

*Дж. К. Варли
Дж. Р. Градцэлл
М. П. Хасселл*

ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ

(Аналитический подход)

Перевод с английского
Г. Н. Мирошниченко

Под редакцией
и с предисловием
академика ВАСХНИЛ
Ю. Н. Фадеева



Москва, „Колос“, 1978



G. C. Varley, G. Gradwell,
M. P. Hassell

INSEKT POPULATION
ECOLOGY

An Analytical Approach

Second Printing

OXFORD, LONDON,
EDINBURGH, MELBOURNE

Варли Дж. К. и др.

B18 Экология популяций насекомых/Дж. К. Варли,
Дж. Р. Градуэлл, М. П. Хасселл; Пер. с англ.
Г. Н. Мирошниченко; Под ред. и с предисл.
Ю. Н. Фадеева.— М.: Колос, 1978.— 222 с., ил.

В монографии, написанной крупными учеными, дается глубокий критический анализ и излагаются методы количественной оценки экспериментальных данных, описывающих динамику популяций вредных насекомых, а также принципы и методы количественной оценки взаимодействия популяций вредителей и их паразитов и хищников. Приводятся принципы и методы статистической и математической обработки экспериментальных данных. Рассчитана на научных работников — специалистов по защите растений.

В 40307—345
035(01)—78 БЗ—14-3—78

632

© Blackwell Scientific Publications, 1975
© Перевод на русский язык, «Колос», 1978

Наше время характеризуется все возрастающей интенсивностью воздействия человеческой деятельности на биосферу. Это уже привело к некоторым серьезным нарушениям сложившихся за миллионы лет связей между сообществами животных и растений. Нарушение таких связей, естественно, вызывает цепную реакцию, затрагивая в той или иной мере весь круговорот веществ в природе. Изучение интенсивности и направления таких процессов стало сейчас предметом серьезной озабоченности не только в кругах ученых, но и общественности и государственных деятелей многих стран. Именно это привело к тому, что последние годы характеризуются повышенным интересом к вопросам общей и частной экологии. В этом свете особый интерес представляет экология насекомых, играющих огромную роль в жизни человека. Многие насекомые являются важнейшими вредителями сельскохозяйственных растений, лесов, лесонасаждений и причиняют огромный экономический урон. Традиционные методы борьбы с вредными насекомыми, основанные в последние годы преимущественно на широком использовании синтетических пестицидов, привели к ряду хорошо известных отрицательных последствий. В настоящее время стало совершенно очевидным, что решение проблемы не может быть достигнуто при использовании только одного какого-либо метода борьбы, даже самого эффективного. Необходима интеграция приемов воздействия, предусматривающих не простое истребление популяции вредителя, а управление ею. Однако решение этой задачи требует глубоких теоретических исследований. Прежде всего необходимо усиление изучения проблем экологии популяций вредных и полезных насекомых и разработка на этой основе принципов регуляции их численности. При этом особое значение приобретает изучение и определение количественных характеристик факторов, влияющих на динамику популяций насекомых, перевод всей методологии популяционной экологии на количественную основу. Однако в отечественной литературе нет книг, которые бы

давали систематическое изложение принципов и методов количественного анализа динамики популяций насекомых.

Предлагаемый перевод книги Варли, Градуэлла и Хасселла «Экология популяций насекомых. Аналитический подход» является именно такой книгой, которая должна восполнить этот пробел. Авторы книги, известные английские специалисты в области экологии насекомых, подготовили эту книгу на основе курса лекций по динамике популяций насекомых.

Основой книги является предложенный и детально разработанный авторами изящный метод анализа динамики численности насекомых. Метод базируется на количественном определении интенсивности действия факторов смертности на различных этапах онтогенеза насекомых.

В качестве меры интенсивности этих факторов принято значение k , представляющее разницу между логарифмами численности популяций предшествующей и последующей стадий развития насекомого. Метод позволяет, используя простейший математический аппарат, проводить глубокий анализ характера и глубины воздействия различных факторов и выделять ключевые факторы («key factors»), имеющие решающее значение в динамике численности изучаемого объекта.

Этот подход иногда в литературе называют k -факторным анализом. Хотя значение k само по себе не является фактором в математическом смысле слова, но, поскольку оно отражает интенсивность воздействия фактора смертности — killing power, по терминологии авторов, определение принципа анализа как k -факторный анализ представляется целесообразным. Этот термин будет в полной мере отражать суть применяемого метода.

Авторы дают в исключительно доступной и ясной форме методы определения значений k , принципы и приемы сведения результатов обработки многочисленных экспериментальных данных по динамике численности насекомых в чрезвычайно компактные и информативные таблицы выживания (life tables), позволяющие проводить детальный количественный анализ различных причин, приводящих к изменениям в динамике популяции. Параллельно рассматриваются принципиальные подходы и методические приемы анализа таких явлений, как зависимость факторов смертности от плотности популяции, анализ

конкурентных внутривидовых и межвидовых отношений, роль паразитов и хищников, климатических и погодных факторов и их влияние на колебания численности насекомых.

Возможности, методические и технические приемы использования предложенного авторами метода анализа динамики популяций насекомых детально рассматриваются на примере анализа многолетних результатов учета популяции зимней пяденицы и некоторых других вредителей леса. В отдельной главе рассматриваются вопросы анализа эффективности различных случаев и приемов биологической борьбы. В конце книги даны многочисленные примеры и упражнения к соответствующим главам, что способствует лучшему усвоению излагаемых в книге положений и методических приемов.

К сожалению, в отечественной литературе по экологии пока еще не сложилась четкая терминология и не всегда можно найти точные синонимы для многих английских терминов. В особо сложных случаях мы сочли целесообразным приводить параллельно английскую терминологию.

Идеи и методы, изложенные в книге, позволяют проводить весьма глубокий анализ экспериментальных данных, планировать опыты, определять узловые моменты развития популяций и на этой основе вырабатывать окончательные решения.

Правда, метод этот не универсален. Он пока в полной мере может быть использован для анализа популяций насекомых преимущественно с одногодичным циклом развития и, главное, с неперекрывающимися поколениями. Однако можно надеяться, что широкое использование метода в практике экологических исследований позволит в дальнейшем разработать аналогичные подходы и к анализу более сложных случаев.

Книга может оказать большую помощь энтомологам, занимающимся прикладными проблемами, и научным работникам, занимающимся теоретическими проблемами экологии популяций, а также преподавателям и студентам биологических и сельскохозяйственных высших учебных заведений.

Ю. Н. ФАДЕЕВ

Эта книга написана главным образом для студентов университетов и для научных работников. Ее задача — дать биологу более обоснованный подход к интерпретации данных о популяциях, чем тот, что изложен в большинстве учебников общей экологии.

В 1969 г., когда все мы преподавали курс динамики популяций насекомых студентам Оксфордского университета, мы решили объединить усилия и написать эту книгу. Теперь мы преподаем на трех факультетах двух университетов. Хотя это обстоятельство и задержало подготовку книги, но оно позволило нам включить в нее массу новых и ценных фактов и идей, как это видно по многим ссылкам на статьи, опубликованные за последние четыре года.

Мы хотели бы поблагодарить многих студентов, с которыми мы обсуждали проблемы, рассмотренные в этой книге. Они заставили нас яснее изложить свои мысли, переосмыслить ряд фундаментальных экологических работ и упростить нашу терминологию.

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

Переиздание этой книги позволило нам яснее изложить некоторые небольшие разделы и дополнить книгу некоторыми важными новыми библиографическими ссылками. Мы благодарим всех тех читателей, кто любезно обратил наше внимание на различные опечатки, которые мы смогли теперь исправить.

Мы крайне опечалены скоропостижной смертью Джорджа Градуэлла в июле 1974 г. Его работа во многом помогла нам в подготовке первого издания этой книги.

Дж. К. В., М. П. Х., октябрь 1974 г.

СПОСОБЫ ОПИСАНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ ПОПУЛЯЦИИ

1.1 Краткое содержание

Данные учета популяций насекомых можно представить многими различными путями; мы различаем суммарные кривые динамики популяции, кривые для части популяции (для отдельных стадий развития), гистограммы и кривые поколений. Их можно нанести на логарифмической шкале.

Если имеются полные данные учета, то изменения в численности популяции можно объяснить либо размножением, либо смертностью от каких-то причин. Смертность можно выразить либо количественно, простыми цифрами, либо в процентах выживания или смертности, но удобнее всего выражать ее значением k , которое является мерилем интенсивности воздействия конкретного фактора смертности на логарифмической шкале.

1.2 Введение

Важность исследования динамики популяций быстро возрастает отчасти в связи с «демографическим взрывом» населения Земли. Вероятно, развитие популяций людей и других животных определяют одни и те же основные принципы, но насекомые представляют исключительно удобный материал для полевых исследований популяционных проблем*. Они удобны также для экспериментальной работы в лаборатории, где без больших затрат можно выращивать много поколений за короткое время. Популяции некоторых насекомых из числа серьезных сельскохозяйственных и лесных вредителей и ранее учитывались и детально изучались, благодаря чему можно сравнивать и анализировать данные для многих последо-

* Эту точку зрения авторов нельзя признать убедительной. Популяционная экология человека принципиально отлична от таковой животных и прежде всего в том, что как демография, так и экология популяций человека преимущественно определяются такими факторами, как социальные, политические, экономические, технические, этические и др., которые не играют роли и не рассматриваются при анализе популяций животных. — Прим. ред.

вательных поколений. Популяции других важных насекомых, таких как вши, комары и мухи цеце, переносчиков болезней человека, труднее поддаются учету. В течение большей части текущего столетия с переменным успехом велись поиски способов сокращения их численности, но прогресс в понимании состояния этих популяций был медленным. В медицинской энтомологии мы нашли очень немного примеров, иллюстрирующих принципы популяционной динамики. Слишком часто измеряли лишь самые простые показатели, а для интерпретации полученных данных нужны наблюдения, которых до сих пор не проводили.

Научные работники, в какой-то степени знакомые с литературой, могут понять, насколько наше понимание любой основной экологической проблемы зависит от выбора вида, удобного для изучения и от планирования методики учета или экспериментального исследования. В идеале научные работники уже во время планирования исследования должны полностью осмыслить как теоретическую основу, так и методы, которыми они будут пользоваться для анализа полученных данных; в этом случае никакие важные измерения не будут опущены. Конечно, это трудно осуществить, особенно если методы меняются, но без очень тщательного планирования невозможно, что результаты экологического исследования будут трудно или даже невозможно интерпретировать.

В этой небольшой книге мы не пытались дать полный обзор имеющейся литературы, а сделали упор на самых ясных и простых примерах из лабораторных или полевых исследований насекомых, дающих одно поколение в год. Изучать их было легче, чем, например, тлей, дающих в течение года много поколений, или мигрирующих насекомых, подобных саранче. Данные учетов для таких мигрирующих видов в настоящее время не поддаются точному истолкованию.

Таким образом, эта книга посвящена данным учетов, которые мы начинаем понимать. Научное понимание подразумевает, что принципы ясны и что их приложение обеспечивает удовлетворительное объяснение результатов наблюдений. Основные теории, относящиеся к популяциям, были опубликованы задолго до того, как у нас появились сколько-нибудь пригодные данные учетов, и обычно эти теории выражены математически. Для биологов, которые мыслят зримыми образами, математика подобна иност-

ранному языку; однако допущения, которыми пользуются математики, обычно чрезвычайно просты и могут быть представлены в виде линейных графиков, если подобрать подходящие координаты. Поэтому мы выразили данные учетов таким способом, который позволяет нам проверить теории. Некоторые теории подтвердились, но другие так плохо соответствовали наблюдениям, что их необходимо отвергнуть.

Статистическая обработка была сведена к минимуму, потому что большинство важных пунктов, которые нам хотелось подчеркнуть, достаточно ясны и без этого.

В конце этой главы мы укажем некоторые из способов передачи количественных данных о популяциях. В главах 2 и 3 обсуждаются последствия внутривидовой и межвидовой конкуренции за удовлетворение потребностей в пище и жизненном пространстве. Затем в главе 4 мы рассмотрим, как ведут себя хищники и паразиты при поисках своей специфической пищи, а в главе 5 — влияние погоды и климата.

В последних четырех главах указаны пути преодоления сложности реальных полевых проблем. Глава 6 посвящена составлению таблиц выживания для простого случая насекомого с однолетним жизненным циклом. Даже небольшая серия таблиц выживания позволяет лучше понять механизм взаимодействия животного с внешней средой. В главе 7 дается простая сводка анализа более крупных серий данных учета популяции зимней пяденицы и показано, до какой степени мы можем моделировать изменения в популяции и «объяснять» их. В противоположность этому в главе 8 рассмотрено, насколько хорошо можно понять вспышки размножения вредных лесных насекомых, даже если имеются лишь неполные данные таблиц выживания. В последнем разделе обсуждается практика биологической борьбы с сельскохозяйственными и лесными вредителями.

Мы менее хорошо понимаем динамику популяций человека и других животных, чем популяций, описанных в этой книге, потому что для них пока не имеется необходимых данных. Если это будет достаточно важным и трудности будут смело названы и преодолены, то найдутся пути для понимания динамики других типов популяций и для их регулирования, когда это потребуется. В данной книге мы пытаемся заложить прочную основу для этого.

1.3 Кривые динамики популяций

Прежде чем обсуждать реальные различия в природе изменений популяций в полевых или в лабораторных условиях, необходимо сначала устранить кажущиеся различия, обусловленные неодинаковой методикой представления данных учетов.

Предположим, мы располагаем полной информацией об изменениях в численности какого-то насекомого с годичным жизненным циклом, как это показано для гипотетического вида на рисунке 1, А. Имеется короткий период размножения, в течение которого самки откладывают яйца, после чего взрослые насекомые умирают. Из яиц отрождаются личинки, которые на протяжении трех стадий питаются и растут. После долгой кукольной стадии на следующий год появляются взрослые насекомые.

В суммарной кривой динамики популяции отражена общая численность особей на всех стадиях, или плотность популяции в каждый данный момент. В течение жизни одного насекомого необходимо провести много наблюдений, и при каждом учете суммируется число яиц, личинок, куколок и взрослых насекомых. Для каждого поколения отмечается большой пик численности в сезон размножения, когда численно преобладает стадия яйца.

В кривых для части популяции отражены отдельно наличное число яиц, число личинок каждой стадии, число куколок и число взрослых насекомых. В нашем примере имеются периоды, когда вся популяция состоит только из куколок, и в это время кривая популяции куколок и кривая для всей популяции совпадают. Заметьте, что пики численности последовательных стадий склонны все больше уменьшаться, потому что в каждой стадии часть насекомых умирает. Когда одновременно имеются и взрослые насекомые, и яйца или же имеются личинки всех стадий, то максимальная численность любой стадии значительно меньше численности всей популяции. Ни один отдельный учет из показанных на рисунке 1, А не дает прямого указания численности общего числа насекомых, вступающих в ту или иную стадию жизненного цикла. Если нужны такие данные, как, например, для составления таблицы выживания (гл. 6), их приходится получать косвенно на основании ряда учетов. Например, предположим, что необходимо установить число взрослых насекомых, появившихся в данном поколении, по кривой популяции для

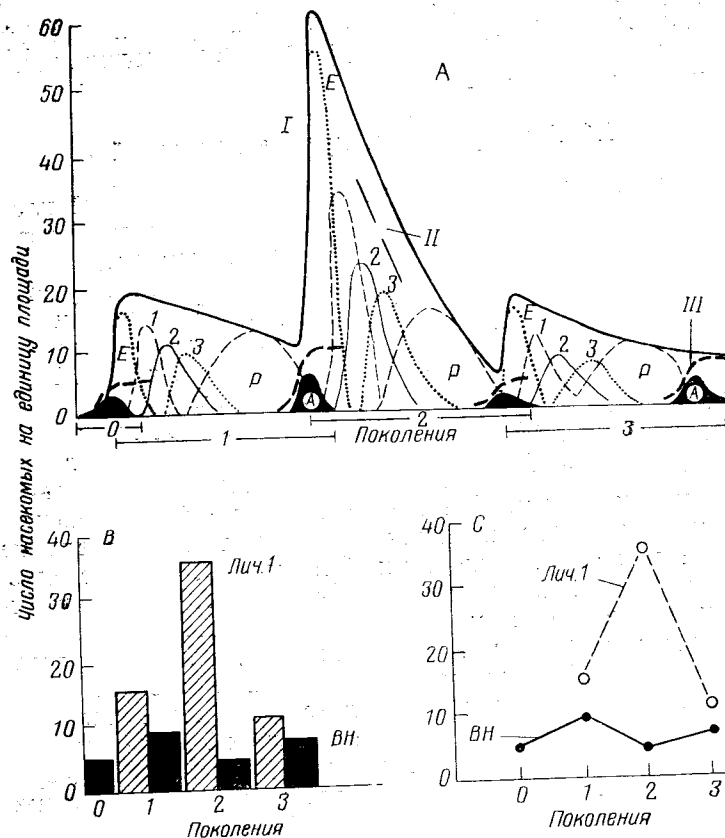


Рис. 1. Изменения гипотетической популяции насекомого в трех поколениях:

А — частичные кривые популяций яиц (Е), личинок 1—3-го возраста (II), куколок (P) и взрослых особей (A) суммированы для получения общей кривой популяции (I). Асимптота кумулятивной кривой популяции взрослых особей (III) показывает их суммарный выклад в каждом поколении; В — часть тех же данных дается в виде гистограммы поколений; С — те же данные, что и на В, выражены кривыми поколений. ВН — взрослые насекомые; лич. I — личинки 1-го возраста.

них. Простейший метод — вычислить площадь под кривой, которая соответствует «имаго-дням», и разделить ее на среднюю продолжительность жизни взрослого насекомого. Этот метод годится только в том случае, когда смертность взрослых насекомых приходится только на конец стадии. Если же смертность довольно равномерна, то, ве-

роятно, более точным будет метод Ричардса и Уолоффа [117]. Хороший обзор некоторых из этих методик составлен Саутвудом [134].

1.4 Гистограммы и кривые поколений

Определив по данным учетов для ряда поколений плотность популяции или число насекомых, прошедших через какую-либо конкретную стадию, мы можем представить эти числа в виде столбцов с номерами соответствующих поколений. Пользуясь кривыми популяций на рисунке 1, А, мы составили для каждого года гистограммы численности личинок первой стадии и взрослых насекомых (рис. 1, Б). Цифра, использованная для гистограммы поколений взрослых насекомых, — это максимум кривой кумулятивной популяции взрослых насекомых каждого поколения. Данные подобного рода можно логически представить в виде гистограммы. На практике такую информацию часто представляют кривой поколения, где последовательные точки соединяются линиями. Это удобно, но нелогично, потому что линия не может точно соответствовать величине популяции в моменты, промежуточные между точками, как это было бы в случае кривой динамики популяции (рис. 1, А). Фактически линия не имеет объективного значения, а служит лишь для того, чтобы проследить серию точек от одной к другой. Рисунок 1 здесь включен для уточнения этих терминов и для того, чтобы подчеркнуть, что одна и та же информация выглядит совершенно различно, если ее представить графически разными способами. Справедливо и обратное — если результаты учетов или теоретические кривые, представленные разными графиками, окажутся сходными по форме, то явления, лежащие в их основе, могут тем не менее быть различными. В разделе 2.6 мы покажем, как возникает недоразумение из-за внешнего сходства двух кривых, одна из которых была кривой поколений, а другая — кривой популяции взрослых насекомых.

1.5 Линейная и логарифмическая шкалы

На всех графиках рисунка 1 независимой переменной, обычно откладываемой на горизонтальной оси, или оси абсцисс, было время или номер поколения. Численность популяции откладывалась на ординате. На рисунке 1 мы

не стали использовать реальные данные наблюдений над насекомыми, потому что реальные данные, имевшиеся у нас, разнились в сто раз и больше. Если для оси ординат принять линейный масштаб и отложить максимальную численность, то минимальные значения численности будут так малы, что их невозможно будет найти на графике. Логарифмическая шкала для оси ординат устраняет эту трудность: какой бы ни была амплитуда изменений численности, в нижней части шкалы они все еще будут заметны.

1.6 Смертность и выживание

Различные способы выражения смертности и выживания мы можем просто проиллюстрировать гипотетическими числами в таблице 1. Первая строка таблицы показывает изменения численности на протяжении жизни одного поколения. Из 1000 яиц выходит только 100 маленьких личинок, из них 50 доживают до стадии крупных личинок, 20 достигают стадии куколки и только 10 стадии взрослого насекомого.

Вторая строка таблицы показывает число особей, погибших в течение каждого интервала между учетами, а сумма (990) — это общее число особей, погибших, не достигнув взрослой стадии. В третьей строке указан процент смертности, вычисленный по отношению к первоначальному числу яиц. При суммировании эти проценты дают 99 — только 1% яиц развивается до взрослых особей. Цифры, показывающие смертность в каждой стадии процентом от числа живых особей, в начале стадии мы называем процентом последовательной смертности (четвертая строка). Иногда ее называют «кажущейся смертностью» в отличие от «реальной смертности» в третьей строке. Когда смертность вычисляется в виде последовательных процентов, то их сумма никакого значения не имеет.

Пятая строка показывает процент особей, выживших на каждой стадии, а в шестой строке этот процент выражен десятичной долей. Долевой показатель выживания полезен для ряда расчетов, относящихся к популяциям; произведение значений долевого выживания дает нам выживание за поколение, равное 0,01. Если мы преобразуем значения численности популяции в логарифмы, как в седьмой строке, то влияния факторов смертности можно

	Яйца	Мелкие личинки	Крупные личинки	Куколки	Взрослые насекомые
	N_E	N_{L1}	N_{L2}	N_P	N_A
1. Численность популяции	1000	100	50	20	10
2. Число особей, погибших за интервал	900	+	50	+	10
3. Смертность, %	90	+	5	+	1
4. Последовательная смертность, %	90	50	60	50	
5. Последовательное выживание, %	10	50	40	50	
6. Долевой показатель выживания	0,1	\times 0,5	\times 0,4	\times 0,5	
7. Логарифм популяции	3,0	2,0	1,7	1,3	1,0
8. Значение k	1,0	+	0,3	+	0,3
					Сумма: K 2,0
					Сумма: 990 особей погибло
					Сумма: 99%-ная смертность
					Произведение, 0,01

выразить логарифмически в виде их смертоносности или значения k , которое представляет собой разность между логарифмами популяции до и после действия смертности. Так, если популяция яиц ($\log N_E=3$) превращается в популяцию личинок младшего возраста ($\log N_{L1}=2$), то значение k для действовавших факторов смертности будет равно $3-2=1$. Значение k для смертности личинок равно 0,3. Этот способ выражения последовательно действующей смертности имеет то преимущество, что значения k можно суммировать, а так как они действуют последовательно, то их сумма равна смертности за все поколение K (в таблице 1 $K=2,0$). Анализ двух последних строк таблицы 1 показывает, насколько удобно и легко выражать изменения популяции в виде логарифмов, а влияние той или иной смертности — значением k , так как для расчета новой популяции достаточно вычесть значения k из логарифма предшествующей популяции.

Темп размножения тоже удобно выражать логарифмами. Если в таблице 1 представлена устойчивая популяция, то каждая самка должна отложить 200 яиц (если отношение полов равно 1:1, то средняя яйцепродукция будет 100); тогда логарифм плодовитости (F) будет равен 2. При уравновешенной популяции, согласно этой системе расчетов, логарифмическое увеличение ($\log F$) и смертность за поколение (K) должны быть равны. Если средняя яйцепродукция на 1 самку колеблется от поколения к поколению, то и эти изменения можно выразить значением k (k_0), как это показано в главе 7.

1.7 Перекрывание поколений и непрерывное размножение

Простые способы выражения численности популяций и ее изменения, описанные в этом введении, применимы ко многим насекомым и другим животным, но не ко всем. В частности, это относится к таким популяциям, где поколения перекрывают друг друга, и поэтому целый ряд стадий существует одновременно. Для таких насекомых, как тли, получение детальных данных учета требует большого труда, и они очень трудны для истолкования. В этой начальной книге мы ограничимся в основном случаями, которые сравнительно легки для истолкования, потому что степень перекрывания стадий невелика.

ЗАВИСЯЩИЕ ОТ ПЛОТНОСТИ ПРОЦЕССЫ, ВОЗДЕЙСТВУЮЩИЕ НА КУЛЬТУРЫ ОТДЕЛЬНОГО ВИДА

2.1 Краткое содержание

Когда ресурсы имеются в ограниченном количестве, то конкуренция между особями снижает темп их размножения или их выживание. При перенаселении влияние конкуренции усиливается и, таким образом, зависит от плотности популяции. Эти влияния легко могут быть выделены для экспериментального исследования на культурах насекомых при неизменных условиях, когда запасы пищи возобновляются.

Для групп насекомых с перекрывающимися поколениями наблюдения были описаны уравнением Ферхюльста — Перла, дающим сигмоидную или логистическую кривую. Если поколения разграничены во времени или если молодые и старые особи неодинаковы, изменения в структуре популяции становятся важными и логистическая кривая неудовлетворительно передает результаты наблюдений.

Реалистические модели популяций должны включать специфическую для возраста смертность. Если популяция насекомых с синхронизированными поколениями страдает лишь от смертности, зависящей от плотности, то последующие изменения популяции зависят от эффективной скорости размножения и от интенсивности конкуренции.

Умеренная конкуренция, которая не компенсирует или компенсирует лишь с небольшим превышением изменения популяции, может регулировать численность популяции на постоянном уровне. При жестокой конкуренции некоторые из скудных ресурсов расходуются сверх меры и последующая избыточная компенсация может привести к разделению поколений и к резким изменениям численности популяции от одного поколения к другому. Простые на первый взгляд опыты по конкуренции создают ситуации, при которых происходят сложные изменения как в поведении насекомых, так и в их численности.

2.2 Внутривидовая конкуренция

Многие виды насекомых можно разводить в маленьких контейнерах. Обеспечив регулярное снабжение пищей или возобновляя субстрат через регулярные промежутки времени, культуры можно поддерживать почти бесконечно долго. Если найти способ подсчета численности особей, то можно проследить как популяция изменяется во времени при постоянных условиях. Обычно эти опыты проводят в термостате при постоянной влажности и температуре, так что условия крайне искусственны; но такие опыты не отходят от традиций научных исследований, потому что они позволяют контролировать все переменные, кроме численности популяции. В этих фиксированных условиях внутривидовая конкуренция за пищу и пространство приобретает большее значение и ее влияние можно изучать относительно изолированно.

Здесь мы пользуемся термином «конкуренция» в его точном значении. Баккер [6, 8] определил конкуренцию как «проявление борьбы за существование, в которой два или больше организмов одного и того же вида или разных видов оказывают неблагоприятное влияние друг на друга, потому что их более или менее острые потребности превышают непосредственно имеющееся количество их общих ресурсов». Аналогичные определения были даны Соломоном [132] и другими [3, 103]. Все они включают понятие вреда, причиняемого ряду животных, борющихся за ресурс, количество которого ограничено. Нас особенно привлекает определение Баккера, потому что, включив слово «проявление», он подчеркивает, что почти столь же важно уметь измерить влияние конкуренции, как и знать ее причину. Для оценки влияния конкуренции необходимо: 1) измерять изменения в наличии ресурсов; 2) определить число особей, конкурирующих в популяции и 3) оценить неблагоприятные влияния, которые могут проявляться либо в снижении числа или доли выживших особей, либо в снижении скорости роста, веса взрослых особей или их плодовитости.

В этой главе мы рассматриваем только конкуренцию между особями одного и того же вида. Начнем с простого примера. Кромби [36] начал культуры зернового точильщика (*Rhizopertha dominica*) — маленького жука из семейства древоточцев Bostrychidae, с пар жуков в 10 г зерен пшеницы (приблизительно 200 зерен). В этих зернах

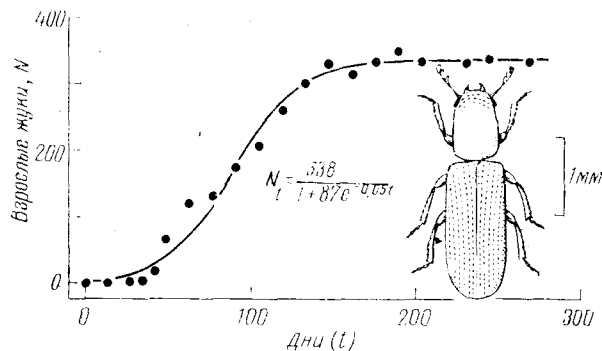


Рис. 2. Численность жуков в культуре, начатой с одной пары *Rhizopertha dominica* в 10 г зерен пшеницы, которые каждую неделю просеивали и дополняли до 10 г [35].

давлением были созданы небольшие трещины, потому что самки откладывают яйца только в такие трещины. Каждую неделю зерна просеивали, их вес доводили до 10 г новыми зернами, а порошковый фекальный материал удаляли. Это обеспечивало примерно постоянный запас пищи. Яйца жуков, личинки и куколки оставались скрытыми в зернах, и их не подсчитывали, но живых и мертвых жуков подсчитывали каждые две недели.

Результаты опыта (рис. 2) кажутся простыми — популяция непрерывно увеличивалась, пока не достигла устойчивого уровня, составлявшего в среднем 338 жуков.

2.3 Теоретические основы

Если рост популяции рассматривать как непрерывный процесс, то математическую модель изменений в популяции можно вывести из простых дифференциальных уравнений. Если численность популяции в момент t равна N_t , то мгновенная скорость роста популяции (dN/dt) выражается уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = r_m N, \quad (1)$$

где r_m — присущая виду скорость естественного увеличения численности популяции (максимальная скорость = рождаемость — смертность при постоянных условиях температуры и влажности). Если в момент t_0 численность

популяции равна N_0 , тогда путем интегрирования получаем численность популяции в момент t :

$$N_t = N_0 \exp(r_m t). \quad (2)$$

В натуральных логарифмах это выглядит так:

$$\log_e N_t = \log_e N_0 + r_m t, \quad (3)$$

или в десятичных логарифмах:

$$\log N_t = \log N_0 + r_m t (\log e). \quad (4)$$

Кривые, основанные на этих уравнениях, показаны на рисунке 3, А (с арифметической шкалой) и на рисунке 3, Б (с логарифмической шкалой).

Мальтус в 1777 г. рассуждал таким же образом по отношению к популяции людей. Он полагал, что ее рост не может продолжаться бесконечно и что «нужда и пороки» со временем должны его ограничить. На рисунке 2 показано, что популяция *Rhizopertha* перестала увеличиваться, как только достигла уровня немного больше 300 особей. Ферхюльст [160] и Перл и Рид [114] независимо друг от друга выразили эту закономерность математически логистическим уравнением, известным как уравнение Ферхюльста — Перла. Они исходили из допущения, что фактическая скорость роста популяции в расчете на особь (в отличие от присущей виду скорости, r_m , которая постоянна) снижается, по мере того как численность популяции (N) приближается к устойчивому верхнему пределу (k), который представляет собой емкость среды обитания.

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \left(\frac{k - N}{k} \right). \quad (5)$$

Именно добавление члена $(k - N)/k$ в этом уравнении приводит к отклонению логистической кривой от экспоненциальной кривой роста, как показано на рисунке 3. По мере увеличения популяции скорость ее роста (r), при условии, что $r = r_m (k - N)/k$, прогрессивно снижается и приближается к нулю (рождаемость равна смертности) в момент, когда численность популяции достигает значения k . Это ясно показано на рисунке 3, Б. Важное биологическое значение этой модели популяции заключается в том, что здесь имеется обратная связь между размером популяции и скоростью ее увеличения.

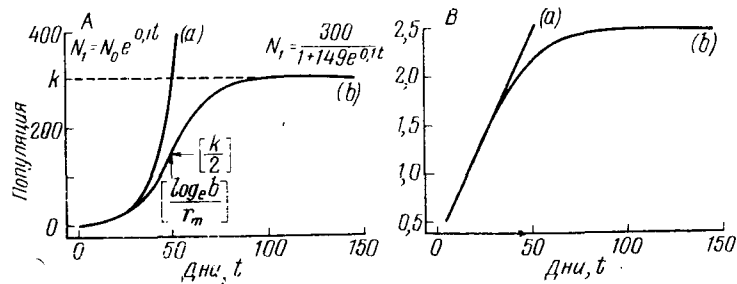


Рис. 3. Расчетные экспоненциальная и логистическая кривые роста популяции:

A — кривая роста популяции N во времени; B — кривая роста популяции, выраженная логарифмом N , в зависимости от времени.

Логистические кривые на рисунках 2 и 3 были вычерчены на основе интегральной формы уравнения 5:

$$N_t = \frac{k}{1 + b \exp(-r_m t)}. \quad (6)$$

Константа b относится к точке перегиба кривой (t') на оси времени:

$$t' = \frac{\log_e b}{r_m}. \quad (7)$$

Предсказываемый размер популяции в этот момент N' всегда равен половине значения k ($N' = k/2$). Эти координаты показаны на рисунке 3, A.

Кромби [35] добился очень удовлетворительного согласования между логистической кривой и своими подсчетами *Rhizopertha* (рис. 2), но он ошибался, утверждая, что биологические допущения, на которых основана логистическая кривая, таким образом «оказались верными для практических целей». Когда Кромби изучал зерновую моль *Sitotroga cerealella* в точно таких же условиях, популяция моли не стабилизировалась. Мы предпочли данные Кромби о *Rhizopertha* для иллюстрации логистической кривой потому, что они гораздо лучше иллюстрируют эту кривую, чем любой другой пример, известный для насекомых. Большинство наблюдений дает совершенно иную картину.

На рисунке 4 показаны результаты некоторых исследований Ллойда [90, 91], проведенных на мучном хрущаче *Tribolium castaneum*. Здесь согласование между

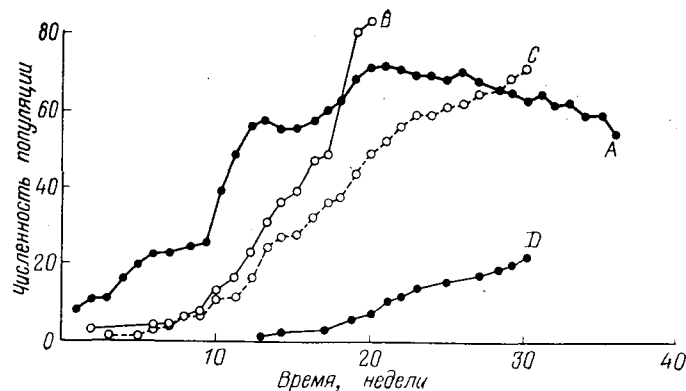


Рис. 4. Частичные кривые популяций культур *Tribolium castaneum*.

Данные Ллойда [90], культура 5. Ллойд дает отдельно кумулятивные данные о числе мертвых куколок (B), недавно отродившихся мертвых жуков (C) и мертвых вполне взрослых жуков (D). A — живые жуки.

подсчетами взрослых жуков и наиболее близкой логистической кривой довольно слабое. Но даже если предположить превосходное совпадение, это не доказывает, что наблюдения можно объяснить только на основе логистической кривой. Фактически имеется ряд формул, дающих кривые подобного типа, и детальные наблюдения Ллойда показывают, насколько сложны взаимодействия между различными стадиями одного и того же насекомого в условиях скученности. Ллойд каждую неделю подсчитывал яйца и личинок младшего и старшего возраста, предкуколок, куколок и взрослых особей в большом числе культур-повторностей. Он приводил данные отдельно по числу мертвых куколок, мертвых, еще не полностью пигментированных и мертвых зрелых жуков, что показано на рисунке 4 в виде кумулятивных кривых. На рисунке 5 в логарифмической шкале изображены кривые отдельных стадий развития популяций по данным одного типичного эксперимента. Их можно сравнить с результатами для той же повторности на рисунке 4, где принята арифметическая шкала как для живых, так и для мертвых жуков и для мертвых куколок, представленными в виде кумулятивных кривых.

Численность взрослых жуков стала довольно постоянной начиная с 12-й недели, но численность других стадий, особенно куколок, резко колебалась. Ллойд установил, что жуки и личинки старшего возраста поедали яйца и

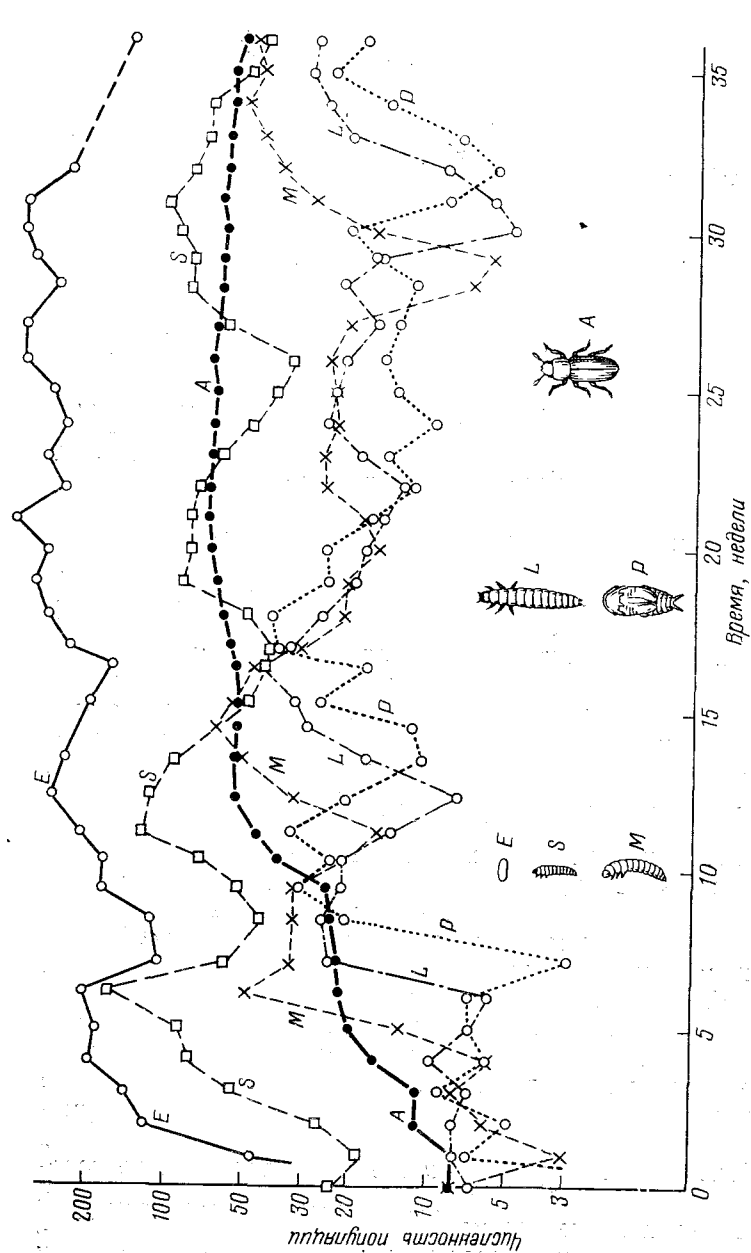


Рис. 5. Частичные кривые популяции культуры *Tribolium castaneum*. Данные Ллойда [90], культура А5. E — яйца, S — личинки младшего возраста, M — личинки среднего возраста; L — предкуколки, P — куколки, A — жуки. Потенциальная продуктивность = 10 яиц на самку в сутки.

куколок. Анализ изменений популяции во времени на рисунке 5 показывает, что каждый раз, когда популяция личинок старшего возраста достигала максимума, численность яиц уменьшалась. Следует также отметить, что за максимумами численности яиц наблюдаются максимумы личинок младшего и старшего возраста, а затем максимумы предкуколок и куколок. Однако изменения в численности куколок удивительно слабо влияют на численность жуков. Кумулятивное число мертвых жуков на рисунке 4 показывает, что обновление популяции жуков происходит очень медленно — многие жуки, появившиеся в начале опыта, должны были остаться живыми до конца; потенциальная продолжительность их жизни достигает 70 недель.

Этот опыт показывает, что попытки объяснить кривые численности взрослых особей исходя из уравнения Ферхюльста — Перла оказываются несостоятельными отчасти потому, что в уравнении совершенно игнорируется изменяющаяся возрастная структура популяции. В уравнении 5 N представляет только численность взрослых особей. Сэнг [122] пришел к такому же выводу при изучении популяций плодовых мух.

Как же тогда получилась простая кривая для *Rhizopertha*, показанная на рисунке 2. Мы предполагаем в качестве варианта объяснения, что исходная пара жуков произвела много личинок — может быть столько, сколько может прокормиться на 10 г зерен пшеницы. Когда эти личинки, в свою очередь, превращались в жуков, то они должны были появляться на протяжении нескольких недель. При нормальной частоте распределения числа жуков, выходящих из куколок за один день, и если эти жуки жили много месяцев, тогда число жуков в любой момент периода выхода из куколок будет кумулятивной суммой. Тогда кривая зависимости числа жуков от времени будет сигмоидальной кривой, очень сходной по форме с логистической кривой, но ее биологический смысл будет совсем иным. На рисунке 6 показана кривая для популяции взрослых особей рисового долгоносика *Sitophilus (-Calandra) oryzae* [15]. Мы предполагаем, что два ее максимума могут просто означать два поколения взрослых жуков (сравни с рис. 14).

Таким образом, логистическое уравнение представляется непригодным для описания динамики популяций насекомых, если скорость их роста достаточно велика и

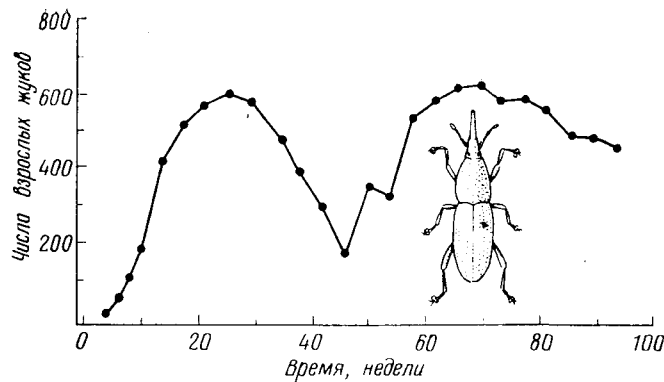


Рис. 6. Кривая популяций взрослых жуков рисового долгоносика *Calandra* (*-Sitophilus*) *oryzae*, которого разводили в 12 г зерен пшеницы, обновляя их каждые две недели [15].

долговечность различных возрастных классов также велика по отношению к рассматриваемым отрезкам времени. Заявляя это, мы должны подчеркнуть, что логистическая кривая может хорошо подходить для описания популяций бактерий, дрожжей или планктонных водорослей, размножающихся простым делением. В первом приближении она может также подходить для описания изменений популяций более сложных животных с перекрытием поколений и с малым приростом популяции за поколение. Перл и Рид [114] пытались построить логистические кривые по данным переписей населения, но за истекшие 50 лет фактические данные переписей все больше отклонялись от их экстраполяций. Такие ошибки в прогнозах могут возникать вследствие выбора негодной модели или непредвиденных изменений условий среды.

2.4 Определение зависимости от плотности

Выше в этой главе мы упоминали, что логистическое уравнение подразумевает обратную зависимость между плотностью популяции и скоростью ее роста (r). Экологи называют это зависящим от плотности влиянием на скорость роста, а экологическая литература пестрит ссылками на «зависимость от плотности» и «независимость от плотности», обычно применительно к факторам смертности. Что же означают эти термины?

В своем классическом исследовании непарного шелкопряда и златогузки Говард и Фиске [74] дали первое ясное описание динамики популяций насекомых.

Они различали три следующих вида факторов смертности.

1. «Естественное равновесие может поддерживаться только за счет действия факультативных факторов, уничтожающих пропорционально тем большее число особей, чем больше увеличивается обилие данного насекомого».

2. «Гибель, вызываемую бурей, низкой температурой или другими погодными условиями, следует считать катастрофической, поскольку действие этих факторов совершенно не зависит от того, является ли страдающее насекомое редким или многочисленным видом».

3. «Гибель от некоторых других факторов, особенно птиц и других хищников, не зависит непосредственно от обилия или редкости какого-либо отдельного предмета в их разнообразном меню... они в среднем ежегодно уничтожают некоторое весовое количество особей, и... их образ действия противоположен действию «факультативных» факторов, как они здесь понимаются» [74].

Термины, которыми мы пользуемся теперь для обозначения этих понятий, были предложены Г. С. Смитом [129]. Термин Смита «зависящий от плотности» равнозначен факультативным агентам, а «не зависящий от плотности» — катастрофическим агентам. Третья категория Говарда и Фиске, где доля уничтожаемых особей уменьшается с увеличением плотности популяции, теперь обычно обозначается как смертность, обратно зависящая от плотности. Эти зависимости графически показаны на рисунке 7.

Говард и Фиске [74], Николсон [108] и Смит [129] и другие более поздние авторы правильно подчеркивали особое положение факторов, зависящих от плотности, в регулировании популяций животных. Однако они ошибались, думая, что все зависимости, подходящие под словесное определение, обладают свойствами, необходимыми для регулирования популяций. (Регулируемая популяция — это популяция, склонная возвращаться к равновесной плотности после любого отклонения от этого уровня.) Ситуация была еще больше усложнена тем, что эти авторы полагали, что паразиты насекомых (часто называемые паразитоидами) действуют как факультатив-

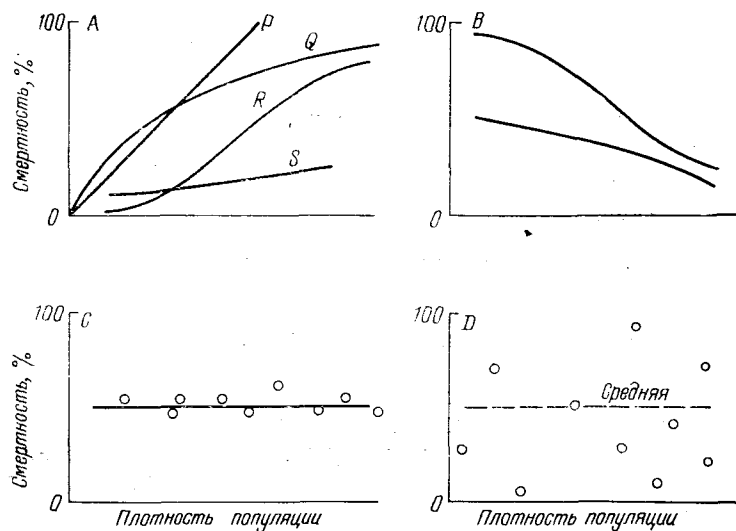


Рис. 7. Графики, описывающие различные зависимости между процентной смертностью и плотностью популяции, и термины для их обозначения:

A — зависящая от плотности; B — обратно зависящая от плотности; C — не зависящая от плотности; D — «катастрофическая», не зависящая от плотности.

ные или зависящие от плотности факторы смертности. Мы рассмотрим их в главе 4.

Непрерывные культуры, о которых говорилось выше, будь то культуры плодовых мух или жуков, питающихся зерном или мукой, трудно анализировать, потому что их поколения перекрываются, и одновременно происходит много различных процессов. У некоторых других насекомых, особенно у дающих одно поколение в год, различные стадии развития разделены или довольно мало перекрываются во времени (рис. 1). Для таких популяций легче разработать модели, и они помогают нам понять значение различных факторов смертности как причин изменений в популяции или устойчивости популяций. В этой главе мы воспользуемся простыми моделями популяций с раздельными поколениями, чтобы показать пути, по которым факторы, зависящие от плотности, могут действовать изолированно. Взаимодействия между различными типами факторов смертности будут обсуждаться в последующих главах.

2.5 Свойства зависящих от плотности факторов, действующих в отдельности

Риккер [118] разработал простой способ демонстрации влияния зависящих от плотности факторов на рыб, но он применял этот способ и к насекомым. Он построил «кривые размножения», в которых популяция яиц ($N_{E_{n+1}}$) каждого из последовательных поколений откладывается на графике против популяции яиц предшествующего поколения (N_{E_n}).

Предположим, что популяция насекомых с потенциальной 10-кратной скоростью возрастания подвержена действию одного фактора смертности, зависящего от плотности, как показано на рисунке 8, A. Когда первоначальная плотность яиц ниже 10, то смертность отсутствует, но с увеличением плотности популяции яиц свыше 10 показатель k для смертности яиц резко возрастает. Эквивалентная кривая процента смертности в зависимости от числа яиц показана на рисунке 8, B. Рисунок 8, C показывает соответствующую кривую размножения этой популяции. При низких плотностях популяция реализует свою потенциальную 10-кратную скорость роста, но когда популяция превышает 10, то выживание все больше снижается, и в момент, когда кривая пересекает диагональную линию, популяция яиц в последовательных поколениях становится одинаковой. Ясно, что эта кривая размножения может использоваться для считывания величины последовательных генераций насекомых. Если, например, в данном поколении есть 10 яиц, то мы могли бы начать с точки a на рисунке 8, C, проведя линию, параллельную оси ординат, которая пересекает кривую размножения на уровне 100. Судьба следующего поколения считывается исходя из точки b , а дальнейших поколений — от точек c , d и т. д. Эти поколения в виде гистограммы показаны на рисунке 8, D. Если бы мы начали с исходной популяции 300 яиц (x на рис. 8, D), то простое построение ряда ступенек между кривой размножения и диагональю даст величины последовательных поколений, которые в этом случае уменьшаются до устойчивой популяции 200 яиц (см. кривую поколений на рис. 8, D). Форма Риккерской кривой размножения определяется только двумя факторами: скоростью размножения и природой зависящего от плотности соотношения. Важная особенность кривых размножения состо-

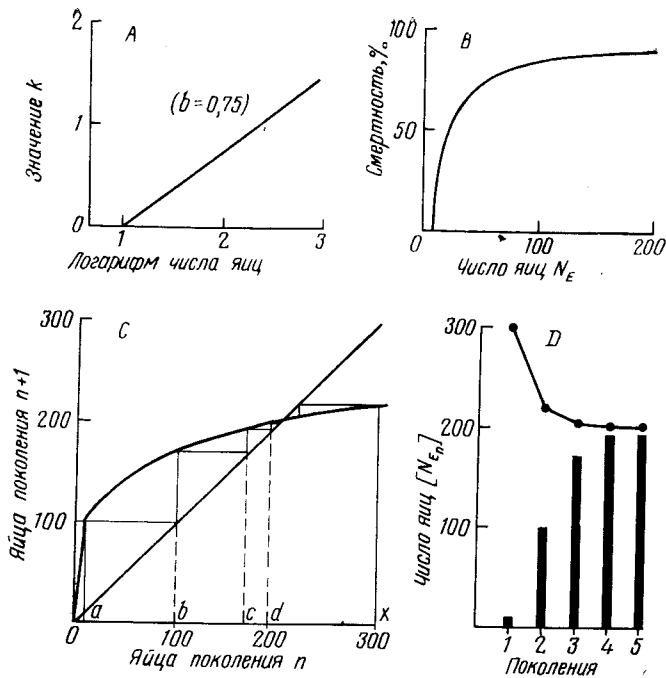


Рис. 8.

А — зависящая от плотности смертность (на логарифмической шкале) популяции, которая не страдает от смертности, когда плотность яиц ниже 10. В — та же зависимость на арифметической шкале. С — соответствующая кривая размножения для этой популяции с 10-кратным увеличением за поколение, по которой можно найти размеры последовательных поколений яиц, если их начальная популяция соответствует точке а или точке х. D — гистограмма поколения, показывающая изменения в численности популяции, начавшейся с точки а, и кривая поколения, показывающая изменения в популяции, начавшейся в точке х.

ит в том, что они позволяют нам сразу увидеть, будет ли фактор, зависящий от плотности, стабилизировать популяцию или не будет.

Мы считаем, что новый тип кривой размножения, в логарифмических координатах, имеет преимущество перед кривыми Риккера. Форма кривой определяется только природой фактора, зависящего от плотности. На рисунке 9 показаны пять зависящих от плотности соотношений (А—Е), каждое из которых имеет несколько иные свойства. Соответствующие логарифмические кривые размножения для каждого из них показаны на рисунке 10 и могут быть использованы для непосредственного

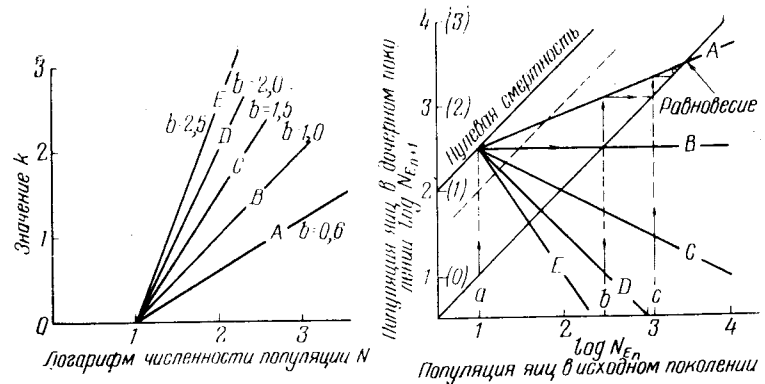


Рис. 9. Зависящие от плотности соотношения с неполной компенсацией (А), точной компенсацией (В) и с избыточной компенсацией (С, D и Е).

Рис. 10. Логарифмические кривые размножения, соответствующие кривым А—Е на рисунке 9, рассчитанные для случая $N_{E\ n+1} = N_E + 1,5 - k$. Значения k определены кривыми А—Е на рисунке 9.

получения кривых поколений, показанных на рисунке 11. Эти кривые были рассчитаны исходя из различных зависящих от плотности значений смертности, предполагая скорость размножения $F=32$ ($\log F=1,5$). Эти модели показывают, что различные зависящие от плотности значения смертности могут весьма различно влиять на популяцию. Эти различия связаны с интенсивностью смертности, зависящей от плотности (т. е. с наклонами линий на рис. 9), нижеописанным образом.

2.5.1 Неполная компенсация ($0 < b < 1$)

Наклон (b) линии должен быть между 0 и 1. На рисунке 9 наклон линии А равен 0,6, и влияние смертности начинает сказываться, когда популяция больше 10 (см. пересечение с осью x). При отсутствии всякой смертности логарифм популяции ($\log N$) возрастал бы линейно, как показано пунктиром на рисунке 11 ($\log N_{n+1} = \log N_n + \log F$). Когда вводится значение смертности с неполной компенсацией, то популяция в конце концов стабилизируется, как показано линией А на рисунке 11. Уровень этого равновесия или «неизменной плотности» зависит от точного значения для наклона и для точки пересечения с линией смертности, зависящей от плотности

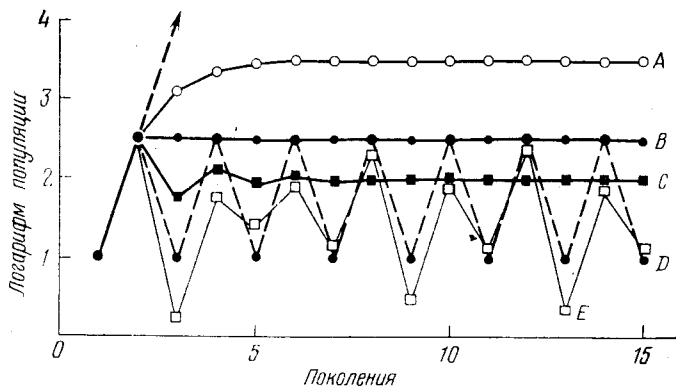


Рис. 11. Следствия кривых A—E на рисунке 9 (и соответствующих им логарифмических кривых размножения A—E на рисунке 10) для популяции, начальная численность которой была 10, а $\log E=1,5$. A — постепенное достижение устойчивости; B — достижение устойчивости за одно поколение; C — приглушенные колебания, ведущие к устойчивости; D — колебания, с чередующимися поколениями равного размера, и E — колебания с нерегулярной амплитудой.

и от скорости размножения (F) популяции. При равновесии $K=\log F$. Время, необходимое для достижения этого уровня, также зависит от этих величин, как и от начальной точки модели.

2.5.2 Точная компенсация ($b=1$)

Зависящее от плотности соотношение должно иметь наклон $b=1$ (линия B на рис. 9). В известных пределах такая смертность полностью компенсирует любое изменение популяции. Так, если возмущающий фактор (или факторы) действует раньше такого зависящего от плотности фактора, то численность популяции в каждом поколении будет возвращаться к одному и тому же уровню (линия B на рис. 11). Восстановление после очень больших сокращений может потребовать более чем одного поколения.

2.5.3 Избыточная компенсация ($b>1$)

Если зависящий от плотности наклон будет между 1 и 2 (линия C на рис. 9; $b=1,5$), то популяция стремится к равновесному значению, но первоначально численность по-

следовательных поколений колеблется то выше, то ниже этой величины (линия C на рис. 11).

Если наклон, зависящий от плотности, равен 2 (линия D на рис. 9), то всякое отклонение популяции от равновесия приводит к чередованию одних и тех же высоких и низких величин (линия D на рис. 11).

Судя по характеру кривых A—D на рисунке 11, можно было бы ожидать, что зависящая от плотности смертность при наклоне более 2 вызовет колебания в численности популяции с возрастающей амплитудой после всякого смещения от равновесного уровня. Однако ситуация усложняется, потому что численность популяции вскоре падает ниже уровня, при котором действует смертность. На рисунке 11 (кривая E) это происходит в 3-м, 9-м и 13-м поколениях, так что в 4, 10 и 14-м поколениях численность популяции возрастает в 32 раза ($F=32$). Наличие пороговой плотности, ниже которой смертность отсутствует, не позволяет популяции стать совершенно неустойчивой — ее численность резко колеблется, но в определенных пределах.

Модели на рисунке 11 показывают, что в определенных пределах факторы, зависящие от плотности, склонны стабилизировать популяцию; вне этих пределов они могут так сильно реагировать на изменения численности популяции, что могут стать причиной значительных колебаний популяции. На практике фактор, зависящий от плотности, может быть слишком слабым для стабилизации природной популяции, на которую воздействует сильно колеблющаяся смертность, не зависящая от плотности. Взаимодействие между различными типами смертности, которые будут обсуждаться в последующих главах, может быть понято, только если таблицы выживания достаточно детализированы, чтобы разделить разные типы смертности. Кривые размножения ограниченно применимы, потому что они не делают этого разделения и касаются только общей смертности в поколении.

2.6 Соперничество и жестокая конкуренция

Влияние внутривидовой конкуренции всегда измеримо как процесс, зависящий от плотности. Например, конкуренция в отношении пищи может привести к смертности, зависящей от плотности, к снижению плодовитости или миграции.

А. Дж. Николсон [109] различает две крайние формы конкуренции, которые он называет «соперничеством» и «жестокой» конкуренцией.

При соперничестве каждое удачливое животное получает все, в чем оно нуждается, а неудачливые получают недостаточно для выживания или размножения. Часто цитируемым теоретическим примером такой конкуренции будет конкуренция между одиночными осами за ограниченное число гнезд. Линия *A* на рисунке 12 показывает расчетный результат соперничества за захват 100 гнезд. При числе соперничающих 100 или меньше недостатка не будет. При 200 конкурентах только 100 могут найти гнезда и, таким образом, 50% не смогут размножиться (значение $k=0,3$). Если бы соперничающих было 1000, то гнезда все равно захватили бы только 100 ос, и тогда 90% не могли бы размножиться (значение $k=1,0$). Для этой идеализированной конкуренции характерно, что значение k возрастает при наклоне, равном единице, если сравнивать его с логарифмом плотности популяции, превышающей уровень, при котором ресурс начинает становиться дефицитным. В главе 3 мы найдем примеры, где значение k возрастает менее круто, чем здесь; вероятно, дальнейшие исследования выявят гораздо более широкий круг влияний, чем предполагается в упрощенной классификации Николсона.

«Особенность «жестокой» конкуренции в том, что успех обычно не бывает полным, так что часть, а иногда и все необходимое, что захватывается конкурирующими животными, никак не участвует в поддержании популяции, а растаскивается особями, получающими все же недостаточно для выживания» [109, стр. 42].

Таким образом, ресурс распределяется между всеми конкурирующими животными. Когда речь идет о животных одного вида в однородном местообитании, это распределение будет равным, и смертность немедленно возрастет от 0 до 100%, ко-

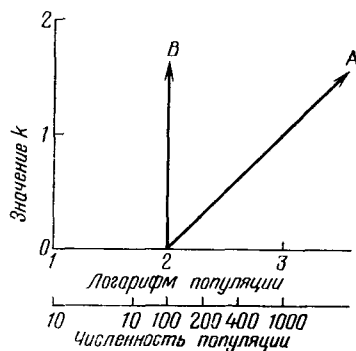


Рис. 12. Смертность при двух крайних формах конкуренции — *A* — соперничество и *B* — жестокой конкуренции.

гда ресурса (например, пищи) станет просто недостаточным для выживания. Смертность в этой идеализированной ситуации приняла бы форму линии *B* на рисунке 12. Если бы в действительности имелись некоторые члены популяции, более способные обеспечить себя пищей, чем другие, то фактическая кривая поднималась бы менее круто.

Рассмотрим теперь два примера конкуренции у насекомых, иллюстрирующие эти положения.

Баккер [6] провел тщательное экспериментальное исследование конкуренции между личинками плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. Определенное число только что отродившихся личинок переносили на поверхность агара с различным количеством дрожжей, которыми питались личинки. Изменяя число личинок на строго определенном количестве пищевого субстрата или изменяя количество субстрата для определенного числа личинок, получали один и тот же результат — критическим было количество пищи на одну личинку. Если построить кривую выживания в зависимости от веса субстрата на одну личинку, то кривая выживания возрастает от нуля при 0,3 мг пищи до примерно 90% при 0,6 мг дрожжей на одну личинку (рис. 13, *A*); однако самки, выходящие из этих личинок, были полуживыми и очень мелкими. Мухи достигали нормального размера, только если каждая личинка получала более 2 мг дрожжей.

На рисунке 13, *B* мы преобразовали данные Баккера таким же способом, как и на рисунке 12. Данные о выживании личинок были преобразованы в соответствующие значения k , а вес самок выражен как значение k , эквивалентное потере веса самок. То и другое было нанесено против логарифма плотности личинок на 1 мг дрожжей. Кривые показывают, в какой степени смертность и потеря веса зависят от плотности популяции. Заметьте также, что кривая смертности на рисунке 13, *B* похожа на кривую жестокой конкуренции на рисунке 12. Когда на одну личинку приходится больше 0,6 мг дрожжей, смертность личинок очень низка. Когда пищи становится меньше, смертность быстро возрастает до тех пор, пока при 0,3 мг дрожжей или меньше на личинку пищи становится недостаточно, чтобы могла выжить какая-либо личинка.

Было бы неправильно измерять только смертность, обусловленную конкуренцией. На рисунках 13, *A* и 13, *B* ясно показано, что вес взрослой самки и поэтому, веро-

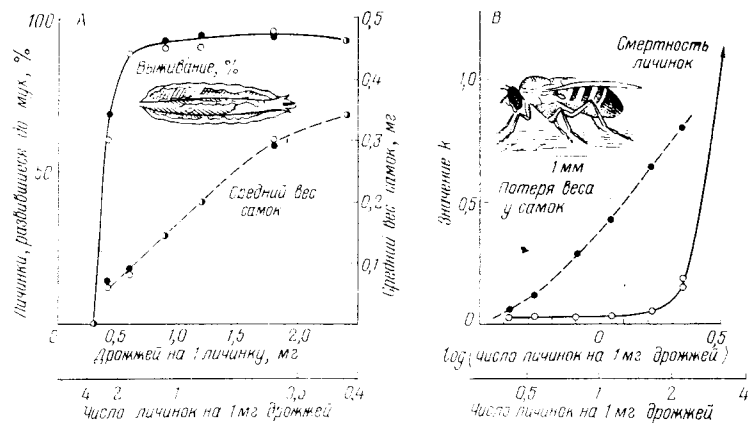


Рис. 13. Конкуренция за пищу у плодовой мушки *Drosophila*.

Данные Баккера [6] нанесены на графики, чтобы показать: А — как влияет количество пищи на одну личинку, на их выживание и на вес мух; В — как связаны смертность личинок и потеря веса мух, выраженные значением h с логарифмом числа личинок на 1 мг дрожжей, ● — неизменное количество пищи — 120 мг дрожжей; число личинок изменялось, ○ — неизменное число личинок (100); количество пищи изменялось.

ятно, также число яиц на одну самку зависят от количества пищи, доступного для личинки. Для выживания достаточно примерно от 0,6 до 2 мг дрожжей на одну личинку, но размеры мух субоптимальны. Видимо, многие насекомые способны компенсировать таким путем некоторый недостаток пищи.

В качестве второго примера мы пересмотрели некоторые опубликованные Николсоном [109] наблюдения над лабораторными популяциями австралийской овечьей зеленой падальной мухи *Lucilia cuprina*. Это насекомое почти неотличимо от обыкновенных зеленых мясных мух, личинки которых нападают на живых овец или обитают на трупах млекопитающих во многих частях света, включая Европу и США.

В этих опытах Николсон содержал мух в больших садках, в избытке обеспечивая их кормом (рубленая печень и сахар), так что они откладывали массу яиц. Однако для личинок количество пищи было ограничено горшочком с 50 г мяса на садок в день. Мухи могли откладывать яйца на это мясо, но не могли питаться им. Через определенный срок каждый горшочек обследовали и подсчитывали число жизнеспособных пупариев; мухи могли вы-

ходить из пупариев, после чего их добавляли в садок. Результаты подсчета мух через каждые два дня показаны на рисунке 14. В развитии популяции мух хорошо заметно семь пиков. Николсон назвал их «осцилляциями» (колебаниями).

Николсон [108] выдвинул теорию, позволяющую предсказывать колебания численности популяций паразитических насекомых и их хозяев; эта теория подробно обсуждается в главе 4. Использование Николсоном термина «осцилляции» как для теоретических изменений в популяциях паразитов и их хозяев, так и для изменений в популяции зеленой падальной мухи предполагает большое сходство в форме изменений популяций. Мы покажем, что эти типы изменений популяций совершенно не связаны и должны объясняться различным образом.

Первое основное различие состоит в том, что в теоретической работе Николсона о паразитах колебания проявляются, если наносить данные как кривую поколений взрослых насекомых. Пики отделены один от другого пятью и большим числом поколений. Колебания в популяции зеленой падальной мухи у Николсона были нанесены как кривая популяции взрослых особей (рис. 14). В главе 1 мы уже видели, что одна и та же информация,

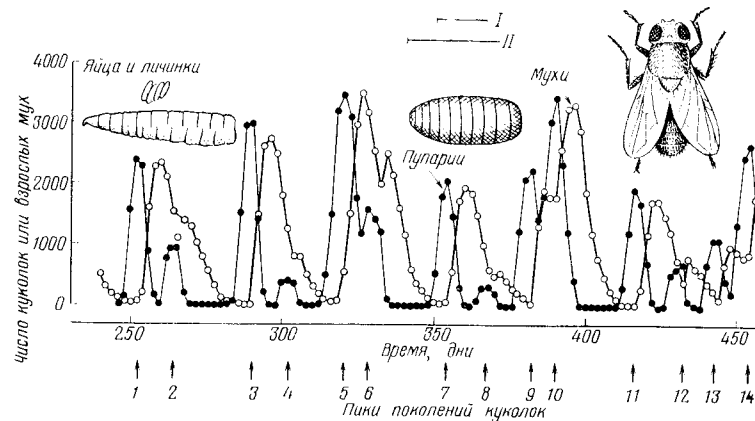


Рис. 14. Частичные кривые популяций для пупариев и взрослых особей *Lucilia cuprina*.

Личинки получали 50 г мяса в день. Мухи в избытке получали рубленую печень и сахар [109]. I — минимальный период яйцо → взрослая особь → яйцо — 16 суток; II — максимальная долговечность мух — 30 суток. Яйца и личинки не подсчитывались.

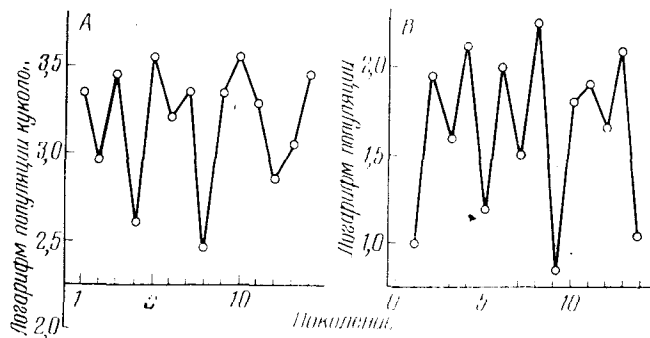


Рис. 15.

А — наблюдавшиеся логарифмические кривые поколений пупариев зеленой мясной мухи, когда личинкам предоставлялось 50 г мяса в день (данные на рис. 14). В — модель, рассчитанная на 1 г пищи на поколение (данные на рис. 16).

представленная такими двумя различными способами, выглядят совершенно иначе. И, наоборот, всякое сходство между данными, нанесенными различным образом, скорее всего исчезнет, если их наносить, пользуясь одними и теми же условностями. Чтобы сравнение было действительным, данные о зеленой падальной мухе необходимо нанести как кривую поколений.

На рисунке 14 показаны частичные кривые популяций пупариев и взрослых особей зеленой падальной мухи. В численности пупариев легко различить 14 отдельных пиков, которые должны соответствовать отдельным поколениям. За каждым большим пиком обычно быстро следует гораздо меньший пик. Вследствие большой долговечности взрослых мух пики в кривой их популяции менее выражены, чем пики в кривой популяции пупариев, и семь меньших пиков сливаются с предшествующими большими пиками. Размер последовательных поколений легче определить по данным о пупариях, чем о взрослых мухах. Саутвуд [134] описывает некоторые методы определения числа насекомых, вступающих в любую стадию развития, но, чтобы ими воспользоваться, требуются некоторые биологические данные, не сообщенные Николсоном. Поэтому мы приблизительно определили размер каждого поколения по максимальному числу пупариев, указанному на рисунке 14, и нанесли эти данные как кривую поколений (рис. 15, А). Колебания на кривой поколений нерегулярны, и теперь пики разделены интервалами в 2, 2, 2, 3 и 4

поколения. Эти изменения совершенно отличны от правильных колебаний численности во взаимодействии системы хозяин — паразит, где пики численности обычно разделены более чем 5 поколениями (см. главу 4).

В той же работе Николсон [109] описал простой опыт по изучению конкуренции, в котором известное число только что отродившихся личинок зеленой падальной мухи помещали на 1 г мяса, служившего им пищей. Результаты, показанные на рисунке 16, А, сводились к тому, что максимальный выплод, около 16 мух, был, когда за пищу конкурировало 30 личинок. Если вначале было 80 личинок, то в среднем 5 или 6 из них превращались в мух, но ни одна не выживала, если конкурировало 200 или больше личинок. Это явный пример жестокой конкуренции: если цифры выразить в виде изменений значения k по мере увеличения первоначальной популяции, то наклон кривой будет очень крутым (рис. 16, В), и ее можно сравнить с кривой на рисунке 12. Выше в этой главе мы показали, что избыточно компенсирующая смертность, зависящая от плотности, может вызывать чередования численности в последовательных поколениях. Последствия для популяции этой конкретной, зависящей от плотности зависимости лучше всего изучать, построив соответствующую логарифмическую кривую размножения. На рисунке 16, С масштаб рассчитан на 10-кратное увеличение численности за поколение. Ясно, что это делает популяцию нестабильной, и на основании этого рисунка мы можем определять плотность популяций последовательных поколений, пользуясь построением, показанным на

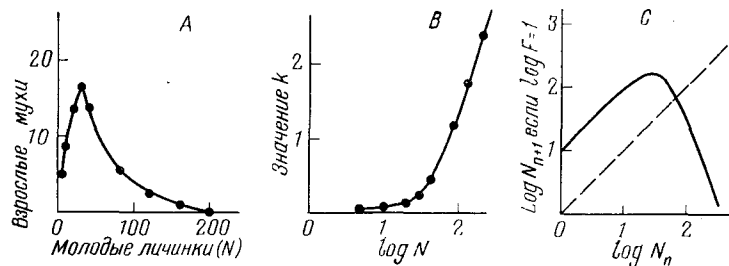


Рис. 16. Влияние конкуренции между личинками зеленой мясной мухи за 1 г пищи показано тремя способами:

А — согласно Николсону [109]; В — для показа избыточной компенсации (зависимость значения k от $\log N$); С — логарифмической кривой размножения для 10-кратного увеличения численности.

КОНКУРЕНЦИЯ МЕЖДУ ВИДАМИ ЗА ОГРАНИЧЕННЫЙ РЕСУРС

3.1 Краткое содержание

рисунке 8, *C*, а на рисунке 15, *B* одна группа данных нанесена для сравнения с данными, полученными при количестве корма в 50 раз большем. Уровень очень близок к тому, что можно было ожидать, и количество изменений очень сходно, так как в обоих случаях пики появляются через нерегулярные интервалы в 2, 3 или 4 поколения. Хотя это сравнение не может служить очень критическим испытанием, оно показывает, что колебания, какие наблюдались в этих опытах с зеленой падальной мухой, могли быть следствием очень сильно зависящей от плотности смертности, вызванной конкуренцией личинок. Эти колебания совершенно не похожи на вызванные паразитами колебания (осцилляции), рассмотренные Николсоном в его ранней работе [108], которую мы будем обсуждать в главе 4.

Графические интерпретации, основанные на очень простом опыте Николсона, позволяют нам предсказать исход его гораздо более длительных и более дорогих опытов. В одном из них мухи после выхода из пупария подвергались 99%-ному уничтожению. Мы не можем с точностью предсказать последствия такого вмешательства, основываясь на графике на рисунке 16, *C*, поскольку не знаем, как такая привнесенная смертность отражается на среднем темпе размножения выживших мух. Однако если бы *F* было уменьшено до двукратного возрастания за поколение благодаря этой смертности взрослых мух, то, изменив масштаб рисунка 16, *C*, мы увидим, что диагональ, представляющая двукратное возрастание, пересечет кривую близ ее максимума, что означает последующую устойчивость популяции из поколения в поколение. Наблюдавшиеся популяции действительно были более стабильными, но главная разница состояла в том, что они не разделялись на отдельные поколения.

Остается обсудить одну второстепенную особенность опытов Николсона. Поколения пупариев следуют одно за другим с неравными промежутками времени, отмеченными внизу на рисунке 14. Так как ежедневная порция корма достаточна для развития жизнеспособных личинок до пупариев, только если яиц немного, пупарии появляются примерно через 10 дней после каждого периода, когда мух было мало, либо когда начинался новый выплод (250-й день), либо когда два объединенных поколения взрослых мух со временем умирает от старости.

Когда два вида в культуре конкурируют за один и тот же ресурс, то обычно выживает только один, а другой исчезает, но в некоторых случаях наблюдалось сосуществование обоих видов.

Уравнения Лотки и Вольтерры для конкуренции, введенные из простой логистической модели внутривидовой конкуренции, могут предсказать либо сосуществование, либо исчезновение одного или другого вида, в зависимости от того, как именно виды влияют друг на друга.

Сосуществование наблюдалось в опытах, где модель Лотки — Вольтерры предсказывала уничтожение одного из видов. Это обусловлено тем, что предположение о пропорциональности результатов влияния внутривидовой и межвидовой конкуренции плотности популяции не было пригодным. Такие нелинейные, зависящие от плотности соотношения, можно продемонстрировать в опытах.

В полевых условиях близкородственные виды, использующие один и тот же пищевой ресурс, часто живут вместе, и нелинейные, зависящие от плотности влияния такого рода, могут быть механизмом, обеспечивающим их видовое разнообразие. Однако отрицательные влияния конкуренции в полевых условиях редко измерялись количественно, и было трудно оценить степень содействия устойчивости небольших отмеченных экологических отличий между видами, живущими совместно. Нелинейная, зависящая от плотности смертность может также быть важной для объяснения некоторого генетического полиморфизма в природных популяциях, поскольку та же смертность может участвовать и в отборе генетических аллелей и в регулировании численности популяции.

Процесс конкурентного вытеснения наблюдался с достоверностью в полевых условиях, только когда несколько видов паразитических перепончатокрылых последовательно интродуцировали в район, где они конкурировали за одни и те же виды хозяев.

3.2 Введение

Когда два или больше различных видов конкурируют за ограниченные ресурсы, такие, как пища или жизненное пространство, то на внутривидовую конкуренцию, которую мы рассматривали в предыдущей главе, накладывается межвидовая конкуренция. Здесь мы рассмотрим только лабораторные опыты, потому что мы не можем надеяться на правильную интерпретацию результатов полевых исследований, где близкородственные виды часто оказываются живущими совместно, пока не поймем сравнительно простые взаимодействия между двумя видами в постоянных условиях.

3.3 Опыты с конкурирующими видами

Обширные исследования конкуренции между двумя видами мучных хрущаков, *Tribolium castaneum* и *Tribolium confusum*, были проведены Парком [111]. Он начинал свои смешанные культуры в просеянной муке с известным числом взрослых жуков и каждые 30 дней подсчитывал жуков, личинок старшего возраста и куколок. Когда в вариантах опыта *Tribolium castaneum* и *T. confusum* объединяли, то один из видов исчезал примерно через год, а популяция другого достигала такой же плотности, какую он имел бы обычно в чистой культуре (рис. 17, А).

Парк [112] установил, что условия опыта очень важны и они определяют, какой из двух видов вытеснит другого. Температура выше 29°C благоприятствовала *T. castaneum*, но ниже 29°C обычно побеждал *T. confusum*. На результаты сильно влияло такое присутствие или отсутствие паразита жуков, простейшего *Adelina**, к которому *T. castaneum* особенно восприимчив. На рисунке 17, А показано, как *T. castaneum* при постоянной температуре 29,5°C и в отсутствие *Adelina* вытеснял *T. confusum*. Однако в зараженных культурах при той же температуре *T. confusum* вытеснял *T. castaneum* примерно в 9 из 10 повторностей, как показано на рисунке 17, В. В тех не-

* *Adelina* — это внутриклеточный паразит, относящийся к микроспоридиям; он размножается преимущественно в клетках средней кишки хозяина. Споры выводятся из организма хозяина с экскрементами и затем могут быть проглочены другими личинками, которые таким образом заражаются.

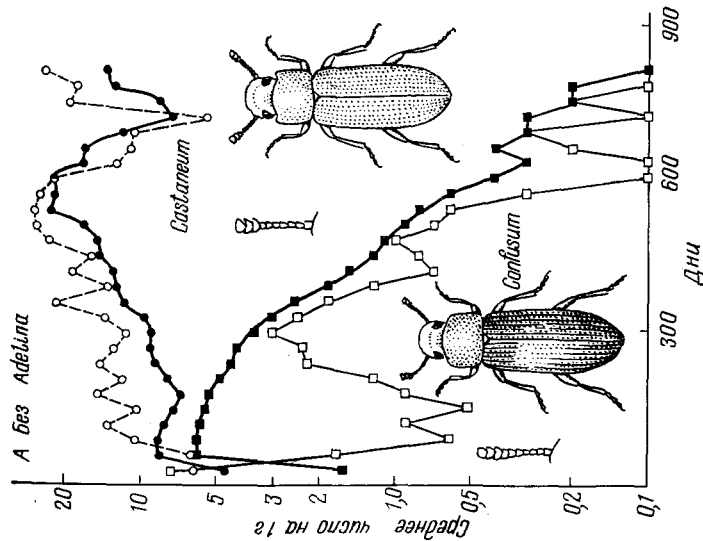


Рис. 17. Конкуренция между двумя видами *Tribolium* при 29,5°C в муке разового помола с 5% дрожжей: А — *Tribolium castaneum* устраняет *T. confusum* в отсутствие *Adelina*. Среднее для 12 повторностей в 8 г муки; В — *Tribolium confusum* устраняет *T. castaneum* в присутствии *Adelina*. Среднее для 9 повторностей в 40 г муки [111]; I — взрослые жуки; ? — личинки и куколки.

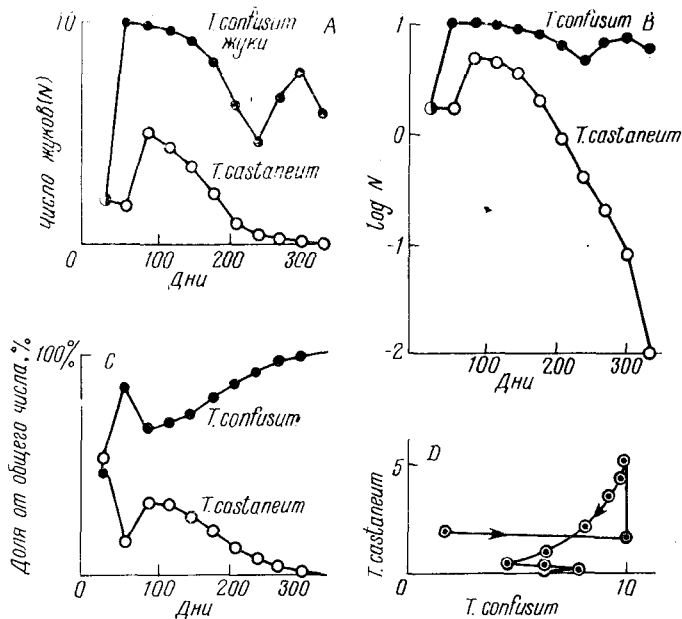


Рис. 18. Четыре способа графического представления конкуренции между двумя видами *Tribolium* в 80 г муки разового помола с 5% дрожжей. Данные Парка [111].

многих повторностях, где выживал *T. castaneum*, плотность его популяции составляла лишь $\frac{1}{3}$ плотности популяции, не зараженной *Adelina*.

На рисунке 18 результаты для другой повторности (зараженной *Adelina*) представлены четырьмя различными способами, каждый из которых подчеркивает различные особенности взаимодействия. Для 18, А принята арифметическая шкала численности популяции, а для 18, В — логарифмическая. Здесь ясно видно, что темп сокращения популяции *T. castaneum* непрерывно возрастал. На рисунке 18, С показано изменение доли каждого вида в общей популяции во времени. Наконец, на рисунке 18, D процесс конкуренции прослеживается интересным способом, путем нанесения численности одного вида на абсциссе, а другого — на ординате. Далее (рис. 20 и 21) мы увидим, что этот последний способ, исключая время, дает новое теоретическое понимание происходящих процессов.

Гаузе в своей книге «Борьба за существование» [54] на опыте показал, что два вида конкурирующих простейших (*Paramecium aurelia* и *P. caudatum*) не могут сосуществовать, если они зависят от одних и тех же ресурсов. Один вид устранял другой; это стало известно как конкурентное исключение или «принцип Гаузе»: «Два вида, конкурирующие за ограниченные ресурсы, могут сосуществовать, только если они подавляют рост конкурирующего вида меньше, чем свой собственный рост» [5].

Кромби [36] описал рост популяций двух видов жуков: *Oryzaephilus surinamensis* (суринамский мукоед) и *Tribolium confusum* (малый мучной хрущак). Пищевым субстратом для них были либо зерна пшеницы, либо мука из цельного зерна грубого или тонкого помола. Во всех случаях субстрат обновлялся через определенные промежутки времени. Технически легче наблюдать за популяциями в муке самого тонкого помола, так как все стадии могут быть отсеяны и сосчитаны. В этой мелкой муке малый мучной хрущак поедал так много куколок суринамского мукоеда, что этот вид вымирал. В муку были помещены короткие куски стеклянной трубки, достаточно широкие, чтобы служить убежищем для куколок суринамского мукоеда, но слишком узкие, чтобы в них могли проникнуть крупные личинки мучного хрущака. Таким образом, мукоед был достаточно защищен от хищничества, чтобы оба вида могли выжить. Оба вида выживали также в целом зерне пшеницы, где мелким куколкам суринамского мукоеда обеспечивалась необходимая защита. Фактически зерновой субстрат имел так много убежищ, что наряду с этими видами мог сосуществовать и третий вид жуков — *Rhizopertha dominica*.

Когда опыт начинался, на равновесные плотности популяций не влияла относительная численность конкурирующих видов. Это видно на рисунке 19, где численность *Tribolium* возросла примерно до 370, а *Oryzaephilus* — до 180, какому бы виду первоначально ни обеспечивалось численное преимущество. Опыты Кромби показывают, что при наличии подходящих убежищ могут сосуществовать два или больше видов, потребляющих одну и ту же пищу. Жуки в этих опытах принадлежали к разным семействам, но нет основания полагать, что такое таксономическое различие необходимо. В полевых условиях могут сосуществовать близкородственные виды даже из одного рода, и Эйала [4, 5] недавно доказал, что конкури-

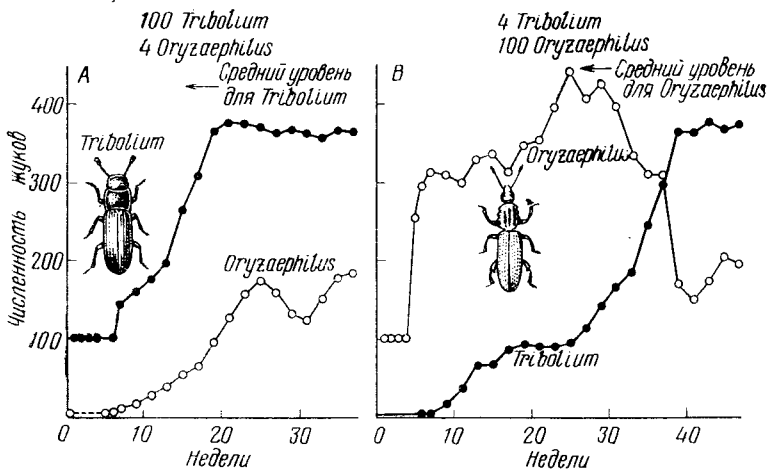


Рис. 19. Конкурентное сосуществование двух видов жуков в обновляющемся количестве пшеницы.

При различных исходных условиях (А — 100 *Tribolium* и 4 *Oryzaephilus*; В — 4 *Tribolium* и 100 *Oryzaephilus*) конечный результат одинаков: устойчивое сосуществование примерно 370 *Tribolium* и 180 *Oryzaephilus* [36].

рующие виды *Drosophila* могут сосуществовать в тщательно контролируемых условиях. Он применял обычный метод субкультуры, при котором взрослые мухи периодически удалялись, определялись, подсчитывались и переводились на свежий субстрат, а старый субстрат с личинками и куколками сохранялся, пока не выводились новые мухи, которых таким же образом подсчитывали и добавляли к тем, что вывелись раньше. Эйала проводил эти опыты при разной температуре и (подобно Парку) установил, что общим правилом было конкурентное исключение. При 19°C и ниже *Drosophila pseudo-obscura* хорошо развивалась и вытесняла *D. serrata*, но при температуре выше 25°C *D. serrata* устраняла *D. pseudo-obscura*. Парк сообщал, что при промежуточной температуре успех того или иного вида *Tribolium* в конкуренции был, видимо, в основном делом случая. Эйала установил, что при 23,5°C оба вида могли сосуществовать неопределенно долго, если субкультура велась обычным способом.

Для обобщения обозначим конкурирующие виды N_1 и N_2 . Как показали Кромби и Эйала, в некоторых условиях N_1 устраняет N_2 , а в других N_2 устраняет N_1 . При

промежуточных условиях выживание одного из видов может быть делом случая или же может иметься зона условий, в которой два вида могут сосуществовать.

3.4 Общая теория конкуренции

Лотка [93—95] и Вольтерра [161] сумели в точных математических терминах описать условия получения такого рода результатов, распространив уравнения Ферхюльста и Перла на конкуренцию двух видов. Обозначив конкурирующие виды через N_1 и N_2 , мы можем добавить в уравнение 5 (раздел 2.3) новый член, чтобы выразить мысль о том, что относительная скорость увеличения ($1/N$) (dN/dt) имеет максимальную величину r_m , но уменьшается какой-то неутонченной функцией популяций N_1 и N_2 :

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} = r_{m1} - f(n_1) - f(N_2)$$

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = r_{m2} - f(N_2) - f(N_1). \quad (1)$$

Для удобства вычислений без какой-либо опоры на биологические измерения обычно рассматривают случай, где различные неутонченные функции все являются простыми пропорциями. Так, если k_1 и k_2 представляют равновесные популяции каждого вида в отдельности, то можно записать:

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} = r_{m1} \frac{(k_1 - N_1 - \alpha N_2)}{k_1}$$

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = r_{m2} \frac{(k_2 - N_2 - \beta N_1)}{k_2}, \quad (2)$$

где α и β — константы («коэффициенты конкуренции»). Гаузе и Витт [55] справедливо заметили, что эти уравнения верны только для очень простых популяций, таких, как популяции дрожжевых клеток. Тем не менее, несмотря на то, что конкурентные отношения, возможно, нельзя точно выразить уравнениями, подобными уравнению 2, эти уравнения часто цитируются, потому что они помогают нам представить себе, каким образом может действовать конкуренция.

Лотка [95] различает четыре возможных следствия этих уравнений, которые впервые были изображены графически Гаузе и Виттом [55] и приведены на рисунке 20.

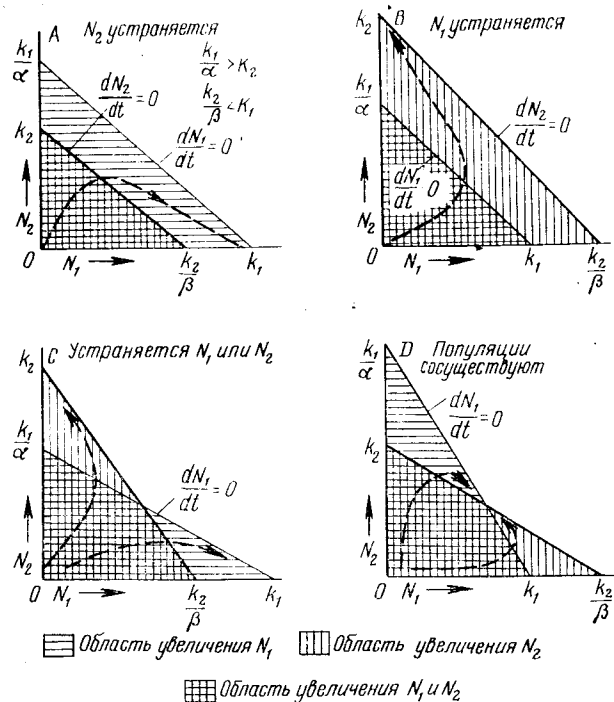


Рис. 20. Четыре следствия уравнений Лотки — Волтерры.

Если N_2 будет служить ординатой, а N_1 абсциссой, то линии, представляющие точки $dN_1/dt = 0$ (т. е. где популяция N_1 не меняется) и $dN_2/dt = 0$, получают, найдя значения для точек их пересечения с осями ($k_1, k_2, k_1/\alpha$ и k_2/β). Заметьте, что крутизна этих линий служит мерилем внутривидовых влияний конкуренции; чем круче линия, тем больше подавление внутри вида.

Теперь исход конкуренции можно предсказать по относительному положению этих двух линий. Если линия для вида N_1 лежит «выше» линии N_2 , как на рисунке 20, А, то вид N_1 устранил N_2 . Например, начиная с небольшой численности в смешанной популяции, оба вида будут первоначально увеличивать численность, пока координата (N_2, N_1) не пересечет линию, представляющую $dN_2/dt = 0$. В зоне, ограниченной этими двумя линиями, численность вида N_2 будет убывать, а вида N_1 увеличиваться до точки, где популяция N_1 достигает своего максимального разме-

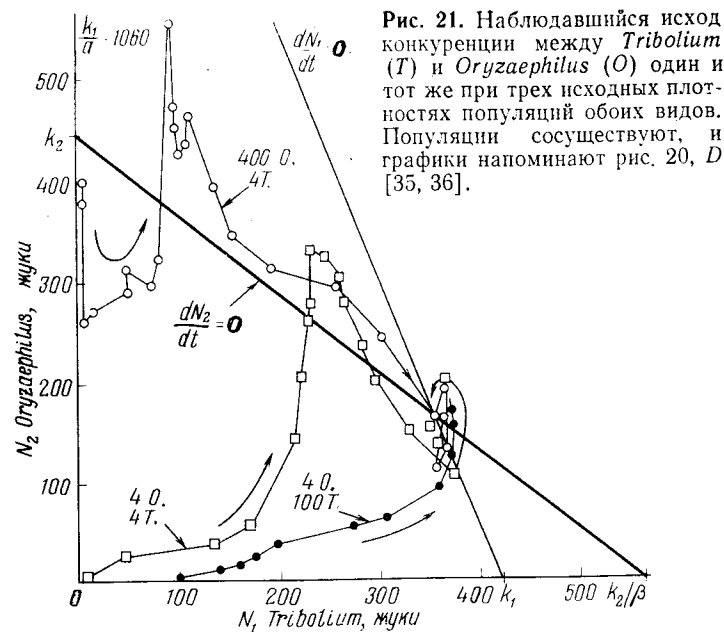


Рис. 21. Наблюдавшийся исход конкуренции между *Tribolium* (Т) и *Oryzaephilus* (О) один и тот же при трех исходных плотностях популяций обоих видов. Популяции сосуществуют, и графики напоминают рис. 20, D [35, 36].

ра k_1 ; здесь N_2 исчезает. Ситуация на рисунке 20, В прямо противоположна: теперь N_2 устранил вид N_1 . На рисунке 20, С две линии пересекаются в точке, представляющей равновесное состояние, когда численность обоих видов не меняется. Однако это неустойчивое равновесие, потому что каждый вид подавляет другой сильнее, чем самого себя, и малейшее отклонение в конце концов приведет к исчезновению одного или другого вида. Исход конкуренции в таких случаях обычно зависит от относительного размера первоначальных популяций двух видов. На рисунке 20, D положение противоположно показанному на 20, С: здесь устойчивое равновесие там, где линии пересекаются и тенденции развития популяций всегда сходятся в этой точке. Это происходит потому, что каждый вид подавляет увеличение собственной численности сильнее, чем увеличение численности другого вида.

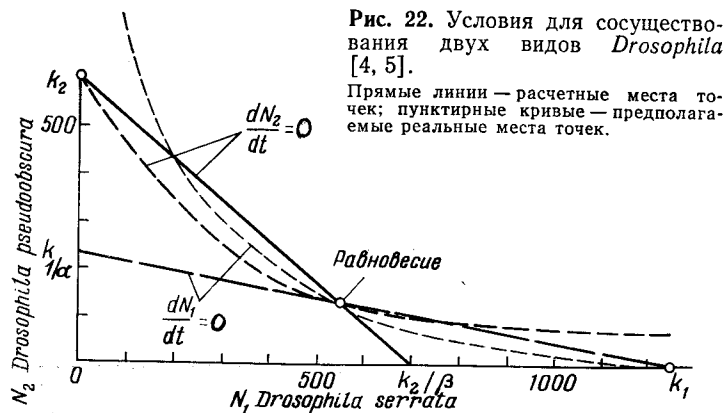
Кромби [35, 36] продемонстрировал, насколько точно уравнения Лотки и Вольтерры предопределяют исход ряда опытов по изучению конкуренции между амбарными вредителями. На рисунке 21 показан исход конкуренции между двумя жуками: *Tribolium* (N_1) и *Oryzaephilus* (N_2).

Кромби удалось измерить равновесные плотности популяции каждого вида в отдельности (k_1 и k_2) и вычислить коэффициенты конкуренции (α и β), по которым было определено положение линий $dN_1/dt=0$ и $dN_2/dt=0$. Относительное положение этих линий соответствует показанному на рисунке 20, D , так что мы можем ожидать сосуществования двух видов в устойчивом равновесии в точке, где эти линии пересекаются. На рисунке 21 показано, что сосуществование в опытах Кромби наблюдалось примерно на вычисленном уровне и вне зависимости от первоначальной плотности популяций N_1 и N_2 .

3.5 Результаты, противоречащие теории

Когда Эйала [4, 5] изучал два вида *Drosophila* — *D. pseudo-obscura* и *D. serrata*, ему удалось, подобно Кромби, определить по своим данным необходимые константы для уравнения 2 (стр. 45), но в отличие от Кромби он нашел, что теория не могла объяснить сосуществование двух видов *Drosophila*.

Результаты Эйалы (рис. 22) показывают, что $k_1/\alpha < k_2$ и $k_2/\beta < k_1$. Это условия, показанные на рисунке 20, C , где выживание того или иного вида зависит от случая, но два вида выжить не могут. В этих математических уравнениях имеются различные нереальные допущения, что может быть причиной этого расхождения. Например, в них игнорируется «возрастная структура» популяции (см. главу 2). Однако еще важнее молчаливое предположение ли-



нейности функциональных зависимостей в уравнениях (2). Скачок от общей зависимости в уравнении (1) к линейности, предполагаемой в членах αN_1 и βN_2 , представляющих конкуренцию, вполне может быть биологически неверным, даже если он удобен математически. В методе Эйалы для определения геометрического места $dN_1/dt=0$ и $dN_2/dt=0$ предполагается, что это прямые линии. Его опытные данные позволили определить значения k_1 и k_2 и размеры обеих популяций при равновесии. Вычисленные точки k_1/α и k_2/β фактически были получены путем экстраполяции линий между k_1 и k_2 и точкой равновесия до соответствующих осей, как показано на рисунке 22 (сплошные линии). Гилпин и Джастис [56] недавно подтвердили наше мнение, что реальные линии, соответствующие местоположению $dN/dt=0$, должны быть кривыми, как это показано на рисунке 22.

Каким образом можно проверить зависимости, предполагаемые в уравнениях Лотки — Вольтерры? Для этой цели уравнение (1) можно переписать в упрощенной форме для вида N_1 :

$$\frac{1}{N_1} \cdot \frac{dN_1}{dt} = r_{m1} - dN_1 - \beta N_2, \quad (3)$$

где α и β — константы.

Мгновенный темп возрастания (dN/dt) измерить трудно, поскольку для регистрации измеримых изменений нужен строго определенный интервал времени. Если вместо этого взять довольно долгий отрезок времени, такой, как целое поколение, и рассмотреть особый случай синхронизированных поколений, то условия не во всем будут такими же, как предполагается в уравнении 3, потому что изменением возрастной структуры популяции исключаются некоторые возможные взаимодействия. Однако если между темпом увеличения в уравнении 3 и N_1 и N_2 имеется линейная связь, то мы можем по аналогии утверждать, что случай синхронизированных поколений следует представить так:

$$\frac{N_{1n+1}}{N_1} = F - aN_{1n} - bN_{2n}, \quad (4)$$

где N_{1n} и N_{1n+1} — число взрослых особей вида N_1 в родительском и дочернем поколениях, F — максимальное число потомков на одно насекомое, а aN_{1n} и bN_{2n} — смертность, обусловленная соответственно внутривидовой

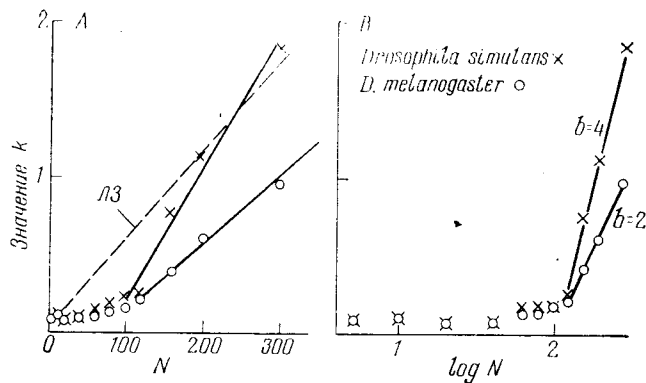


Рис. 23. Разное число личинок *Drosophila simulans* или *D. melanogaster* помещали на одинаковое количество пищи и отродившихся мух подсчитывали.

На графике А показана зависимость значения k для наблюдаемой смертности от начальной плотности личинок, а на графике В — от логарифма начальной плотности личинок. Из графика В видно, что, когда численность популяции обоих видов превышает 100, оба вида страдают от зависящей от плотности избыточно компенсирующей смертности [102]. ЛЗ — ожидаемая линейная зависимость.

и межвидовой конкуренцией. Совершенно ясно, что aN_n означает зависящую от плотности смертность, показанную на рисунке 7, А кривой Р. Точно так же смертность N_1 , обусловленная N_2 , должна находиться в линейной зависимости от популяции N_2 .

Из предыдущей главы нам известно, что измерения влияний внутривидовой конкуренции у *Drosophila* были линейными на определенном отрезке логарифмической шкалы (рис. 13, В), что подразумевает криволинейную зависимость, если нанести процент смертности в зависимости от численности популяции. Для выживания личинок *Drosophila* это подтвердил Миллер [102], который помещал различное число личинок *Drosophila simulans* или *D. melanogaster* на строго определенное количество пищи и подсчитывал число появляющихся мух. На рисунке 23, А смертность *Drosophila* между личиночной и взрослой стадиями нанесена в арифметической шкале как значение k в зависимости от первоначального числа личинок. Смертность низка, пока личинок менее 100, но затем значение k возрастает приблизительно пропорционально первоначальной плотности популяции личинок. У *D. simulans* возрастание гораздо круче, чем у *D. melanogaster* (на

Рис. 24. Внутривидовая конкуренция у *Tribolium castaneum*.

А — уменьшение числа яиц, откладываемых одним жуком за сутки, непропорционально плотности жуков; В — суточная продукция яиц на одного жука дает прямую линию, если искать ее зависимость от логарифма числа жуков. Значение k для гибели яиц непропорционально логарифму числа жуков, но 3 из 4 точек находятся на прямой линии. Данные из таблицы 2.

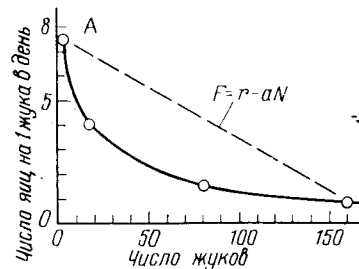


рис. 23, В значение нанесено против логарифма популяции. Когда популяция больше 100, возрастание значения k имеет наклон сильной избыточной компенсации — сравни с рис. 9). Пунктирная линия на рисунке 23, А показывает ожидаемую форму кривой, если темп увеличения $dN/dt = rN - \alpha N^2$.

Берч и др. [17] показали для *Tribolium*, как численность взрослых жуков влияет на чистую яйцепродукцию. Эти данные не согласуются с уравнением Лотки — Вольгерры. Культуры с одинаковым числом самцов и самок высаживали на 8 г муки и в течение 8 недель подсчитывали число яиц. Яйца и личинок удаляли. В таблице 2 указано число яиц на одного жука в день для каждого из двух видов *Tribolium*. Исходя из уравнения 4, мы можем ожидать, что число яиц на одного жука будет уменьшаться прямо пропорционально численности жуков. Однако этого не произошло. Снижение числа яиц на 1 жука (F) явно криволинейное, если его наносить в зависимости от плотности популяции жуков N_A , как показано на рисунке 24, А. Если его нанести на графике в зависимости от логарифма популяции, то точки соответствуют уравнению:

$$F = a - b \log N_A. \quad (5)$$

Если нанести значение k для сокращения числа яиц в зависимости от логарифма численности жуков, то три точки оказываются на линии, соответствующей отношению:

$$k = 0,6 \log N_A - 0,5. \quad (6)$$

Таблица 2. Берч, Парк и Франк [17] подсчитывали в течение 8 недель яйца, отложенные за день *Tribolium castaneum* и *T. confusum* при различной плотности их популяций. Здесь приведены средние данные

Число жуков	2	16	80	160
<i>T. confusum</i> : число яиц на 1 жука в день	5,4	3,2	1,2	0,75
Сокращение, выраженное значением k	—	0,23	0,65	0,86
<i>T. castaneum</i> : число яиц на 1 жука в день	7,5	4,0	1,5	0,87
Сокращение, выраженное значением k	—	0,27	0,70	0,93

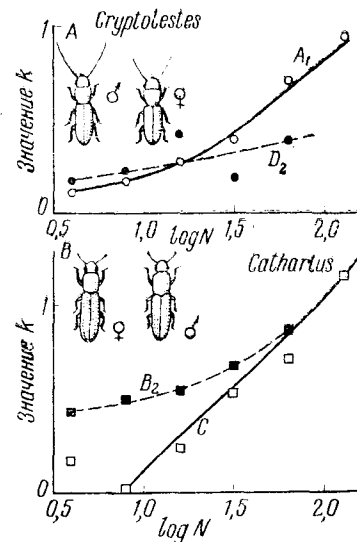
Кривые для *T. confusum* были аналогичными. Эти зависимости совершенно отличны от принятых Лоткой и Вольтеррой.

Мерц и Дейвич [100] изучали уничтожение куколок *Tribolium castaneum* взрослыми жуками. Ни число уничтоженных куколок, ни вычисленные нами значения k для смертности куколок не имеют простой зависимости от числа жуков, подобных тем, что требуются уравнениями Лотки — Вольтерры. При низкой численности куколок почти все они уничтожались жуками, но, когда добавляли большое число куколок, многие выживали, потому что потребность жуков в пище была удовлетворена — здесь мы имеем доказательство обратной зависимости от плотности при большой численности куколок, что является еще одним типом отклонения от простой линейной зависимости, предполагаемой Лоткой и Вольтеррой.

Все эти проверки линейности влияния плотности популяции на скорость ее роста относились к внутривидовой конкуренции и ни в одной не пытались выяснить влияние за целое поколение. Во время учебного практикума в Оксфордском университете мы ставили опыты с конкуренцией, которые можно было анализировать для измерения внутривидовых и межвидовых влияний. Использовались жуки двух родов — *Cathartus* и *Cryptolestes*, выбранные ради их быстрого развития — при 25°C новое поколение можно получить примерно за 6 недель. Пол жуков легко определяется по усикам или по форме переднегруди. Мы отмеряли в склянки небольшое количество муки, обогащенной дрожжами, и помещали туда 4, 8, 16, 32, 64 и 128 жуков. В опыте А были только *Cryptolestes*. В опыте В к *Cryptolestes* подсаживалось 16 жуков *Ca-*

Рис. 25. Внутри- и межвидовая конкуренция между видами *Cryptolestes* и *Cathartus*.

Данные из таблицы 3. А — значения k для *Cryptolestes*; В — для *Cathartus*; A_1 — внутривидовая конкуренция; B_2 — межвидовая конкуренция; D_2 — межвидовая конкуренция; С — внутривидовая конкуренция.



thartus. В опытах С и D виды меняли местами. Численность обоих видов подсчитывали, когда появлялись жуки дочернего поколения, и в таблице 3 указано число жуков дочернего поколения. Эти цифры можно анализировать различным образом. В качестве проверки линейности мы можем выбрать из таблицы 3 данные о скорости роста популяции *Cryptolestes* в зависимости от числа *Cryptolestes*, когда число жуков *Cathartus* равно либо нулю (опыт А), либо 16 (опыт В₁). Влияние *Cathartus* на *Cryptolestes* заметно, когда первоначальное число *Cryptolestes* сохраняли постоянным, а число *Cathartus* изменяли (D_2). Эти результаты показаны графически на рисунке 25, А; на рисунке 25, В даны аналогичные графики для *Cryptolestes* — одного и с различным числом *Cathartus*.

Если бы уравнение 4 было действительным, то на рисунке 25 каждый ряд точек соединялся бы прямой линией. Имеются доказательства разнородности в числах, особенно когда опыт велся с обоими видами, но общая тенденция расположения точек позволяет думать, что изменение шкалы улучшило бы линейность. Если полученные данные перестроить, отложив на оси ординат N_{n+1}/N_n , а на оси абсцисс — $\log N_n$ вместо N_n , то точки для каждого вида в отдельности будут примерно соответствовать линии

$$\frac{N_{n+1}}{N_n} = 36 - 15 \log N_n \quad (7)$$

как показано на рисунке 26.

Таблица 3. Результаты учебного опыта с жуками двух видов, конкурирующих в небольшом количестве муки, обогащенной дрожжами. Опыты начинали с равным числом самцов и самок

Исходное число <i>Cryptolestes</i> (N_1)		4	8	16	32	64	128
A	Численность взрослых жуков в потомстве	101	180	276	427	411	473
B <i>Cryptolestes</i> с 16 <i>Cathartus</i> (N_2):							
B ₁	Число взрослых жуков <i>Cryptolestes</i> в потомстве	86	260	208	414	430	
B ₂	Число взрослых жуков в потомстве от 16 <i>Cathartus</i>	208	185	164	121	78	
Исходное число <i>Cathartus</i> (N_2)		4	8	16	32	64	128
C	Численность взрослых жуков в потомстве	96	287	331	233	434	392
D <i>Cathartus</i> с 16 <i>Cryptolestes</i> (N_1):							
	Число взрослых жуков <i>Cathartus</i> в потомстве		74	182	192	275	
	Число взрослых жуков в потомстве от 16 <i>Cryptolestes</i>	344	306	199	356	228	

Зависимость такого рода коренным образом отличается от предполагаемой в уравнениях Лотки — Вольтерры. Это как раз зависимость, дающая криволинейное расположение точек для $dN/dt=0$, которые мы должны были принять для *Drosophila* на рисунке 22. Этим объясняется, почему равновесное положение для смешанной популяции двух видов *Drosophila* было настолько ниже, чем то, которое каждая популяция могла бы поддерживать в отдельности.

3.6 Межвидовая конкуренция в полевых условиях

При полевых наблюдениях обычно можно видеть только конечный результат конкуренции. Процесс исключения мог начаться в далеком прошлом, и прямые доказательства этого процесса можно получить только при изучении интродуцированных видов. Близкородственные виды, использующие одни и те же ресурсы, часто, по-видимому, сосуществуют устойчивым образом. В Англии имеется пять обычных видов общественных ос рода *Vespa*, име-

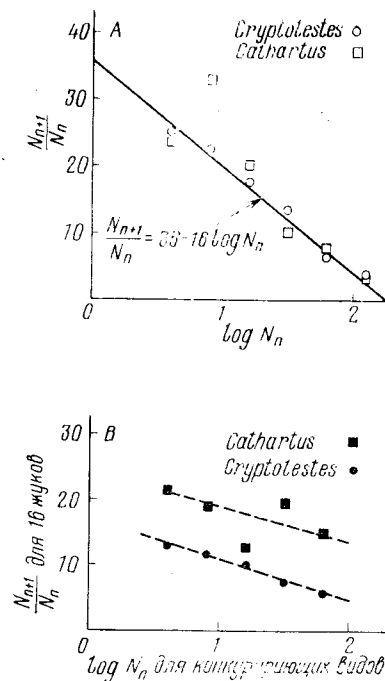
Рис. 26. Данные, представленные на рисунке 25, перестроены: на оси ординат отложено N_{n+1}/N_n , а на оси абсцисс — $\log N_n$.

A — внутривидовая конкуренция; B — межвидовое влияние числа конкурирующих видов.

ющие одинаковые размеры и конкурирующие за пищу; как они сосуществуют — это не совсем понятно. Имеется много видов гусениц, которые весной питаются молодыми листьями дуба. Они должны конкурировать за пищу по крайней мере в те годы, когда деревья бывают объедены начисто. Мы полагаем, что они сосуществуют, потому что численность каждого из этих видов регулируется специфическими паразитами на таком низком уровне, при котором им всем вместе лишь изредка не хватает пищи.

Бродхед и Уопшер [20] изучали два вида сеноедов из одного и того же рода, сосуществующие и питающиеся водорослями и грибами на стволах и сучьях лиственниц. Эти два вида несколько отличались по распространению, поскольку *Mesopsocus immunitus* больше предпочитал живые ветви. Яйца *Mesopsocus unipunctatus* особенно охотно заражались крошечной осой мимаридой из рода *Alaptus*, а нимфы *M. immunitus* были предпочитаемой жертвой наездника *Leiophron* из сем. Braconidae. В главе 4 мы увидим, как специфические паразиты, подобные этим, могут независимо стабилизировать популяцию каждого вида хозяев. Регрессионный анализ результатов четырехлетних учетов не выявил никакой достоверной связи между выживанием и количеством пищи или численностью других видов *Mesopsocus*.

Понтин [115] доказал, что колонии муравьев оказывают непосредственное отрицательное влияние друг на



друга. Он изучал два очень обычных вида полевых муравьев, *Lasius niger* и *Lasius flavus*, которые делают хорошо заметные холмики. Оба вида образуют довольно четкие колонии по меньшей мере с одной плодущей самкой. Трудность состояла в том, что численность колонии можно было точно определить только разрушающим методом учета. Вместо этого Понтин подсчитывал только молодых окрыленных самок, произведённых каждой колонией. Они собирались под плоскими камнями, которые он укладывал на каждый холмик. Подняв камни, можно было удалить и сосчитать самок, после чего камни возвращались на место с минимальным нарушением жизни колонии. Доказательством конкуренции было прежде всего пространственное размещение колоний; они были распределены не произвольно. Те из них, где выводилось много самок, занимали большую площадь. Очевидно, это пространство было «кормовым угодьем», где рабочие муравьи использовали тлей, питающихся на корнях. Понтин опытным путем доказал, что плодovitость колоний *Lasius flavus* или *L. niger* можно повысить, удалив соседние колонии, или уменьшить, перенеся активное гнездо *Lasius flavus* и дав им обосноваться поблизости. Его результаты показали, что неблагоприятные последствия конкуренции больше отражались на соседних гнездах *L. flavus*, чем на гнездах *L. niger*. Это как раз условия, показанные на рисунке 20, D для устойчивого сосуществования, которое, как правило, наблюдается у этих двух широко распространенных видов муравьев.

3.7 Конкуренция за падаль

Конкуренция особенно жестока за высокопитательный материал, такой, как трупы животных. Они очень быстро используются специализированной группой, состоящей из многих позвоночных и беспозвоночных животных, и исход конкуренции решающим образом определяется своевременностью прибытия. Как правило, выигрывает тот, кто придет первым, и такие падальные и мясные мухи, как *Lucilia* и *Calliphora*, часто собираются вокруг умирающего животного и начинают откладывать яйца почти в момент смерти. Овечьи мясные мухи, *Lucilia* spp., в Австралии и Европе пошли еще дальше и откладывают яйца на здоровых овец. Личинки вырабатывают ферменты, растворяющие кожу овец; образовавшиеся раны быстро уве-

личиваются и вскоре вызывают гибель овец. Личинки вместе с другими насекомыми, которые прилетают позже, конкурируют за труп. Фуллер [53] описал происходящую при этом сложную экологическую сукцессию.

Спрингетт [135] изучал конкуренцию между падальными мухами и могильщиками (*Necrophorus*) за трупы мышей в тщательно контролируемых условиях. На исход конкуренции влияли как сроки обнаружения падали, так и наличие или отсутствие клещей из рода *Poecilochirus*, которые обычно переносятся жуками. При отсутствии клещей пара жуков не могла дать никакого потомства, если в конкуренции участвовало 100 яиц или 100 личинок *Calliphora*. Если жуки вместе приносили 30 клещей, то клещи уничтожали все яйца падальных мух и выживали как потомство жуков, так и клещи. Клещи не были способны уничтожать личинок *Calliphora*, что прекратило бы размножение и жуков, и клещей. Это интересное доказательство взаимной выгоды обычно наблюдаемой ассоциации между клещами и могильщиками. Из наблюдений Спрингетта мы могли бы сделать вывод, что успешность конкуренции за падаль в значительной степени решается сроком прибытия, но если проигрешь в результате позднего прибытия прямо связан с промедлением в использовании, то мы могли бы ожидать, что в любой местности виды, наиболее часто прибывающие первыми, вытеснят все другие. Однако хотя на одном трупе было прослежено конкурентное вытеснение, оба вида широко распространены и изобилуют в Европе. Должно быть, важны и другие факторы, может быть, связанные со временем года, размерами трупа и его местонахождением.

3.8 Полевые наблюдения над конкурентным исключением

Конкурентное исключение одного вида другим лучше всего можно проследить на результатах полевых опытов. Хорошим примером может служить интродукция на Гавайские острова ряда видов паразитических браконид рода *Opius* [14] (рис. 27). Целью интродукции была борьба с восточной плодовой мухой *Dacus dorsalis*. Сначала был интродуцирован и обосновался *Opius longicaudatus*, но процент заражения *Dacus* оставался низким. Когда обосновался *Opius vandenboschi*, он буквально устранил *O. longicaudatus*, но затем быстро возросла численность *Opius oophilus*, связанная с гораздо более высоким про-

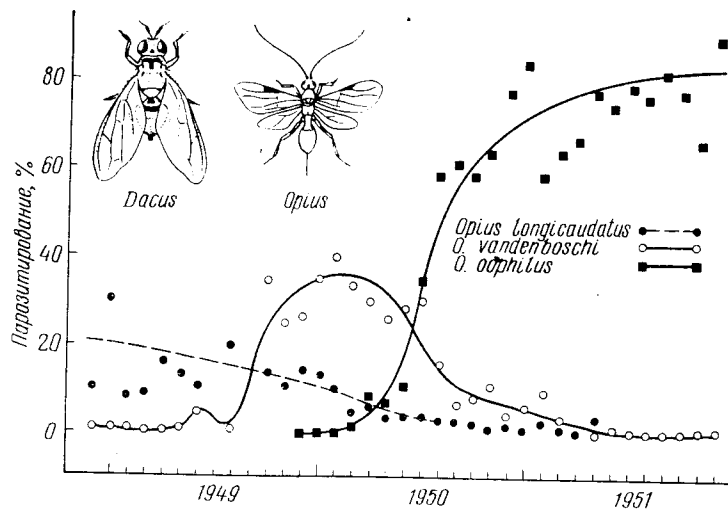


Рис. 27. Паразиты плодовой мухи *Dacus dorsalis*, успешно обосновавшиеся на Гавайи для биологической борьбы с этим вредителем, служат примером конкурентного исключения [14].

центом паразитированных мух, чем наблюдалось ранее, а оба других вида исчезли.

ДеБах и Сандби [44] описали довольно подробно результаты последовательных интродукций паразитов из рода *Aphytis* для подавления красной померанцевой щитовки, *Aonidiella aurantii*, — вредителя лимонных деревьев (рис. 67, С). Здесь речь шла о конкуренции видов паразитов из одного рода и о том, как эти виды реагировали на очень неодинаковые климатические условия в разных районах цитрусоводства на юге штата Калифорния.

3.9 Обсуждение

Уравнения Лотки — Вольтерры дали полезное направление поискам путей возможного взаимодействия между видами и словесное определение условий сосуществования или исключения остается верным. Конкурентное исключение происходит, когда преуспевший вид оказывает более неблагоприятное влияние на другой вид, чем на самого себя. Для сосуществования каждый из видов должен сильнее подавлять самого себя, чем другой вид, с которым он конкурирует. В главе 4 мы увидим, что сосуще-

ствованию паразитических видов, конкурирующих за один и тот же вид хозяина, способствуют «взаимные помехи» — следствие внутривидовой плотности популяции. Читатель с математическим складом мысли может попытаться включить нелинейность в новую теорию. Это будет более реалистичное решение, чем уравнения Лотки — Вольтерры. Однако в предыдущей главе мы видели, что результат модели, включающей нелинейные компоненты, может быть изменен различным образом. Вероятно, результат модели, включающей два конкурирующих вида, будет точно так же сложным — слишком сложным, чтобы обсуждать его здесь.

Тем не менее эти нелинейные, зависящие от плотности влияния и аналогичные межвидовые влияния, которые мы обнаружили, вероятно, важны не только для теории популяций, но и для генетики. Устранение неблагоприятного гена сравнимо с конкурентным исключением одного из соперничающих видов в динамике популяции. Широкое распространение генетического полиморфизма аналогично сосуществованию конкурирующих видов. Более того, те же факторы смертности, вызывающие изменения популяции, которые мы обсуждали в этой главе, должны действовать как факторы генетического отбора. Их конкретная связь с плотностью популяций или концентрацией генов может иметь решающее значение для нашего понимания как популяционных, так и эволюционных проблем.

ПАЗАРИТЫ И ХИЩНИКИ

4.1 Краткое содержание

Простые математические теории Томпсона и Николсона, объясняющие взаимодействие паразита и хозяина или хищника и жертвы, рассматривают частный случай, когда специфический враг и его жертва имеют раздельные синхронизированные поколения. Таким образом, они охватывают лишь небольшую часть взаимодействий, происходящих в природе.

Главное различие между этими теоретическими концепциями состоит в том, что в них сделан особый упор на разные особенности взаимодействия: на число яиц, которое может произвести враг, или на эффективность его поиска и на то, как на ней отражаются изменения плотности популяции жертвы или хищника. Мы считаем, что для любой общей модели взаимодействия такого рода необходимы элементы из всех теоретических концепций. Важно также включить в модель и другие характерные черты. В этих теориях делается также математически удобное допущение, что хищник ищет свою жертву бессистемно, тогда как по лабораторным опытам и полевым наблюдениям мы знаем, что это не обязательно так. Паразиты и хищники склонны собираться там, где плотность жертвы выше. Кроме того, в теоретических моделях изучают ситуацию, где единственные факторы, влияющие на обе популяции, — это плотность той и другой. Естественные же взаимодействия включают также и другие факторы, которые могут сильнее влиять на устойчивость системы, чем любой из компонентов, включенных для описания поведения паразитов.

4.2 Введение

В опытах, обсуждавшихся до сих пор, каннибализм и хищничество часто играли некоторую роль в межвидовой и внутривидовой конкуренции. Но в этих случаях пища животного происхождения не была главным источником энергии для вида. В этой главе мы рассмотрим типы взаимодействий, происходящих, когда один вид насекомых пи-

тается другим видом, и теории, выдвинутые для их описания.

Паразитические насекомые (иногда называемые паразитоидами) — это фактически особая категория хищников, обычно требующих для завершения развития одного хозяина. Они отличаются от истинных паразитов строго зоологически тем, что почти неизменно убивают своих хозяев. Тем не менее их обычно называют «паразитами насекомых», и мы тоже будем называть их так. Большинство видов паразитических насекомых относится к отрядам *Diptera* или *Hymenoptera*. Взрослые особи откладывают яйца на какую-либо стадию хозяина, которой питаются их развивающиеся личинки, или поблизости от этой стадии хозяина. Некоторые паразиты — возможно, даже большинство — предпочитают один или лишь немногие виды хозяев, но другие более многочисленны и нападают на гораздо более широкий круг хозяев. Некоторые паразиты дают более одного поколения в год, и каждое поколение может поражать совершенно иные виды хозяев.

Хищные насекомые отличаются от этих паразитов тем, что им требуется более чем одна особь жертвы, чтобы закончить развитие, и поэтому поиски жертвы — это процесс, продолжаемый рядом различных стадий развития, размеры которых все больше увеличиваются.

Из практического опыта «биологической борьбы» (глава 9) мы знаем, что интродукция паразита или хищного вида в обильную популяцию вредных насекомых может привести к быстрому увеличению численности этих естественных врагов. Тогда это вызывает быстрое сокращение популяции вредителей и последующее снижение численности их естественных врагов, что заканчивается сосуществованием тех и других при сильно уменьшенной плотности популяций. Были предложены различные математические модели для описания воздействия естественных врагов на популяции жертв. Мы проследим развитие этих концепций и покажем, как неспособность прежних моделей дать удовлетворительные объяснения привела к разработке более сложных и более реалистичных моделей. Все исследователи, чьи концепции мы будем обсуждать, предлагали модели только для возможно более простого типа взаимодействий, когда специфический естественный враг с синхронизированным циклом развития нападает на вид, имеющий раздельные поколения, и когда каждый найденный отдельный хозяин или жертва увеличивает

следующее поколение паразитов или хищников на соответствующее число особей.

Вероятно, эти предположения более верны для паразитических насекомых, чем для хищников, и большинство теоретических моделей, обсуждаемых в этой главе, разработано для взаимодействий хозяина и паразита и соответствует им. Однако даже простые взаимодействия в системе хозяин — паразит нелегко моделировать. Размножение паразита зависит от способности самки находить хозяев, и, таким образом, математическая модель должна включать описание этой способности самок паразитов. Это, конечно, означает попытку выразить особенности поведения взрослых паразитов математическими формулами.

4.3 Модели У. Р. Томпсона

Томпсон [138] интересовался возможностью интродукции паразитов в популяции вредителей. Так, он задумался над тем, что будет происходить, если сравнительно небольшое число паразитов будет интродуцировано в огромную популяцию вредителя. Он полагал, может быть, по праву, что в таких условиях паразиты не будут испытывать трудностей в нахождении хозяев, и что темп увеличения численности паразита будет лимитироваться только плодовитостью самок паразита.

Прежде всего он предположил, что паразиты будут откладывать только по одному яйцу в каждого найденного хозяина. Исходя из этого число яиц, отложенных популяцией паразита, (P_E) будет равно среднему числу яиц у самки паразита (константа C), умноженному на число самок (P), ищущих хозяев, т. е.

$$P_E = CP. \quad (1)$$

Таким образом, Томпсон приравнял число отложенных яиц числу паразитированных хозяев, но он понимал, что такое допущение явно не будет соответствовать всем ситуациям в системе паразит — хозяин. Многие паразиты неспособны отличить здоровых хозяев от уже паразитированных, и в этих случаях хозяин может содержать более чем одно яйцо, даже если в хозяине может развиваться только один паразит.

Томпсон преодолел эту трудность, предположив, что встречи (N_a) между паразитами и хозяевами распределя-

ются случайным образом, и воспользовался формулой случайного распределения для вычисления числа хозяев (N_{ha}), подвергшихся нападению при этих встречах. Число нападений N_a равно числу яиц, отложенных паразитом (P_E), если во время каждой встречи откладывается только одно яйцо, так что его модель для паразитизма можно написать так:

$$N_{ha} = N \left[1 - \exp \left(- \frac{N_a}{N} \right) \right], \quad (2)$$

где N — плотность популяции хозяина, а P_E вычисляются из уравнения 1.

Эта модель не обеспечивала хорошего объяснения взаимодействия паразита и хозяина. Конечно, расчетные популяции паразитов первоначально возрастают очень быстро, и это наблюдалось в полевых условиях; но в зависимости от относительных темпов увеличения численности, выбранных для паразита и хозяина, популяции хозяина и паразита будут либо продолжать увеличиваться бесконечно, либо паразит сократит популяцию хозяина до полного уничтожения, а затем вымрет сам. Бесконечное увеличение обеих популяций практически невозможно. При некоторой плотности популяции хозяина будет лимитироваться наличием пищи. Если установить верхний предел численности хозяев, введя в модель в дополнение к паразиту фактор, зависящий от плотности, то обычным исходом будет исчезновение как хозяина, так и паразита, как показано на рисунке 28. Модель может быть устойчивой только в том случае, если паразит тоже подвержен смертности, зависящей от плотности. Тогда численность хозяина регулируется фактором, зависящим от плотности, и продолжающееся существование небольшой популяции паразита не может влиять на численность хозяина.

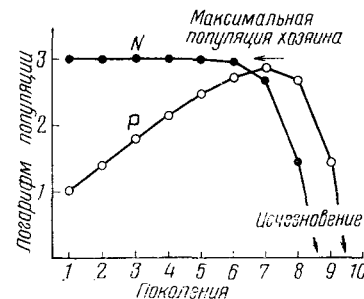


Рис. 28. Модель популяции по Томпсону для устойчивой популяции хозяина, подвергнутого нападению паразита.

Темп размножения хозяина $F=2$, популяция стабилизируется зависящим от плотности фактором при численности 1000. Паразит откладывает в среднем 2,5 яйца. Сюда подходят формулы 1 и 2 (гл. 4). N — хозяин; P — паразит.

Хотя концепции Томпсона могут правильно отображать первоначальные соотношения, когда небольшое число паразитов вводится в район с изобилием хозяев, они явно не могут быть хорошим описанием, когда хозяева сравнительно редки и способность паразита к их отысканию должна становиться важной; они не дают и объяснения сосуществования популяций паразита и хозяина на новых, уменьшенных уровнях.

4.4 Модели А. Дж. Николсона

Николсон [108] и Николсон и Бейли [110] рассматривали совершенно отличную ситуацию от той, что интересовала Томпсона, а именно так называемое «устойчивое состояние», где популяции паразита и хозяина сосуществуют в состоянии равновесия. В сущности Николсон предложил две модели. Первая была чисто словесной, и в ней он соглашался с Говардом и Фиском [74] и Смитом [129] (см. главу 2), что популяции регулируются факторами, действующими в зависимости от плотности. Однако в его математической модели взаимодействия паразита и хозяина деятельность паразита не была зависима от плотности.

Тем не менее Николсон считал паразитов регулирующим фактором. Он полагал, что паразиты будут искать своих хозяев бессистемно и что темп их размножения будет ограничиваться не наличием яиц, а способностью находить хозяев. Таким образом, он исходил из следующих допущений:

1) частота обнаружения хозяев пропорциональна плотности их популяции. При этом предполагается, что паразитов никогда не лимитирует их яйцевая продуктивность;

2) что средняя площадь, которую обыскивает паразит в течение своей жизни, постоянна и характерна для этого вида. Он назвал ее поисковой площадью и обозначил символом « a ».

На основании этих допущений Николсон построил свою «кривую конкуренции» (рис. 29), согласно которой процент паразитирования возрастает асимптотически до 100% по мере увеличения плотности популяции паразита. Математическое описание этой кривой служит основой всех моделей Николсона — Бейли, и, так как эти предположения о способе поисков хозяев паразитов введены

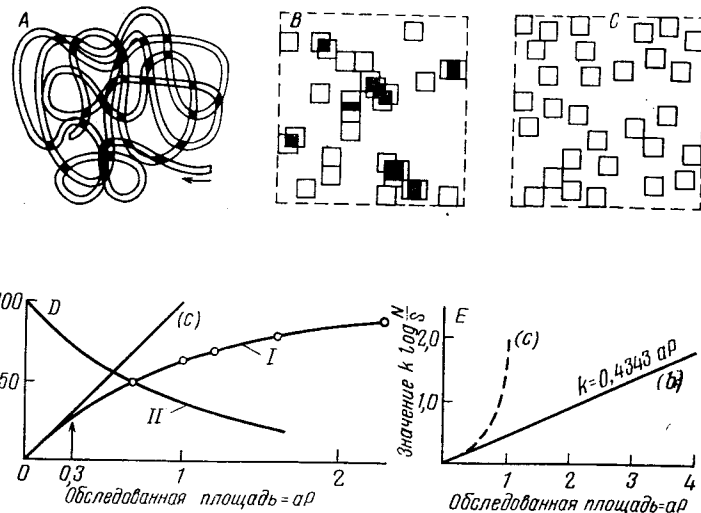


Рис. 29.

А — гипотетический маршрут паразита, ведущего беспорядочный поиск; В — схема поисков 30 паразитов, обследующих данную площадь. Каждый квадрат представляет поисковую площадь (0,01 общей площади) отдельного паразита; С — то же, что и В, но паразиты ищут систематически, избегая уже обследованные места: I — паразитизм (%) = кривой конкуренции; II — процент выживания; D — николсоновская «кривая конкуренции» (b). Прямая линия (c) получится, если паразиты будут искать систематически; E — то же, что и D, но паразитизм выражен значением k , чтобы показать способ выведения уравнения 3 (гл. 4).

в модели других исследователей, их необходимо объяснить несколько подробнее.

Рисунки 29, А и 29, В схематически изображают поиски хозяев отдельным паразитом (А) и популяцией паразитов (В), как это предполагал Николсон. На рисунке 29, А показан маршрут паразита, ведущего поиск на ровной поверхности; ширина полосы определяется способностью обнаруживать хозяев по обе стороны от линии движения. Длина пути соответствует расстоянию, которое паразит проходит, ведя поиски в течение всей своей жизни, а общая обследованная им площадь — это поисковая площадь (а). Движения паразита случайны в том смысле, что они не имеют связи с распределением хозяев, и паразит может пересекать свои следы и, таким образом, площадь, уже обследованную им. Так как паразит пересекает свои же следы, эффективно обследованная площадь меньше пересеканной им площади.

На рисунке 29, В показана схема поисков популяции паразитов из 30 особей. Для удобства поисковая площадь каждого паразита представлена квадратом площадью, равной 0,01 всей площади. Положение квадратиков было определено случайным образом, а это означает, что ни один отдельный паразит не избегает участков, уже обследованных другими паразитами. Отсюда ясно, что по мере увеличения числа паразитов должна возрасти и степень перекрытия обследованных площадей. В этом примере общая площадь, пересеченная паразитами (aP), составляет 0,3 общей площади, но эффективно обследованная составляет всего 0,254 общей площади. Иначе говоря, мы можем ожидать, что будет паразитировано только 25,4% хозяев вместо 30%, как это было бы, если бы обследованные площади не перекрывались (рис. 29, С). Изучение рисунка 29, D показывает, что эта величина 25,4% очень близка к ожидаемой исходя из «кривой конкуренции» и равной 25,9% (указана стрелкой). Разница обусловлена случайной ошибкой и недостоверна.

Из этих примеров должно быть ясно, что математические формулы Николсона не содержат ничего исключительно биологического. Его основные допущения таковы:

- 1) наличие яиц неограниченно;
- 2) поиски бессистемны;
- 3) поисковая площадь (a) постоянна.

При условии, что все это правильно, то прогнозы Николсона в отношении последствий взаимодействия системы паразит — хозяин вполне логичны.

Чтобы проверить эту модель, нам нужно определить поисковую площадь по полевым или лабораторным данным. Поисковую площадь легко вычислить, если можно измерить число (или плотность) ищущих паразитов (P) и долю зараженных ими хозяев

$$a = \frac{1}{P} \log_e \frac{N}{S}, \quad (3)$$

где N — число (или плотность) хозяев, подвергшихся нападению, а S — число (или плотность) незараженных хозяев. Рисунок 29, E — это кривая конкуренции, перестроенная с использованием значений k для описания доли паразитированных хозяев. Это дает линейную зависимость с наклоном 0,4343 ($= 1/\log_e$);

$$\text{значение } k \text{ для паразитизма} = \log \frac{N}{S} = \frac{aP}{2,3}, \quad (4)$$

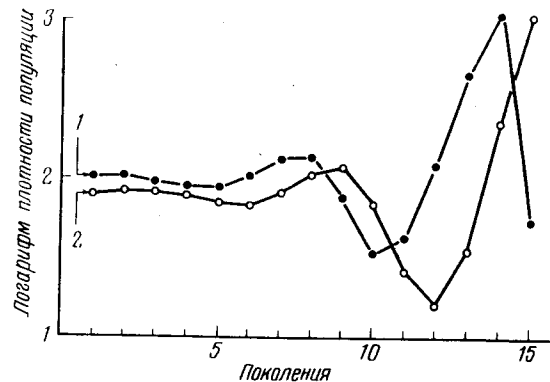


Рис. 30. Модель популяции, основанная на теории Николсона (уравнения 3 и 4 в гл. 4)

$$\log N_{n+1} = \log N_n - \frac{0,02P}{2,3026} + \log 5;$$

1 — устойчивая плотность популяции хозяина; 2 — устойчивая плотность популяции паразита.

откуда путем преобразований можно получить уравнение 3.

Уравнения 3 и 4 описывают «кривую конкуренции» Николсона и позволяют нам предсказать долю паразитированных хозяев по числу ищущих паразитов, при условии, что поисковая площадь известна. Теперь остается лишь один простой шаг для получения модели популяции, основанной на уравнении 4.

$$\log N_{n+1} = \log N_n - \frac{aP_n}{2,3} + \log F; \quad (5)$$

$$P_{n+1} = N_{ha} = N_n - \text{antilog} (\log N_n - \frac{aP_n}{2,3}), \quad (6)$$

где F — скорость размножения хозяина, N_{n+1} и N_n — последовательные популяции хозяина, а P_{n+1} и P_n — последовательные популяции паразита.

На рисунке 30 показан исход модели паразита — хозяин, основанной на уравнении 5. Согласно модели, имеются некоторые «устойчивые плотности» N_s и P_s хозяина и паразита, при которых последовательные популяции имеют такую же величину. Тогда из формулы 5, если подставить $N_{n+1} = N_n = N_s$, следует, что

$$\frac{aP_s}{2,3} = \log F, \text{ так что } P_s = \frac{2,3 \log F}{a}. \quad (7)$$

Если нет никакой другой смертности хозяев, то $N_s F - P_s = N_s = P_s / (F - 1)$. Подставляя значение P_s , получим:

$$N_s = \frac{2,3 \log F}{a(F-1)} \quad (8)$$

Таким образом, для каждого данного темпа увеличения численности хозяина и поисковой площади паразита, можно вычислить устойчивые плотности и хозяина и паразита. Если либо хозяин, либо паразит отклоняется от этой устойчивой плотности, то модель дает все возрастающие колебания плотности популяций обоих видов. В этой простой модели устойчивая плотность представляет неустойчивое равновесие. Позже мы увидим, как ее можно стабилизировать.

Ряд исследователей провели лабораторные опыты для проверки, имеет ли взаимодействие системы паразит — хозяин такую форму в изолированных условиях. На рисунке 31 жирная линия показывает результаты одного опыта, проведенного Бернеттом [23] на тепличной белокрылке, *Trialeurodes vaporariorum* и ее паразите — хальциде *Encarsia formosa*, опыте с взаимодействием, которое имитировалось в 22 поколениях. Эти поколения были искусственными, так как «среднее число паразитированных хозяев, округленное до ближайшего целого числа в одном поколении указывало первоначальную плотность паразита в следующем поколении. Среднее число непаразитированных в одном поколении удваивалось и округлялось до ближайшего целого числа для получения числа хозяев, экспонируемых паразитам в следующем поколении, предполагая, что коэффициент размножения хозяина был равен двум». Бернетт установил довольно хорошее согласование между опытными результатами и моделью Николсона, исходя из среднего уровня обнаружения и коэффициента размножения хозяина, равного двум. Однако из рисунка 31 можно видеть, что наблюдаемое взаимодействие было, пожалуй, более устойчивым, чем предсказанное моделью (тонкая линия). ДеБах и Смит [42] в аналогичном опыте на паразите — хальциде *Nasonia vitripennis* и пупариях комнатной мухи в качестве хозяина, получили такие же результаты за семь поколений.

Колебания в популяциях паразита и хозяина, порождаемые николсоновскими моделями и наблюдавшиеся в этих опытах, возникают потому, что темп размножения паразитов поставлен в зависимость от плотности популя-

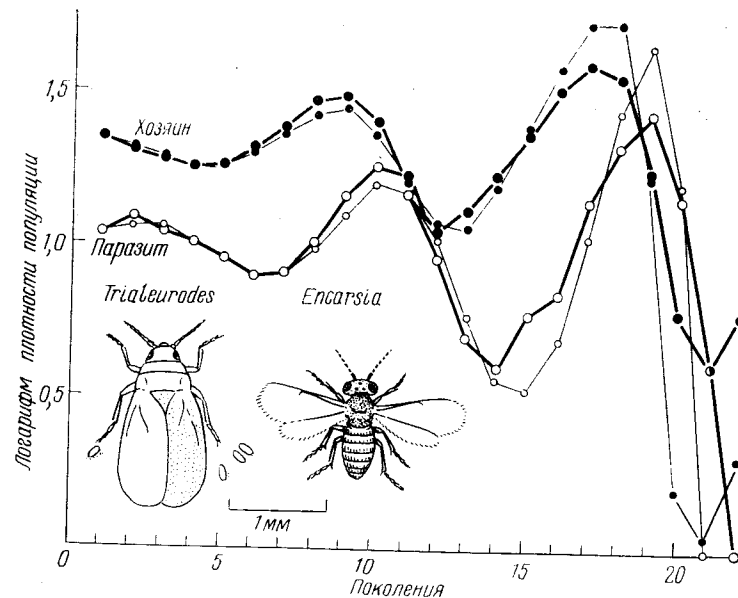


Рис. 31. Наблюдаемые и расчетные результаты взаимодействия между *Encarsia* и тепличной белокрылкой (*Trialeurodes*).

Модель рассчитана, исходя из постоянной поисковой площади $= 0,068$ и темпа размножения хозяина, равного 2 [23]. Жирные линии — результаты наблюдений; светлые линии — расчетные величины.

ции хозяина. Как можно видеть из рисунка 30, плотность популяции паразита возрастает, пока плотность популяции хозяина выше средней, и продолжает увеличиваться после того, как у хозяина она начинает уменьшаться. И наоборот, численность паразита продолжает снижаться даже после того, как численность хозяина начала увеличиваться. Если процент паразитирования, создаваемый такой моделью, нанести в зависимости от соответствующей плотности популяции хозяина, то полученный график будет совершенно не похож на график связи, зависящей от плотности. Если соединить последовательные точки, то получится спираль, направленная против часовой стрелки, как показано на рисунке 32, основанном на данных опыта Бернетта с *Encarsia* и *Trialeurodes*. Ясно, что вместо положительной зависимости между процентом паразитирования и плотностью хозяина, как можно было ожидать, если бы паразиты действовали как факторы

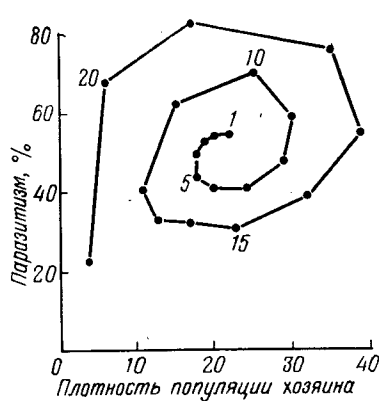


Рис. 32. Пример запаздывающей, зависящей от плотности зависимости, по данным наблюдений, представленных на рисунке 31.

Таким образом, мы можем уверенно утверждать, что влияние николсоновского паразита очень несходно с влиянием фактора, зависящего от плотности: у фактора, зависящего от плотности, обычна тенденция к стабилизации, а тенденция у николсоновского паразита — вызывать колебания популяции, амплитуда которых все больше увеличивается, — род неустойчивости. Из-за этой запаздывающей зависимости между процентом паразитирования и плотностью хозяина Варли [148] предложил термин «запаздывающий зависящий от плотности фактор» для описания влияния николсоновского паразита.

Сам Николсон полностью отдавал себе ответ в том, что усиливающих колебаний не бывает в естественных условиях, и выдвинул предположение, что естественным исходом усиливающих колебаний будет фрагментирование популяции хозяина, после чего она будет продолжаться существовать только в виде небольших и территориально отдаленных субпопуляций. Он допускал, что и в субпопуляциях могут происходить усиливающиеся колебания, но так как они не будут синхронными, то некоторые популяции будут исчезать, тогда как другие начнут возникать в новых местах от иммигрантов. Возможно, такой характер взаимодействий существует между кактусовой огневкой, *Cactoblastis cactorum* и ее кормовым растением — опунцией в Австралии (см. раздел 9.3), но нали-

смертности, зависящие от плотности (см. главу 2), это отношение колеблется от прямой до обратной зависимости от плотности, с промежуточными периодами, когда она приблизительно не зависит от плотности. Связь между паразитом и хозяином зависит от плотности, когда обе популяции увеличиваются или сокращаются одновременно, и становится обратной, пока численность хозяина увеличивается, а паразита уменьшается или наоборот. Таким образом, мы можем

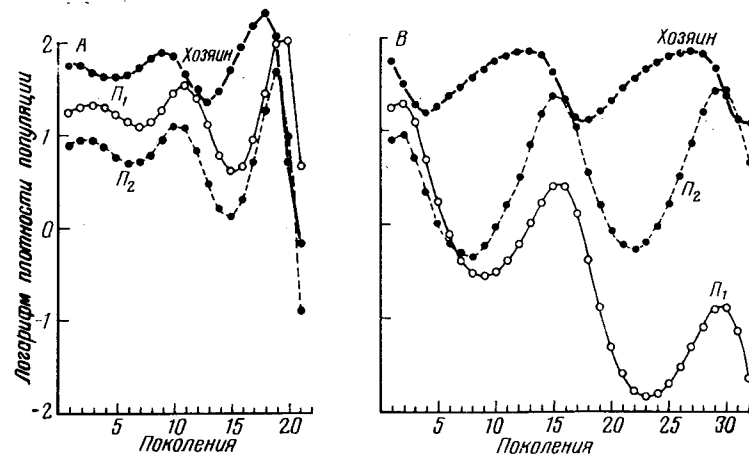


Рис. 33.

А — модель Николсона с одним хозяином и двумя видами паразитов, нападающими последовательно [110]. Б — то же, но с дополнительной, зависящей от плотности смертностью (значение $k = b \log N_n$), действующей на хозяев, уцелевших от паразитизма.

$$\log N_{n+1} = \log N_n - \frac{a' P'}{2,3026} - \frac{a'' P''}{2,3026} - b \log N_n + \log F,$$

где $a' = 0,25$, $a'' = 0,035$, $b = 0,15$, $F = 2$. P_1 — первый паразит; P_2 — второй паразит.

чие таких явлений недостаточно подтверждено полевыми исследованиями.

Нет необходимости отвергать концепции Николсона только потому, что в их простейшей форме его модели создают усиливающиеся колебания численности. В главе 2 говорилось, что устойчивость может быть обусловлена действием подходящего, зависящего от плотности фактора. Любую николсоновскую модель можно стабилизировать, введя в нее смертность, зависящую от плотности, для воздействия на популяцию хозяина или паразита (или на обе) при условии, что она достаточно велика.

Имеются, однако, и другие трудности с концепциями Николсона о взаимодействии хозяина и паразита. Например, в природных условиях весьма обычно встречаются насекомые, зараженные двумя или несколькими специфическими и синхронизированными насекомыми — паразитами, которые могут нападать на одни и те же или последовательные стадии развития своего хозяина. Николсон явно полагал, что его модели предусматривают такое сосуществование паразитов, и на рисунке 33, А мы

приводим перерасчет графика, использованного для демонстрации этого предполагаемого сосуществования [110]. Однако это сосуществование иллюзорно: тенденция одного вида вытеснить другой маскируется быстро возрастающей амплитудой колебаний. На рисунке 33, В показан аналогичный расчет, но в модель введен небольшой дополнительный источник устойчивости в виде слабого зависящего от плотности фактора, воздействующего на хозяина. В этой модели первый паразит явно устраняется вторым. Если допустить, что паразиты действуют так, как постулировано Николсоном, то буквально невозможно объяснить сосуществование паразитов, если только не принять, что каждый из паразитов имеет свой зависящий от плотности фактор, воздействующий только на его собственную популяцию.

Вероятно, наиболее серьезное возражение против концепций Николсона — это допущение, что средняя поисковая площадь паразита постоянна для данного вида. Поисковые площади у *Encarsia* и *Nasonia* в вышеописанных опытах были довольно постоянными, но полевые исследования показали, насколько важными могут быть погодные условия в определении эффективности поисков, и уже имеется большое количество данных лабораторных опытов, показывающих, что эффективность поисков зависит от плотности как хозяина, так и паразита.

4.5 Влияние плотности популяции хозяина

Соломон [132] уточнил термин «функциональная реакция», предложенный для описания изменений в числе нападений, приходящихся на одного паразита (или хищника), как изменения плотности популяции хозяина (или жертвы). Эта реакция была всесторонне исследована Холлингом.

Холлинг [71] показал, что на функциональную реакцию очень сильно влияет совершенно общая черта нападения паразита или хищника — «время обработки». Это интервал времени между первой встречей естественного врага с хозяином или жертвой и возобновлением поисков. Он сильно колеблется от вида к виду. Например, Хасселл и Роджерс [67] установили, что наездник *Nemeritis canescens* тратит в среднем около 20 секунд между первой встречей с хозяином и возобновлением поисков. С другой стороны, время обработки *Nasonia vitripennis* зависит от

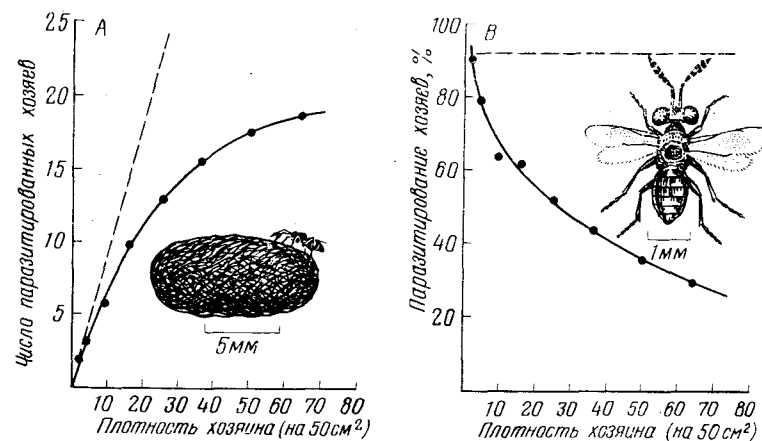


Рис. 34. Функциональная реакция одиночной самки паразитической хальциды *Dahlbominus fuscipennis*, ищущей коконы пилильщика *Neodiprion sertifer* в садках с площадью пола 50 см²:

А — число паразитированных хозяев при различной плотности хозяина; В — процент паразитированных хозяев при различной плотности хозяина. (Пунктиром показана реакция, ожидаемая от николсоновского паразита) [22].

предшествующей истории самки паразита [154] и может длиться несколько часов, если самка голодна или неполовозрела. Доля общего времени, затрачиваемого на обработку хозяев, должна возрастать, если паразитоид находит больше хозяев (т. е. по мере возрастания их плотности), и это сокращение времени, затрачиваемого на поиски при высокой плотности хозяина, должно снижать эффективность поисков [71, 72].

Типичная функциональная реакция показана на рисунке 34; на кривой А она выражена изменением числа, а на кривой В — долей паразитированных хозяев. Из рисунка 34, В ясно, что в отношении хозяев эта реакция на их плотность обратно зависима от плотности. (Пунктирной линией показана ожидаемая реакция, если бы эффективность поиска не зависела от плотности популяции хозяина, как предполагал Николсон). При высокой плотности популяции хозяев уже одно время обработки может ограничить максимальную частоту нападений одного паразита. Однако во многих случаях и особенно если время обработки невелико, может быть более важным ограниченный запас яиц у паразитов или же насыщение у хищников. Влияние времени обработки на число встреченных

хозяев (N_a) при различной плотности хозяев изучалось Холлингом [71] в опыте, где поиск насекомое — естественного врага — имитировался поиском одним пальцем дисков из наждачной бумаги, разбросанных на столе, человеком с завязанными глазами. Результаты Холлинг выразил уравнением (9), которое теперь обычно называют «уравнением дисков»:

$$N_a = \left[\frac{Ta'N}{1+a'T_hN} \right] P, \quad (9)$$

где T — общее время, имеющееся для поисков; N — первоначальное число имеющихся жертв; T_h — время обработки и a' — коэффициент нападения.

Это уравнение предсказывает число паразитированных хозяев (N_{ha}), только если поиск ведется систематически [119, 121]. Если поиски беспорядочны, то N_{ha} можно предсказать подстановкой уравнения 9 в уравнение 2. Благодаря этому получаем лучшую разновидность модели для паразитизма. Последствия такой модели такие же, как и модели Николсона — Бейли, но исход всегда несколько более неустойчив, потому что функциональная реакция находится в обратной зависимости от плотности.

4.6 Влияние плотности популяции паразита

Ищущие паразиты могут менять свое поведение, если поблизости есть другие особи того же вида или после того, как они обнаружат уже паразитированного хозяина. Такое поведение может снижать эффективность поиска по мере увеличения плотности популяции паразитов. Хасселл [63, 64] изучал некоторые особенности поведения *Nemeritis*, нападающего на своего хозяина — зерновку (табачную) огневку (*Ephestia cautella*). Он установил, что когда два ищущих паразита встречаются, то один из них или оба склонны уйти из места встречи. Эти взаимные помехи, снижающие эффективность поисков, должны возрастать по мере увеличения плотности популяции паразитов.

Хасселл и Варли [68] изучали опубликованные данные ряда лабораторий о взаимодействии системы хозяин — паразит и выяснили, что все зависимости между поисковой площадью и плотностью паразитов можно довольно хорошо описать формулой:

$$\log a = \log Q - m \log P, \quad (10)$$

или

$$a = QP^{-m}, \quad (11)$$

так, что если мы подставим a из уравнения 4, то

$$k = \frac{QP^{1-m}}{2,3}, \quad (12)$$

где Q — «константа поисков» (поисковая площадь, когда плотность паразита $P=1$, а m — «константа взаимных помех» — наклон линии в уравнении 10). На рисунке 35 показаны некоторые из этих зависимостей. Допущение Николсона о постоянстве эффективности поисков становится теперь лишь частным случаем более общей модели, когда $m=0$. Уравнение 11 — очень удобное описание изменения эффективности поисков с изменением плотности популя-

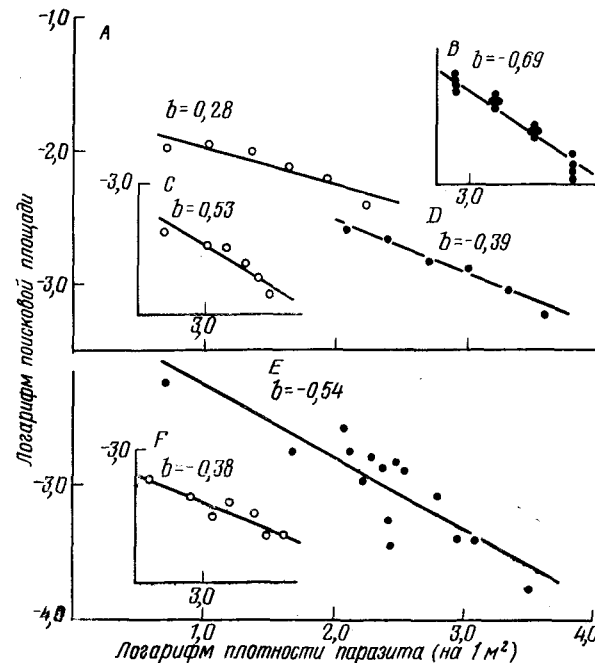


Рис. 35. Зависимость между логарифмом поисковой площади и логарифмом плотности ищущих паразитов [63]:

A — *Dahlbominus fuscipennis* [22]; B — *Pseudeucoila bochei*; C — *Chelonus texanus*; D — *Encarsia formosa* [23]; E — *Nemeritis canescens*; F — *Cryptus inornatus*.

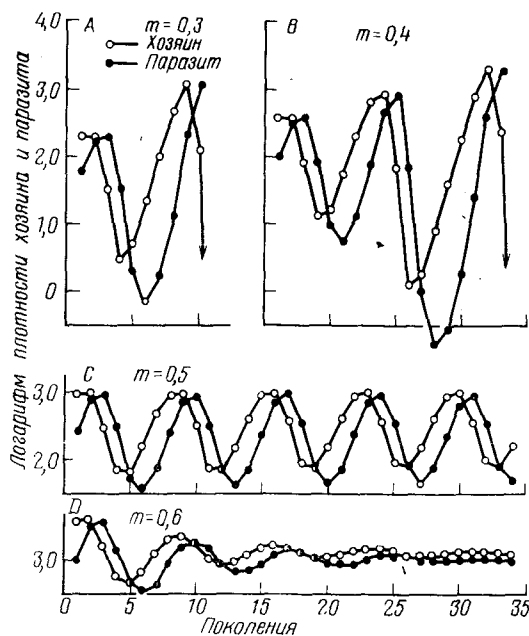


Рис. 36. Модели популяций, показывающие возрастающую устойчивость по мере увеличения константы взаимных помех m (с 0,3 до 0,6) [68].

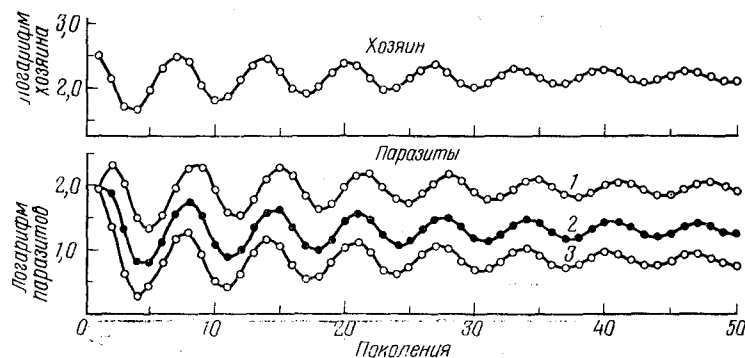


Рис. 37. Модель популяций, показывающая устойчивое сосуществование хозяина и трех паразитов:
 F для хозяина = 5; $Q = 0,1$; $m = 0,5$ для паразитов 1 и 3; $m = 0,6$ для паразита 2 [68].

ции паразита; параметры легко определить по полевым данным при условии, что известны процент паразитирования и плотность ищущих паразитов. Нужно, однако, заметить, что уравнение 10 — это лишь приблизительное описание; ряд зависимостей на рисунке 35 имеют признаки криволинейности [см. 120]. Очевидно, также, что эффективность поиска не может неопределенно возрастать, когда плотность популяции паразита уменьшается.

Результаты, полученные с использованием некоторых моделей, основанных на теории поиска, могут в корне отличаться от результатов с использованием модели Николсона, потому что в них включены «помехи». Прежде всего изменяющаяся эффективность поиска эквивалентна зависящему от плотности фактору, действующему на паразита, так что модели не обязательно неустойчивы. Устойчивость моделей повышается при большем значении m , как показано на рисунке 36. Во-вторых, имеются широкие колебания значений Q и m в уравнении 11, что позволяет сосуществовать двум или больше видам паразитов на одном виде хозяина (рис. 37). Эти вопросы устойчивости и сосуществования очень важны для разработки теоретических основ биологической борьбы (см. главу 9).

4.7 Взаимодействие в системе хищник—жертва

Большая часть этой главы была посвящена моделям популяций для простых взаимодействий в системе хозяин — паразит. Нам нужны также модели популяций для взаимодействия хищных насекомых и их жертв, но выведение их из наблюдений — более трудная задача. Возможно, это трудно потому, что размножение хищников не имеет тесной связи с плотностью популяции жертв и потому что гораздо труднее определить эффективность их поисков. В моделях, рассмотренных выше, размножение паразитов моделировалось применявшейся формулой нападения, поскольку предполагается, что обнаружение одного хозяина приведет в следующем поколении к появлению одной особи или какого-то данного числа особей паразита. Положение с насекомыми-хищниками совершенно иное. Такие журчалки, как *Syrphus* spp., должны питаться пыльцой, нектаром и т. п. для созревания яиц и откладывают яйца вблизи колоний тлей. Они хищны только в личиночной стадии. Напротив, жуки-коровки хищны и в личиночной, и во взрослой стадиях, но опять-таки число отложен-

ных яиц обычно не зависит от плотности популяции жертв при условии, что пищи достаточно для полного созревания яиц. Эффективность поиска зависит не только от плотности популяций жертв и хищника, почти таким же образом, как и для насекомых-паразитов, но также и от конкретной стадии развития хищника. Диксон [45] показал это на зависимости между хищной коровкой *Adalia decempunctata* и крапивной тлей *Microlophium evansi*. Жуки *Adalia* и личинки четырех возрастов питаются тлями. В табл. 4 обобщены некоторые данные Диксона: успешность хищничества в результате встреч *Adalia* и крапивной тли зависит от стадий развития и хищника и жертвы. Встречаясь с тлей данного возраста, хищная личинка имеет тем больше шансов успешно поймать ее и таким образом получить пищу, чем она старше. Жуки несколько менее проворны, чем взрослые личинки.

Таблица 4. Вероятность (%) успешного хищничества десятиточечной коровки (*Adalia decempunctata*) при встречах с тлей (*Microlophium evansi*) [45]

Стадия жука-коровки	Стадия развития тли				
	1	2	3	4	взрослая особь
I	19	1	0	0	0,5
II	45	16	2	0	0
III	83	50	45	10	7
IV	90	60	43	32	19
Взрослые жуки	38	26	17	6	11

Из этого видно, что некоторые простые допущения, которые казались соответствующими поведению паразитов, определенно не подходят для такого рода хищника. Прежде всего эффективность поисков, как показано Диксоном, зависит от стадии развития, и, кроме того, нет такой ясной связи между размножением хищника и плотностью жертв.

Даже при идеальном варианте модели для хищничества нам все же потребовалась бы дополнительная информация для предсказания результата любого взаимодействия хищник — жертва. Популяции хищников, так же как и их жертвы, подвержены разным формам смертности, будь то климатические влияния, вторичное хищничество

или конкуренция. (Это, конечно, относится и к взаимодействиям системы хозяин — паразит.) Эти компоненты таблиц выживания должны быть включены в каждую модель, имитирующую полевые условия. Некоторые примеры, где были сделаны такие попытки, описаны в главах 7 и 9.

4.8 Целенаправленный поиск

В моделях, рассмотренных в этой главе, предполагалось, что популяция паразитов или хищников разыскивает своих хозяев или жертвы бессистемно. Такое допущение бессистемности поисков упрощает математическую сторону, но у нас нет или почти нет доказательств, что это общее правило, — скорее наоборот. Многие естественные враги насекомых ведут поиски не бессистемно, а четко реагируют на пространственное распределение своих хозяев или жертв. Некоторых хищников и паразитов издали привлекает запах своих хозяев или жертв. Другие склонны дольше вести поиски там, где они до этого нашли хозяина или жертву. В любом случае ищущая популяция будет склонна проводить больше времени и, таким образом, скопляться в тех местах, где их хозяева или жертвы наиболее многочисленны, и вызывать этим больший процент смертности, чем в местах, где плотность жертв невысока [59, 107]. На рисунке 38 показан пример такой реакции тахины *Cyzenis albicans*, паразита зимней пяденицы (см. главу 7).

Зависящая от плотности реакция на распространение хозяина — это результат тенденции паразитов сосредоточивать свою поисковую деятельность на дубах с наибольшей плотностью зимней пяденицы. Неслучайный поиск такого рода важен, поскольку он повышает устойчивость взаимодействия системы хозяин — паразит или жертва — хищник [65, 66].

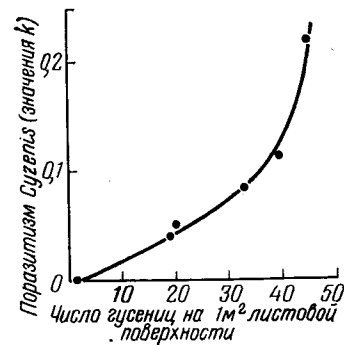


Рис. 38. Реакция тахины *Cyzenis albicans* на местные различия в плотности популяций гусениц зимней пяденицы на разных деревьях одного участка в один и тот же год.

При полевых исследованиях создается впечатление, что популяции многоядных паразитов и хищников наиболее устойчивы. Мы знаем, что насекомоядные позвоночные, особенно птицы, переключаются на наиболее изобилующие виды хозяев или жертв, и, вероятно, насекомые могут делать то же самое. Может быть, этот тип отклонений от бессистемного поиска тоже способствует устойчивости. Такая способность переходить на разные виды пищи, делая основой рациона наиболее обильный вид, может являться важным фактором стабилизации популяций хищников или паразитов. Эта проблема подробнее обсуждается в главе 7.

КЛИМАТ И ПОГОДА

5.1 Краткое содержание

Погода и климат влияют на физиологию и поведение насекомых. Под погодой мы подразумеваем ежечасные изменения показаний температуры, влажности, ветра, осадков и т. п. Климат определяется как средние за многие годы значения этих показателей.

Продолжительность светового дня и температура оказывают важное влияние на эндокринную систему насекомых, которая может действовать как переключатель и определять, оставаться ли насекомому активным или впадать в диапаузу.

Погода действует на насекомых как на особи (независимо от плотности популяции) и таким образом действует как независимый от плотности или стихийный фактор. Известно, что у многих насекомых погода определяет изменения популяций.

Разбирается спорный вопрос: «может ли погода регулировать популяции»: если на популяцию действуют зависящий от плотности фактор и независящий от плотности переменный фактор, такой, как погода, то тогда погода определяет изменения, а зависящий от плотности фактор прежде всего регулирует популяцию, поддерживая ее численность около среднего уровня. Путаница возникает из-за того, что оба эти процесса без разбора обозначают одним и тем же термином (control).

5.2 Введение

Планета Земля за сутки делает один оборот вокруг своей оси вращения, наклоненной на $22,5^\circ$ к плоскости орбиты, по которой она движется вокруг солнца. Этим обусловлен суточный ритм падающей на нее солнечной радиации, а также и годовой ритм. На экваторе основное значение имеет суточный ритм, а в полярных районах — годовой. В умеренных широтах важны оба. Изменения в измеримых физических свойствах атмосферы, пресноводной и морской среды влияют на животных и растения различными сложными способами.

5.3 Климат

Чтобы определить климат, метеорологи обычно делают две вещи:

1) они стандартизируют свои измерения температуры, помещая свои приборы в будку Стивенсона — белый деревянный ящик с жалюзиными стенками на высоте 1 м 20 см над выкошенной лужайкой;

2) они вычисляют средние значения солнечной радиации, осадков, ветра, температуры и других регистрируемых погодных условий. Среднесуточная температура — это арифметическое среднее между максимальным и минимальным измеренным значением. Среднемесячная температура — это среднее из этих величин и т. д.

Эту информацию можно обобщить в виде изотерм на серии карт. Климатические зоны определяются температурой и распределением осадков; то и другое сильно зависит от географической широты и высоты над уровнем моря.

Географический ареал конкретного вида насекомых может ограничиваться одной климатической зоной либо потому, что этой же зоной ограничивается ареал его кормового растения, либо потому, что в соседних климатических зонах погодные условия временно не подходят для его жизни [16]. Насекомые или их потомство, случайно мигрирующие в эти зоны, погибают. Однако на практике распределение насекомых нельзя описать исходя только из климатических условий, как можно видеть по очень сложному непоследовательному распределению бабочек в Европе [69].

Тем не менее видовой состав энтомофауны, обнаруживаемой в межледниковых отложениях торфа, успешно используется для указания изменений климата в эти периоды [32].

5.4 Погода и ее влияния

Годовые, сезонные и суточные изменения температуры, влажности, осадков, снежные бури, град, ветер и солнечное сияние все это вместе составляет погоду. Описания погоды должны сосредоточиваться на колебаниях и отклонениях от средних значений для данного времени года (что, согласно определению, и представляет собой климат).

Приборы могут регистрировать многие из этих переменных параметров среды в форме, подходящей для ЭВМ. После этого ЭВМ можно запрограммировать на выявление корреляций между численностью популяции и метеорологическими данными. Проблема в том, как интегрировать быстрые изменения среды за период в несколько дней или месяцев, необходимый для завершения стадии развития или всей жизни насекомого. Трудности увеличиваются благодаря способности насекомых двигаться и выбирать подходящие условия в разнообразном окружении. Уэллингтон [165] составил обзор способов определения природы этого разнообразия по отношению к данным измерений в метеорологической будке для каждого конкретного типа синоптической ситуации.

Без глубокого знания физиологии и поведения самих насекомых трудно сказать, что должна делать ЭВМ с данными о погоде. Погода может оказывать физиологическое воздействие на популяции насекомых четырьмя основными путями, изменяя: 1) деятельность эндокринной системы; 2) выживание; 3) развитие и 4) размножение.

5.4.1 Влияние на эндокринную систему

Влияние погоды на эндокринную систему настолько фундаментально, что его необходимо рассмотреть в первую очередь, потому, что оно действует подобно переключателю. Насекомые умеренной зоны склонны реагировать на сокращение дня изменением в нейросекреторных клетках мозга, которое вызывает диапаузу [89] — состояние, при котором реакции насекомого на температуру выключаются или по крайней мере временно прекращаются. Насекомое может стать холодостойким (т. е. устойчивым к замерзанию) и перестать развиваться или размножаться. Известны два способа прекращения диапаузы: увеличением длины дня, как для стрекоз *Anax* [33], или периодом низкой температуры с условиями, имитирующими зиму. Тогда активность снова включается эндокринной системой, и насекомое вновь реагирует на температуру в процессе роста и развития.

Тернок [144] доказал, что в провинции Манитоба (Канада) погодные условия вызывают большие колебания в диапаузе и косвенно в выживании тахины *Bessa harveyi* — паразита листовенничного пилильщика. Обычно

оба эти вида имеют годичный жизненный цикл. Если весна была ранней, то отродившиеся личинки *Bessa* попадают в условия высокой температуры и длинного дня. Тогда они неспособны диапаузировать и быстро дают второе поколение взрослых тахин в период, когда приемлемой стадии предпочитаемого хозяина не имеется. Это отсутствие синхронности вызывает большую смертность. Тернок нашел сильную отрицательную корреляцию между осенним выплодом в последовательные годы, из чего можно предполагать, что в регулировании жизненного цикла *Bessa* может участвовать также генетический фактор.

5.4.2 Влияние на выживание

Прямых доказательств, что какое-то мертвое насекомое погибло из-за погодных факторов, получить трудно, хотя имеется много анекдотических сообщений. Мороз может убивать насекомых; мертвых насекомых можно найти весной на горных снежных полях. После сильных дождей в воде, которая накапливается в пазухах листьев ворсянки (*Dipsacus fullonum*), часто находят утонувших тлей. Во время летних паводков гибнет в воде некоторая часть куколок васьлюковой пестрокрылки (*Urophora jaceana*) (см. табл. 8), а ураганный ветер может унести мигрирующих насекомых, таких, как саранча, далеко в море, где все они тонут или становятся добычей морских животных.

Важные косвенные влияния, связанные с изменением погоды, вероятно, часты, но найти ссылки на них в литературе трудно, и мы укажем только два примера.

Капустная моль (*Plutella maculipennis*) — весьма широко распространенный вредитель капусты и других крестоцветных культур. Ульетт [146] приводил данные об изменениях ее популяции и смертности в Южной Африке (рис. 39). Когда начинался сезон дождей, создавались хорошие условия для быстрого распространения грибной болезни гусениц, и большая доля их погибала. Дождливая погода отрицательно влияла также и на паразитов капустной моли, и поэтому процент паразитированных гусениц быстро снижался, и это приводило к резкому сокращению средней численности популяции паразитов. Другой случай, о котором будет еще раз упомянуто в разделе 9. 4. 3, касается влияния дождливого сезона на клеща *Pyemotes* на островах Фиджи. В засушливое время

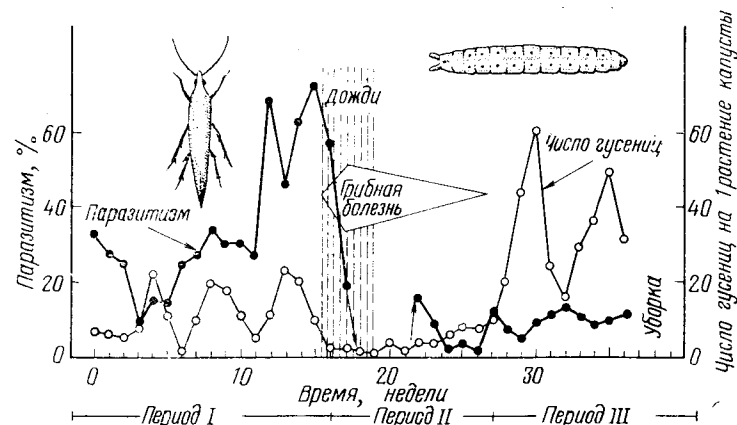


Рис. 39. Влияние паразитизма и грибной болезни на популяцию капустной моли (*Plutella maculipennis*) в ЮАР [146]. Время развития от яйца до взрослой особи менее 20 дней.

клещ был способен уничтожать большинство личинок и куколок пальмовой минирующей шипоноски (*Promecotheca*) (рис. 67, B), обитающей в листьях кокосовых пальм. В период дождей клещи не выживают, и тогда численность жуков *Promecotheca* возрастает.

5.4.3 Влияние на развитие

Температура оказывает простое влияние на многие химические реакции. Ван т'Гофф и Аррениус применяли различные формулы для описания этих влияний, но в узком интервале температур, пригодных для существования большинства насекомых, разница между ними невелика и ни одна из этих формул непригодна, потому что при температурах, близких к нулю и выше 30 или 40° С, нормальные физиологические процессы нарушаются и лишь немногие насекомые способны выжить долго.

Дейвидсон [37] составил обзор влияния постоянных температур на развитие яиц насекомых. Продолжительность стадии яйца у плодовой мушки *Drosophila* (рис. 40) минимальна при 30° С, так что кривая ее обратной величины — скорости развития — достигает максимума при этой температуре. Дейвидсон подобрал формулу логистической кривой скорости развития, но при температуре выше 29° С она отклонялась от измеренных величин. Для

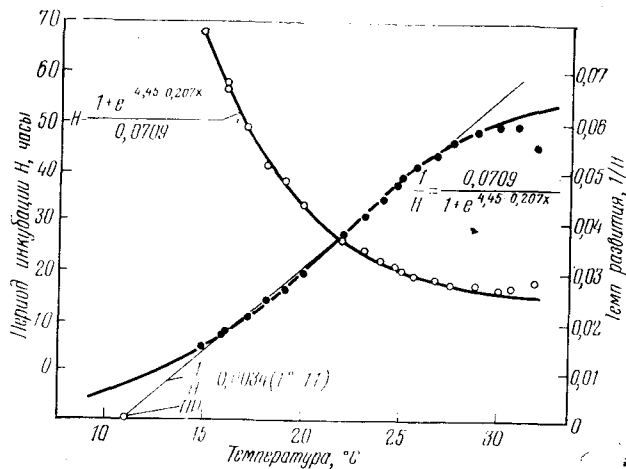


Рис. 40. Влияние температуры на развитие яиц *Drosophila melanogaster* [37]. ПР — порог развития.

наших целей проще и точнее выбрать прямую линию для скорости развития в зависимости от температуры. Эта прямая пересекает шкалу температуры в нулевой точке развития (11°С на рис. 40), и при температуре от 15 до 27°С скорость развития в первом приближении выражается формулой:

$$1/H = 0,0034(T - 11), \quad (1)$$

где T — постоянная температура, при которой измерялось развитие, а H — число часов от откладки яйца до отрождения личинки.

Можно сделать четыре простых логических вывода из этого уравнения:

- 1) для строго определенной температуры можно вычислить долю общего развития для любого периода;
- 2) когда средняя суточная температура колеблется, доли развития за каждые сутки можно суммировать;
- 3) когда эта общая сумма будет равна единице, развитие заканчивается;
- 4) для полного развития необходимо определенное число «градусо-дней» (температура отсчитывается от нулевой точки — порога развития)*.

* В отечественной литературе обычно пользуются термином «сумма эффективных температур». — Прим. ред.

Шелфорд [127] пользовался суммой градусо-дней для предсказания сроков прохождения стадий развития яблонной плодовой жоржки *Cydia pomonella* и нашел, что даты вылета бабочек весной можно увязать с суточными метеорологическими данными. Средняя температура каждого дня выше нулевой точки, или порога развития, определяет долю развития, пройденного за этот день. Мы вычислили, что для достижения стадии взрослого насекомого требуется около 650 градусо-дней с температурой выше 11°С. Для развития яиц *Drosophila melanogaster* требуется 1/0,0034 градусо-часа, что составляет чуть больше 12 градусо-дней с температурой выше 11°С.

Скорость развития того или иного вида насекомых может изменяться в зависимости от климатических тенденций, обусловленных широтой или высотой, вполне понятным образом. Широко распространенный вредитель, вроде яблонной плодовой жоржки, в северной части ареала дает одно поколение в год. Дальше к югу он может давать два или даже три поколения ежегодно. Точно так же в одной и той же местности многие виды насекомых дают дополнительное поколение, когда погода бывает исключительно теплой.

Гораздо труднее объяснить удивительные факты, приведенные Ллойдом и Дайбасом [92] об американских цикадах. Для *Magicicada septendecim* в северной части ареала на востоке США требуется 17 лет, чтобы развиться из яйца до взрослой особи, и она знаменита синхронным появлением этих шумных насекомых. Ллойд нашел среди этих цикад более мелких, отличающихся пением и достаточно различных экологически и морфологически, чтобы считать их самостоятельными видами — *M. cassini* и *M. septendecula*. В каждой местности почти все особи этих трех видов появляются в один и тот же год; тем не менее в разных местностях популяции появляются в разные годы, но всегда через 17-летние промежутки времени. Исключение в том, что в более теплых южных штатах 17-летних цикад заменяют какие-то расы тех же трех видов, но на развитие их требуется всего 13 лет. Остается загадкой, какое значение имеет то, что предпочитаемые интервалы развития простые числа и почему нет ни одной расы с жизненным циклом продолжительностью 12, 14, 15, 16 или 18 лет.

Простая зависимость, которой пользовался Шелфорд, между скоростью развития яблонной плодовой жоржки и тем-

пературой, довольно хорошо соответствовала ходу событий весной, но Гопкинс [73] еще раньше установил, что для всего года она совершенно не подходит. Он вывел так называемый «биоклиматический закон», который гораздо лучше соответствовал фенологическим явлениям в США:

«При прочих равных условиях колебания в сроках наступления данного периодического проявления жизнедеятельности в умеренном поясе Северной Америки составляют в общем среднем запаздывание на четыре дня на каждый градус широты к северу, на каждые пять градусов долготы к востоку и на каждые 400 футов высоты н. у. м. весной и начале лета и ускорение на 4 дня в конце лета и осенью».

Хардвикк [58] приводит даты максимальных уловов различных распространенных совок световыми ловушками в Саскатуне (Канада, провинция Саскачеван) и в Дейтоне (США, штат Вашингтон), более чем в 1000 км к юго-западу. На рисунке 41 его данные нанесены на график, дающий представление о разнице в температуре в обоих пунктах и об изменениях в длине дня. Исходя из биоклиматического закона мы могли бы ожидать, что ранней весной одни и те же явления должны происходить в Саскатуне на месяц позже, чем в Дейтоне. Уловы самой

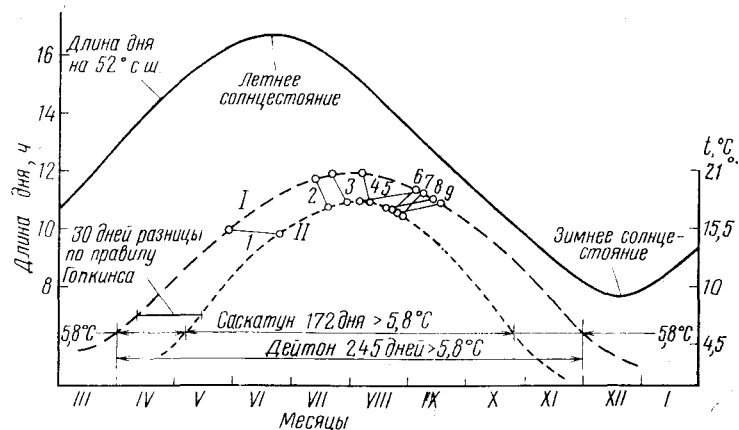


Рис. 41. Зависимости между длиной дня и датой максимального лета 9 видов совок в Саскатуне (Канада) и Дейтоне (США) [58]:

Совки: 1 — *Scotogramma trifolii*; 2 — *Euxoa tristicula*; 3 — *Euxoa tessellata*; 4 — *Crymodes devastator*; 5 — *Feltia ducens*; 6 — *Euxoa obeliscoides*; 7 — *Euxoa messoria*; 8 — *Nephrolodes emmedonia*; 9 — *Euxoa albipennis*

ранней из перечисленных совок *Scotogramma trifolii* в Дейтоне достигали максимума 29 мая, а в Саскатуне на 26 дней позже. Если бы скорость развития определялась только температурой, то для более поздних видов запаздывание должно было бы увеличиваться. Фактически же даты максимальных уловов для видов в середине лета различались мало, а для пяти видов, у которых в Дейтоне максимумы были в сентябре, в Саскатуне достигали максимума в августе, как и предсказывал Гопкинс. Биоклиматический закон описывает разницу сравнительно хорошо, но как объяснить ее физиологически? Может быть, каждый вид имеет генетически различные расы в обоих пунктах, вырабатывавшие разные реакции на температуру; но такой механизм, вероятно, не был бы пригоден для осенних видов в холодные годы — они не были бы способны закончить свое развитие. Вероятнее, что сокращение длины дня после летнего солнцестояния вызывает эндокринные изменения, сходные с теми, что связаны с диапаузой. Если такое объяснение верно, то развитие до нового физиологического состояния должно ускоряться при низкой температуре и замедляться при высокой.

Чувствительность к длине дня может ограничиваться какой-нибудь одной стадией развития. Корбет [34] доказал, что стрекоза *Anax imperator* обычно на зиму впадает в нимфальную диапаузу. В этом состоянии она может быть активной и кормиться, но неспособна превратиться во взрослую особь. Перед предпоследней линькой нимфа была чувствительна к длине дня. Летние условия при постоянной или убывающей длине дня вынуждают нимфу впадать в диапаузу. Стимул к развитию до взрослой стадии дает либо постепенное увеличение длины дня, что обычно в северном умеренном поясе в апреле, либо искусственное внезапное увеличение длины дня по меньшей мере на 20 мин.

Как следствие этих реакций, если наличие пищи позволяло нимфе достигнуть предпоследней стадии задолго до летнего солнцестояния, *Anax* быстро развивалась от яйца до взрослой особи примерно за год; если же она достигала критической стадии после солнцестояния, она впадала в диапаузу, и в течение 9 месяцев никакого развития не происходило. Вылет взрослых стрекоз происходил почти в одни и те же календарные даты независимо от того, продолжалось ли развитие один или два года.

5.4.4 Влияние на размножение

Прямое доказательство влияния температуры и влажности на темп размножения (а также и выживание) насекомых содержится в работе Бакстона и Льюиса [24] о мухе цеце *Glossina tachinoides* в Западной Африке. Они нашли, что температура и влажность в полевых условиях часто бывали далеки от оптимума для этого вида и фактически приближались к летальным пределам. В одной серии опытов они определяли температурную «точку смерти» после часовой и суточной экспозиции. В других опытах мух содержали в небольших банках при постоянной температуре 30°С при пяти уровнях относительной влажности (ОВВ) от 11 до 88% и позволяли раз в день питаться человеческой кровью. Вес поглощенной крови определяли по разнице в весе мухи. В благоприятных условиях живородящие самки рожают через каждые несколько дней полностью развитую личинку, и все эти случаи регистрировались.

Таблица 5. Влияние постоянной температуры и ОВВ на выживание, питание и отрождение мух цеце *Glossina tachinoides* [24]

Температура, °С	Относительная влажность, воздуха, %	Выживание, дни	Выпито крови, мг	Число отродившихся личинок на 100 самок-дней
30	11	<10	6	0,3
30	19	20—25	7	0,9
30	44	25—30	11	2,8
30	65	<5	10	0
30	88	<5	2	0
24	11	—	—	<1
24	44	—	—	<1

Результаты этого исследования сведены в таблице 5 и представлены на рисунке 42. Выживание мух при 30°С было наилучшим при ОВВ 19 и 44% и снижалось до менее 5 дней при 65%. Число отродившихся личинок и количество выпитой крови были максимальными при ОВВ 44%.

На графике с координатами температуры и ОВВ (рис. 42) нанесены средние данные об изменениях температуры в тени и ОВВ в апреле (типичные для засушливого сезона) и июле (сезон дождей). В июле средние условия суток таковы, что при их постоянстве мухи цеце

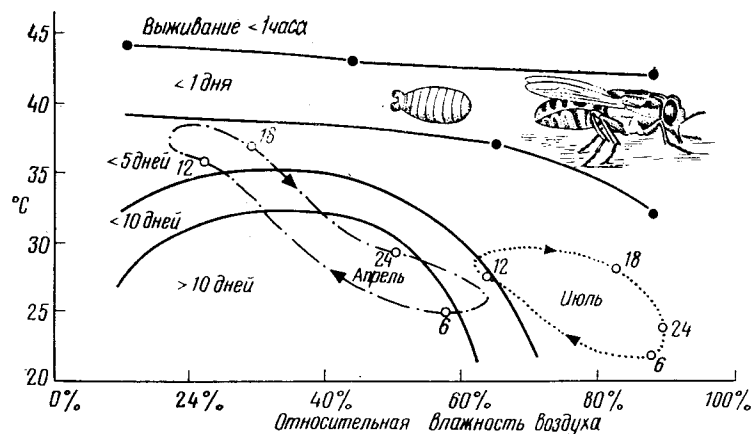


Рис. 42. Влияние относительной влажности и температуры на выживание взрослых мух цеце (*Glossina*) в лабораторных условиях и средние условия, преобладающие в Западной Африке в апреле и июле [24].

выживали бы только 5 дней. Ночные и утренние условия в апреле были оптимальными для мух (см. табл. 5), но после полудня снова были в зоне пятидневного выживания. Эти измерения показывают, какое большое значение для выживания имеют перемены в поведении мух цеце на протяжении суток и преимущество покоя в самое жаркое время дня под сучьями больших деревьев, где температура намного ниже, чем в метеорологической будке.

В засушливый сезон температура в метеорологической будке в самые жаркие дни повышается до верхнего летального предела для часовой экспозиции. Поэтому способность мух выбирать защищенные места, очевидно, важна для их выживания. В дождливый сезон условия для питания, размножения и выживания в полевых условиях так неблагоприятны, что можно было бы ожидать снижения численности цеце, что фактически и наблюдалось. Работа Бакстона и Льюиса ставит перед нами противоположную проблему — как этот вид переживает неблагоприятный период. Очевидно, он проводит его в земле в стадии куколки.

Варли [148] нашел совершенно иную зависимость между погодными условиями и репродуктивной активностью васьольковой пестрокрылки (глава 6). При постоянной температуре и влажности оптимальные условия

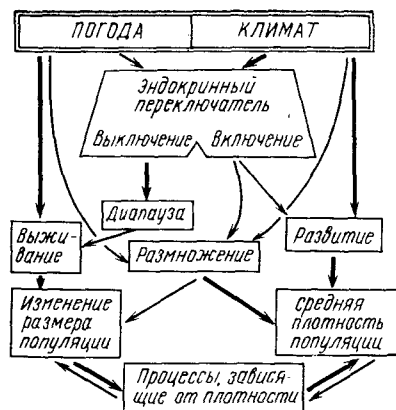


Рис. 43. Схема основных влияний погоды и климата на популяцию насекомых.

Четыре основных влияния климата и погоды, перечисленные в начале главы, это влияния на насекомых на физиологическом уровне. На рисунке 43 показано их взаимодействие. В этой схеме хотелось особенно подчеркнуть, что, поскольку климат определяется исходя из средних условий, он оказывает большое влияние на среднюю плотность популяции вида, тогда как погода, меняющаяся изо дня в день, включает крайности, которые оказывают частное влияние на выживание и таким образом на изменения в популяции. Конечно, в разных случаях колебания в относительном влиянии погоды и климата огромны, и более подробное обсуждение возникающих вопросов ведется в следующем разделе.

5.5 Доказательства решающего влияния погоды на изменения в популяциях в полевых условиях

В главе 2 мы цитировали Говарда и Фиске [74], утверждавших, что погода действует как катастрофический фактор, убивая время от времени весьма различную долю насекомых. Андреварта и Берч [1] тоже подчеркивали, что изменчивая погода определяет изменения в численности популяций.

Особенно подвержены влияниям погоды саранчовые, обитающие в полупустынных местностях, где количество

для откладки яиц были при температуре 30—35°C и ОВВ 50—70%. В полевых условиях температура никогда не достигала этого оптимума. Наивысшие температуры, замеченные в поле, сопровождались низкой влажностью, и поэтому мухи были активны и откладывали яйца утром в солнечные дни, но прятались, когда температура поднималась выше 20°C, выбирая более прохладные и влажные места у поверхности почвы.

Осадков очень изменчиво [147]. Однако неравномерное распределение саранчовых и их миграции крайне затрудняют учет, и данные для таблиц выживания трудно получить даже для части поколения. Кей [81] искал объяснение тому обстоятельству, что австралийская перелетная саранча *Chortoicetes terminifera* в некоторые годы собирается в стаи, а в другие — нет. Методы, доступные ему в то время (без точных оценок популяций, таблиц выживания или физиологических исследований), были ограниченными.

Сначала Кей выяснял, нет ли корреляции с 11-летним циклом солнечной активности, но такой зависимости установить не удалось. Далее, было известно, что саранче для откладки яиц нужна влажная обнаженная земля и она предпочитает плотнокустовые злаки в качестве корма и убежища; саранча была особенно многочисленной в юго-восточной Австралии, в климатической зоне с небольшими и очень непостоянными осадками. Полагая, что дожди должны влиять на рост злаков, которыми питается саранча, было естественно проверить, не было ли каких-либо особенностей в метеоданных за те годы, когда сообщалось о стаях саранчи. Кей искал корреляцию между осадками и годами, когда наблюдались стаи. Здесь также никакой ясной зависимости не было обнаружено. Перепробовав многие различные сочетания метеоданных, Кей нашел наилучшую корреляцию с «индексом осадков», зависевшим от распределения осадков по месяцам. Этот индекс получали умножением общего количества осадков (в дюймах) с октября по февраль на число месяцев в тот же период, когда выпадало более 50 мм дождя (за нулевую отметку принимали 12,5 мм) (рис. 44). Когда индекс осадков был меньше 16, стай не отмечалось. Для 10 лет индексы были от 17 до 69, и в шести этих случаях было отмечено образование стай. Проверить достоверность такого результата не было никакого реального метода, потому что это просто наилучшая из многих испытанных корреляций. Хотя пределы были выбраны так, чтобы получить наиболее благоприятные результаты, в 1916 г. при индексе осадков 69 стай саранчи не наблюдалось, а в двух случаях миграции происходили, когда он был меньше 20 (1922 и 1935 гг.). Одни лишь метеоданные не могут объяснить все изменения в численности популяции, но какие другие факторы связаны с ними — остается неизвестным.

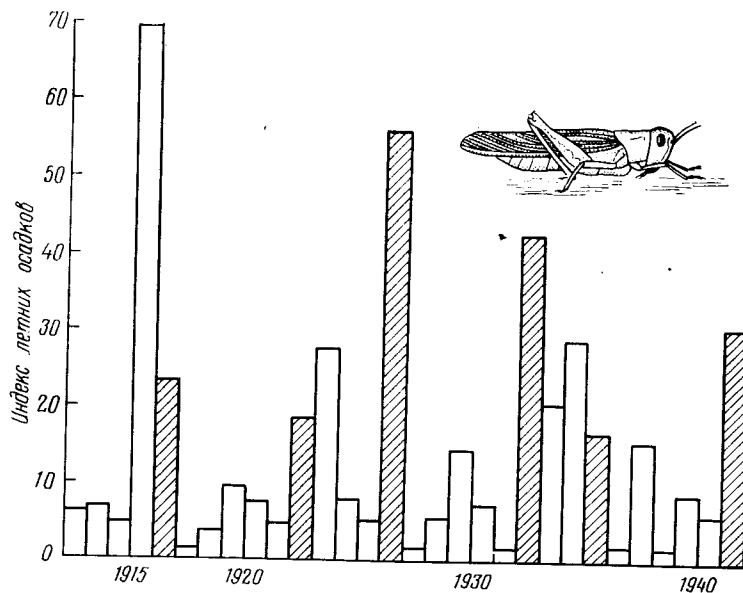


Рис. 44. Осадки и образование стай у австралийской перелетной саранчи (*Chortoicetes terminifera*).

Заштрихованные столбики — годы, когда появлялись стай саранчи. Индекс осадков получали, умножая сумму осадков (в дюймах) с октября по февраль на число месяцев, когда дождей выпадало больше 2 дюймов (0 приравнивался к 1/2). Данные для Боган-Макквери (Новый Южный Уэльс, Австралия) [81].

Особенно драматична история, хорошо описанная Бароном [11], о влиянии климата и погоды в Африке и Аравии на резкую вспышку размножения пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria*) в 1967—1968 гг. Тысячеличные перелеты этой саранчи определялись направлением ветра, обычно в направлении тропической зоны конвергенции — более или менее постоянной, но подвижной системы фронтов, где наиболее вероятно выпадение дождей. Так, пользуясь ветрами, саранча переносится в места, где имеется влажная почва, подходящая для откладки яиц, а также и для прорастания семян и развития многолетних растений, которые обеспечивают корм для личинок саранчи после отрождения. В редких случаях ветер уносит стай саранчи в Атлантический океан, как в октябре 1954 г., где она гибнет [80]. Саранча успешно пользуется капризами погоды, чтобы компенсировать превратности жизни в тропической полупустыне. В любой мест-

ности ее численность может возрастать только после дождей. Таким образом, как утверждает Уваров [147], имеется тесная причинная зависимость между погодой и изменениями численности саранчи. Какие процессы регулируют уровень численности популяций саранчи и почему один, а не другой вид саранчи становится обычным, остается неизвестным и останется таким, пока не будет получена информация для таблиц выживания. Получить ее будет очень трудно, но нас не должно обескураживать, что некоторые важные проблемы пока невозможно решить. Мы только начинаем решать более простые проблемы. То, что сейчас кажется невозможным, может, потребовать немного больше времени.

Дейвидсон и Андреварта [38, 39] сделали интересную попытку интерпретировать изменения в численности трипса (*Thrips imaginis*) — мелкого насекомого, сосущего сок роз в саду института Уэйта в Аделаиде (Австралия). Это новаторское исследование в использовании множественно-регрессионного анализа привело к ряду выводов относительно методики и толкования результатов. Ученые подсчитывали число трипсов в пробе из 20 роз каждую неделю в течение 14-летнего периода, но не учитывали

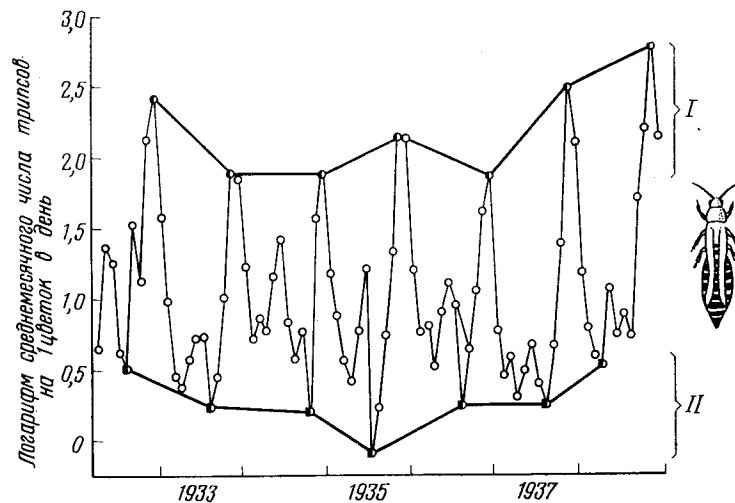


Рис. 45. Среднемесячные данные учетов популяции взрослых особей *Thrips imaginis* на розах в Аделаиде (Австралия):

I — предел летних максимумов $0,92 \times 8,3$; II — предел зимних минимумов $0,6 \times 4$ [38, 39].

общего числа цветков и не изучали растений, на которых размножались трипсы, так что их цифры составляют неопределенную изменчивую фракцию фактической популяции трипсов. На рисунке 45 представлены некоторые из их данных. Каждый год число трипсов достигало максимума к концу ноября. Дейвидсон и Андреварта оценивали влияние погоды на численность трипсов в поисках корреляций с метеоданными. Сначала они преобразовали численность трипсов в логарифмы и брали средние величины (с поправками или без них) для различных периодов близ максимума, получив семь различных возможностей выражения максимума, каждый из которых принимали как зависимую переменную Y в формуле множественной регрессии:

$$Y = b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2 + b_3 x_3 + \dots + b_6 x_6,$$

где b — это константы, а члены x — значения температуры и осадков в различные месяцы перед максимумом численности популяции.

Расчеты дают наилучшие значения для констант b_0 , b_1 , b_2 и т. д., чтобы решать уравнение. Если какая-либо конкретная величина b очень мала, это означает, что конкретный член x не оказывает достоверного влияния на Y , им можно пренебречь, а затем повторить расчеты только с более важными переменными. Этим способом Дейвидсону и Андреварте удалось объяснить до 84% колебаний Y исходя из четырех метеорологических показателей: x_2 — число градусо-дней до 31 августа, x_4 — градусо-дни в сентябре и октябре, x_5 — градусо-дни в августе предыдущего года и x_3 — количество осадков в сентябре и октябре. Это веское доказательство, что большинство колебаний в учетах численности трипсов зависит от погоды. Хотя мы научились не доверять результатам множественных регрессий, потому что всегда возможно, что такие корреляции не являются причинными, мы все же считаем, что Дейвидсон и Андреварта очень хорошо обосновали свое предположение и получили достаточно хорошее уравнение для прогнозирования изменений в популяции.

Позже Андреварта и Берч [1] переоценили свою работу и сделали еще один вывод, который нам кажется неоправданным. Они заявили, что «нам не только не удалось обнаружить фактор, зависящий от «плотности», но мы еще доказали, что его и не должно было быть».

Метод численного анализа, использованный Дейвидсоном и Андревартой, предназначался для выявления причины изменений в популяции и не мог непосредственно выявить наличие фактора, зависящего от плотности, потому что был разработан не для этого. Концепция, что для фактора, зависящего от плотности, не имелось места, позволяет предположить, что факторы, вызывающие изменения популяции, и любой фактор, зависящий от плотности, должны были влиять аддитивно. Если же они, как мы считаем в данном случае, действовали в противоположных направлениях, то их вывод неправилен; его критиковали Кюннен [88] и Смит [128].

Полезно рассмотреть на модели популяции, как присутствие смертности, зависящей от плотности, влияет на корреляцию между наблюдаемой численностью и смертностью, представленной случайной переменной. Предположим, мы моделируем изменения популяции насекомого, дающего одно поколение в год и имеющего постоянный коэффициент размножения, равный 10. Если популяции личинок и взрослых особей в поколении n (N_L и N_A) представить их логарифмами, то ежегодное увеличение составит 1,0. Выразим катастрофическое влияние погоды через произвольный фактор смертности k_1 (рис. 46), который уничтожает непостоянную долю только что отродившихся личинок. Предположим, что единственный другой фактор смертности k_2 зависит от плотности. Мы спрашиваем: в каком случае изменение в k_1 лучше объясняет изменчивость популяции личинок (N_L) — в присутствии слабого или сильного фактора, зависящего от плотности?

Модель A включает слабый фактор, зависящий от плотности:

$$k_2 = 1,275 + 0,1 \log N_L,$$

который неспособен устранить тенденции, обусловленные случайными изменениями в k_1 . Изменения в k_1 объясняют только 29% изменчивости в N_A , потому что значительная часть изменений популяции кумулятивна от поколения к поколению.

В модели B гораздо более сильный фактор, зависящий от плотности, представлен значением $k_2 = -0,075 + 0,7 \log N_L$, и это действует как мощное стабилизирующее влияние. Теперь изменения в k_1 объясняют 91% изменчивости в N_L . Становится очевидным, что если бы

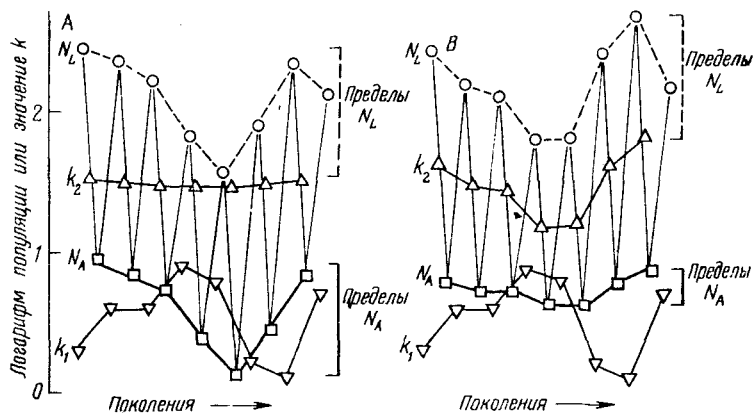


Рис. 46. В моделях А и В популяции взрослых особей N_A определена 10-кратная скорость размножения; в этом случае произвольный ключевой фактор, одинаковый в обеих моделях, действует так, чтобы оставлять плотность популяции личинок N_L , которая показана вверх пунктиром. В модели А действует слабый, зависящий от плотности фактор:

$$k_2 = 1,275 + 0,1 \log N_L.$$

k_1 объясняет только 32% изменчивости $\log N_L$.

В модели В действует сильный, зависящий от плотности фактор:

$$k_2 = -0,075 + 0,71 \log N_L,$$

и в этом случае k_1 объясняет 91% изменчивости $\log N_L$.

фактор k_2 , зависящий от плотности, был полностью компенсирующим (см. гл. 2), то k_1 объяснял бы все 100% изменений в популяции. И наоборот, если бы не имелось никакого фактора, зависящего от плотности, то зависимость между плотностью и k_1 была бы очень малой, если только среднее значение k_1 случайно или по условию [116] не уравнивало бы в точности темп размножения. Мы утверждаем, что между летним максимумом и зимним минимумом на популяцию трипсов должен был действовать довольно сильный фактор, зависящий от плотности. Его влияние ясно видно на рисунке 45, где различия между летними максимумами более чем восьми-кратны, а между зимними минимумами только четырехкратны.

Есть и более прямой способ проверки зависимости смертности в период сокращения популяции от плотности: для этого нужно составить график изменений в процентах от максимума до ближайшего минимума или соот-

ветствующего значения k в зависимости от максимальной численности популяции. За большими максимумами популяции следуют высокие значения k , но точки не ложатся точно на линию, из чего видно, что зависимость от плотности сопровождается и частично маскируется некоторыми случайными изменениями.

Андреварта и Берч [1] доказывали, что изменения популяции определяются погодными факторами, и иногда, упрощая эту формулировку, говорят, что «погода регулирует популяцию». Николсон [108, 109] занял по этому вопросу бескомпромиссную позицию, доказывая, что различные способы, которыми погода действует на физиологию насекомых, не могут зависеть от плотности, а поэтому погода не может регулировать популяцию. Мы считаем, что оба эти довода в основе правильны и фактически не противоречат друг другу. Видимое противоречие возникает из-за очень различного понимания слова «регулирование» («control») [151].

Регулирование в николсоновском смысле — это стабилизирующий, зависящий от плотности процесс, подобный тому, что в кибернетике подразумевается под отрицательной обратной связью. Мы называем этот процесс, следуя Кюену [88], Кломпу [82] и Баккеру [7], «регуляцией», и согласны с тем, что погодные факторы не могут действовать этим путем.

В модели В на рисунке 46 регулирование в николсоновском смысле является следствием действия фактора k_2 , зависящего от плотности, который регулирует популяцию.

Способ проверки, примененный для доказательства, что климатические факторы «контролируют» популяцию, показал бы, что в модели на рисунке 46 В, k_1 определял изменения популяции.

В модели важны оба компонента смертности — k_1 и k_2 , но их свойства и влияния совершенно различны. В литературе по прикладной энтомологии слово «контроль» применяется без разбора для этих двух процессов, которые мы различаем, пользуясь терминами «определение» и «регулирование». Здесь не место разбирать все случаи путаного использования слова «контроль» в недавних публикациях, но часто это слово можно без ущерба для смысла заменить словами, подобными «уничтожение», «смертность» или даже «обработка инсектицидами».

ТАБЛИЦЫ ВЫЖИВАНИЯ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В МОДЕЛЯХ ПОПУЛЯЦИЙ

6.1 Краткое содержание

Если мы разрабатываем подходящие методы учета и подсчитываем численность стадий насекомого, которое дает разграниченные поколения с годовым жизненным циклом, то результаты можно выразить разными способами. Полученные числа можно просто превратить в проценты от первоначального числа яиц, но при этом недооценивается относительное значение смертности, действующей к концу жизненного цикла.

Пользуясь немногими простыми правилами, результаты можно представить как таблицы выживания, в которой различные факторы смертности постепенно действуют на последовательные стадии развития. Если паразиты или хищники служат важной причиной смертности, то таблицы выживания должны быть составлены и для них. По таблице выживания паразита мы оцениваем его поисковую эффективность — поисковую площадь.

Если мы введем результаты всех своих измерений в простую модель популяции, то можем проверить, стабильна ли популяция, и если это так, то на каком уровне она стабилизируется. Изменения констант, включенных в модель, будут изменять исход. Достаточно всего одной полной таблицы выживания, чтобы можно было начать выяснение, насколько чувствителен равновесный уровень популяции к различным факторам смертности, которые могут различным образом воздействовать на паразита и хозяина. Дополнительная смертность может повысить или понизить равновесный уровень в зависимости от того, как она отражается на факторах, регулирующих популяцию.

6.2 Введение

Когда мы в полевых условиях ведем учеты меняющейся численности одного поколения какого-либо вида насекомых, целесообразно выразить результаты в форме таблицы выживания. Цель заключается в том, чтобы показать влияние последовательных явлений в их естественном

порядке и выразить их количественное влияние различными учебными способами.

В человеческой демографии таблицы выживания описывают выживание воображаемой группы индивидов в зависимости от их возраста. Этот способ представления может подходить и для насекомых с перекрывающимися друг друга поколениями, но он редко применялся, потому что точный учет насекомых с перекрывающимися поколениями очень трудоемок.

Для насекомых, дающих одно поколение в год, учет упрощается, потому что специфически возрастная смертность также сезонна. При учете, на котором будут основываться таблицы выживания, должны подсчитываться живые насекомые в пробах известного размера, и в идеальном случае должно подсчитываться число насекомых, умирающих в каждый период времени с установлением причины гибели.

Биология насекомых ограничивает выбор способов учета, которые могут быть применены, и таким образом определяет тип наиболее легко получаемой информации, и это отражается на том, как составляются таблицы выживания. Для яиц, личинок, куколок и взрослых насекомых могут потребоваться разные способы учета. Косвенные методы учета с помощью аттрактантов, ловушек могут дать индекс популяции для конкретных стадий, методы отлова, мечения, выпуска и повторного отлова дают представление как о размере популяции, так и о выживаемости изучаемой активной стадии. Прежде чем составлять таблицу выживания, эти данные необходимо дополнить деталями о других стадиях развития. Особенно полезными оказались два принципиально различных метода отбора проб, и они обсуждаются в этой и в следующей главах.

6.3 Суммарный отлов

Ловушки используют активность самих насекомых во время передвижений, которые обычно предпринимает каждое отдельное насекомое только раз в течение жизни. Ловушки выставляют на период в несколько недель, так что все насекомые или известная доля их могут быть собраны и сосчитаны на известной площади, когда они достигнут критической стадии развития. Сумму уловов за этот период используют непосредственно для оценки плотности популяции, и эту цифру вносят в таблицу вы-

живания. Для составления таблицы выживания зимней пяденицы применялись три типа ловушек (см. гл. 7), с помощью которых учитывались взрослые совки, взрослые гусеницы и взрослые паразиты.

6.4 Последовательный отбор проб

Подсчет насекомых в серии эквивалентных проб, взятых на протяжении их жизненного цикла,— часто наиболее удобный метод для очень многочисленных насекомых [96], если суммарный отлов неприменим. Повторный взгляд на рисунок 1 напомним разницу между кумулятивной кривой, чьи свойства используются при суммарном отлове, и популяционной кривой, где пробы для ее составления берут в последовательные моменты. Проба может быть взята с таких единиц, как определенная длина или вес ветки дерева, как это делал Моррис [105] при изучении еловой листовертки-почкоеда, о которой речь пойдет в главе 8. Или же проба может быть взята с квадрата или другой определенной площади. Результаты отбора проб дают больше информации, и их анализ упрощается, если насекомые оставляют какой-либо длительный след своего пребывания, как это делают короеды, листовые минеры и галлообразующие насекомые. Если хищник или паразит убивает личинку в галле, то она может остаться в галле достаточно долго, чтобы ее можно было учесть, или же в галле могут остаться специфические следы ее пребывания.

Во многих частях Европы изобилует васильковая галловая пестрокрылка (*Urophora jaceana* — Diptera, Tephritidae), и ее особенно легко изучать осенью и зимой. В это время засохшие корзинки василька *Centaurea nemoralis* содержат галлы различного размера. Некоторые галлы содержат только одну камеру или ячейку, другие могут содержать 10 ячеек или больше, причем каждая из них первоначально должна была содержать одну личинку пестрокрылки. В конце лета и в течение последующей зимы некоторые ячейки галла могут содержать одного или нескольких различных паразитов и хищников. В таблице 6 перечислено содержимое некоторых галлов с распределением их по категориям, которые показаны на рисунке 47 (см. также [148]).

Мы можем использовать эти результаты различным образом. В таблице 7 в правом столбце число ячеек каж-

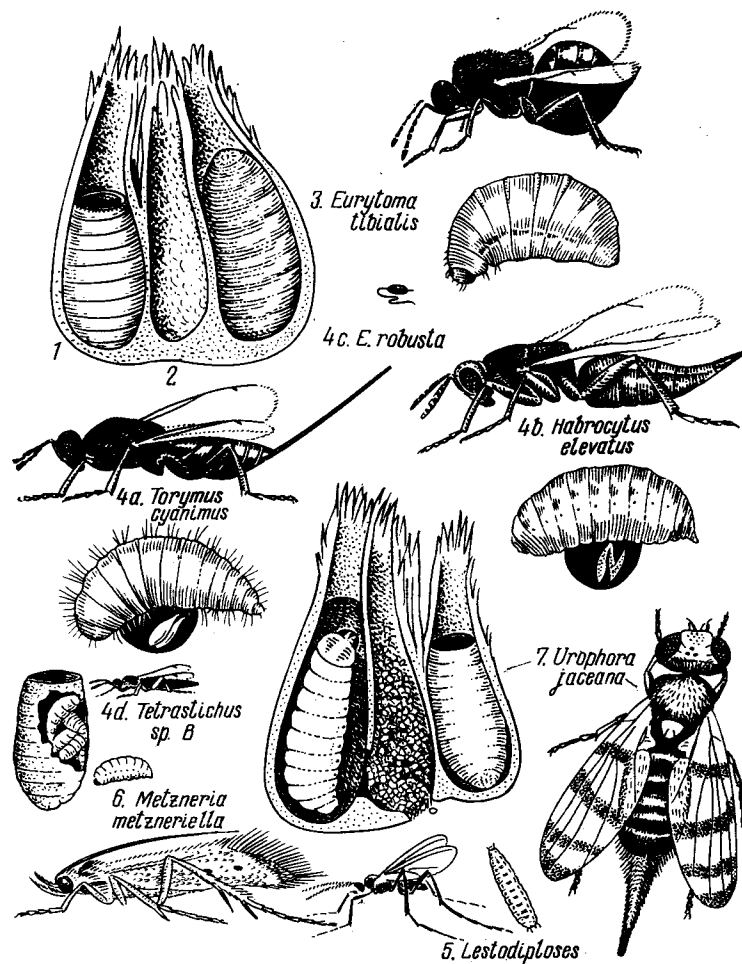


Рис. 47. Содержимое галлов василька, перечисленное в таблице 6:

1 — личинка галловой пестрокрылки (*Urophora jaceana*) покоится вниз головой; 2 — галловая ячейка пуста — личинка галловой пестрокрылки погибла в самом начале развития; 3 — галловая ячейка содержит бурый pupарий пестрокрылки, теперь вверх головой. Внутри него находится личинка *Eurytoma tibialis* (справа), из которой в июле выйдет черная оса (справа вверх); 4a — *Torymus cyaninus* откладывает гладкие яйца. Личинка подвижна и покрыта волосками, здесь показана рядом с остатками хозяина, на которых находятся оболочки двух яиц; 4b — *Habrocytus elevatus* откладывает группы шероховатых яиц. Личинка блестящая, почти безволосая и неподвижная; 4c — взрослые особи и личинки *Eurytoma robusta* очень напоминают осу и личинку *Eurytoma tibialis*, но яйцо черное, а личинка *E. robusta* питается спаружи; 4d — личинки *Tetrastichus* sp. В находятся в пустой шкурке личинки хозяина; 5 — *Lestodiplosis* — маленькая галлица; ее хищная личинка имеет ярко-оранжевую окраску; 6 — гусеница *Metzneria* уничтожила содержимое двух галловых ячеек и свила шелковый кокон в одной из них; 7 — здоровая личинка и взрослая самка *Urophora jaceana*.

дой категории выражено в процентах от общего числа. Так как при этом не учитывается порядок следования событий в течение лета, такое представление результатов не только не помогает пониманию, но просто дезориентирует. Данные можно выразить и числом насекомых на квадратный метр: это позволяет делать сравнения с пробами, взятыми в другое время года. Однако, чтобы оценить значение различных факторов смертности, необходимо расположить биологические явления в их должной последовательности, а для этого нужно детально знать жизненные циклы и биологию интересующих нас насекомых.

6.5 Жизненный цикл васильковой пестрокрылки

Пестрокрылки активны в начале июля, и самка, выбрав маленький бутон *Centaurea nemoralis*, откладывает небольшую группу яиц в пространство между цветками и оберткой. Отродившаяся личинка проникает в цветок и вбуравливается в завязь, которая разрастается, образуя галл. Если галлы развились в двух или нескольких цветках, то они обычно срастаются в одно образование с отдельными колбовидными ячейками (рис. 47), каждая из которых содержит личинку. К концу лета галл одревесневает, и пухлые личинки расположены там вниз головой, закупоривая вход в галл черным склеротизированным задним концом. В июне следующего года эти личинки поворачиваются головой к выходу из ячейки и проходят превращение; бесцветная часть личиночной кутикулы становится коричневой и затвердевает, образуя пупарий, внутри которого происходит сложный процесс окукливания. Со временем образуется взрослая муха; она выходит из галла, расправляет крылья и готова к спариванию.

Учеты на протяжении лета показывают, что ранние стадии галловой пестрокрылки подвергаются нападению целой сукцессии паразитов и хищников. В таблице 6 различные категории содержимого галлов уже расположены в такой последовательности:

1) сначала указано общее число обследованных ячеек галлов, потому что растения сначала должны образовать галлы, прежде чем с ними что-нибудь случится;

2) некоторые ячейки галлов оказались пустыми без каких-либо следов питания личинки. Личинка должна была погибнуть на очень ранней стадии роста;

3) вскрытие личинок галловой пестрокрылки показало, что паразитический хальцид *Eurytoma tibialis* откладывает яйца в очень маленьких личинок хозяина. Когда личинка хозяина — галловой пестрокрылки — полностью вырастает, личинка *Eurytoma* (все еще очень маленькая) вызывает преждевременное окукливание хозяина, образующего твердый бурый пупарий, содержимое которого личинка *Eurytoma* вскоре полностью выедает;

4) в этот пункт включены четыре разных вида паразитов личинок. Их легко определить, и за одним исключением в полностью развитой личинке галловой пестрокрылки может созреть только один паразит (см. рис. 47). Исключение составляет *Tetrastichus* sp. B — групповой внутренний паразит;

5) иногда в галловых ячейках обнаруживают маленькую ярко-оранжевую личинку *Lestodiplosis* вместе с мертвой личинкой пестрокрылки.

6) в галловые ячейки часто проникают гусеницы трех видов чешуекрылых. Они могут закончить свое развитие в корзинках василька без галлов, но если они находят галл, то поедают его мясистые части вместе с любыми личинками насекомых. Когда гусеницы заканчивают питание, то галловые ячейки не содержат ничего, кроме экскрементов, и тогда нельзя непосредственно восстановить предшествующую историю их обитателей. Наиболее обычные следующие гусеницы:

а) *Eucosma hohenwartiana*, которая покидает растение, чтобы окуклиться в почве;

б) *Metzneria metzneriella*, которая проводит зиму в коконе, сделанном в корзинке, в стадии полностью развитой гусеницы;

в) *Euxanthia straminea*, чье присутствие можно обнаружить по ходу, который она делает в стебле растения под корзинкой; этот широко распространенный вид при данном конкретном учете не встречался;

7) здоровые личинки галловой пестрокрылки *Urophora* нормально впадают в зимнюю диапаузу и не окукливаются до конца весны.

6.6 Таблицы выживания

Составляя таблицу выживания по данным, подобным приведенным в таблице 6, следует придерживаться ряда правил.

Правило 1. Там, где такие явления, как гибель от установленных причин, достаточно хорошо разграничены во времени, их рассматривают так, как будто они полностью разделены, без какого-либо перекрытия.

Правило 2. Везде, где события значительно перекрывают друг друга во времени, их возможно удобнее рассматривать, как будто они происходили совершенно одновременно, как это сделано с паразитами в пункте 4 таблицы 6.

Правило 3. Каждое найденное животное должно рассматриваться либо как живое и здоровое, либо как обреченное на гибель или уже мертвое по какой-либо причине. Если личинка уже заражена паразитом, причем и хозяин, и паразит живы, то хозяин учитывается как обреченный на гибель. Паразита нужно учитывать как причину гибели.

Правило 4. Ни одно животное не может быть убито дважды. Если хозяин последовательно заражен двумя паразитами, то причиной его смерти нужно считать первого паразита. Если фактически второй паразит окажется победителем, ему следует приписать смерть первого паразита. Второе заражение вносят в таблицу выживания паразита, но не хозяина.

Только таким строгим, хотя и несколько произвольным образом можно уравновесить учеты.

Когда таблицы выживания хозяина и паразитов составлены, необходимо ввести некоторые другие жесткие допущения.

Правило 5. Разрушение содержимого галлов должно считаться случайным, в равной степени отражающимся на хозяине и на паразите, если нет противных доказательств. Если это допущение неточно или если ошибка в отборе проб влияет на данные, то в процессе составления таблиц выживания нужно внести небольшие или даже значительные поправки.

Эта сложная процедура оправдывается тем, что она уменьшает объем данных и суммирует их. Черновые данные учетов галловой пестрокрылки занимают 250 страниц. Таблицы выживания сокращают их объем в сто раз. Только данные учетов не выявляют биологических процессов, которые происходили и могут иметь удивительно малую значимость, пока не будут истолкованы. При должном истолковании данные таблиц можно использовать для построения моделей популяций. При составле-

нии полной таблицы выживания васильковой галловой пестрокрылки нужно рассмотреть отдельно 4 периода ее жизненного цикла:

период А: июль — от яйца до образования галла;

период Б: лето и осень — от образования галла до начала зимы;

период В: зима — зимовка (диапауза);

период Г: весна и начало лета, когда различные паразиты, хищники и погода вызывают дальнейшие изменения, прежде чем появятся взрослые мухи.

Точность в такого рода учетах обратно пропорциональна скорости изменений. Наиболее точны учеты, проведенные до наступления зимы, т. е. в конце периода Б. Данные, подобные приведенным в таблице 6, позволяют нам восстановить события за этот период. Обследование галлов в периоды Б или В служат хорошим практическим, в ходе которого студенты сами могут вести учет и определять причины гибели.

Мы знаем, что события происходили в той последовательности, в которой они расположены в таблице 6.

Таблица 6. Учет галлов на васильках в сентябре — октябре 1935 г. Содержимое галловых ячеек в квадратах площадью 10 м². Проценты вычислялись от общей суммы 906 ячеек

	Число	Проценты
1. Обследовано галловых ячеек	906	
2. Пустые ячейки — ткани галлов не повреждены	10	2,1
3. Личинки паразитической хальциды <i>Eurytoma tibialis</i> в пупарии хозяина	349	38,6
4. Различные паразитические хальциды:		
<i>Torymus cyanimus</i>	21	
<i>Habrocytus elevatus</i>	46	
<i>Eurytoma robusta</i>	35	
<i>Tetrastichus</i> B.	7	
	109	12,0
5. Личинки галлицы <i>Lestodiplosis</i>	3	0,3
6. Галловые ячейки, разрушенные гусеницами:		
<i>Eucosma hohenwartiana</i>	103	11,4
<i>Metzneria metzneriella</i>	50	5,5
7. Здоровые личинки галловой пестрокрылки <i>Urophora jaceana</i>	273	30,2
Всего	906	100,1

1) Общее число галловых ячеек, обнаруженных на 10 м², представляет число личинок, образовавших галлы.

2) Число ячеек, где личинки погибли, не питаясь, равно 19. Однако доля личинок, погибших к этому времени, не равна $19:906=2,1\%$, потому что это событие нельзя было проследить в 153 ячейках, поврежденных гусеницами. Фактическая доля будет:

$$\frac{19}{906-153}=2,5\%.$$

Принимая, что правило 5 применимо, реальное число личинок, погибших на этой стадии в 906 ячейках, должно быть 23. На 10 м² гусеницы должны были уничтожить следы этой гибели примерно в четырех случаях.

3) *Eurytoma tibialis* откладывает яйца в очень мелких личинок галловой пестрокрылки. Если в последующем гусеницы или какие-нибудь эктопаразиты уничтожили хозяина, то прямое доказательство паразитирования исчезает. Таким образом, истинный процент паразитизма *Eurytoma tibialis* будет:

$$\frac{349}{349+273}=56\%,$$

и оценка числа паразитов, первоначально присутствовавших в 883 растущих личинках хозяина, будет 495, совершенно отлично от наблюдавшегося их числа 349. Все следы примерно 146 *Eurytoma tibialis*, очевидно, были устранены другими паразитами и гусеницами в пунктах 4, 5 и 6 таблицы 6.

4 и 5) Различные паразиты и личинки галлицы *Lestodiplosis* нападают на вполне развитых личинок галловой пестрокрылки и, таким образом, действуют одновременно (правило 2). Общее число ячеек, содержащих эти виды, было 112, и наличие или отсутствие успешных нападений этих видов можно было установить в 734 ячейках. Поэтому процент уничтоженных личинок галловой пестрокрылки равнялся 15, что и значится в столбце 3 таблицы 7. В столбце 5 стоит 58 — это число личинок, убитых этими видами. Оно гораздо меньше общего числа ячеек, где найдены эти виды (112), согласно правилу 4. Мы определили, что примерно половина личинок галловой пестрокрылки, на которых напали эти паразиты, уже были обречены на гибель по каким-то другим причинам. Этим различным паразитам нужно приписать гибель многих

Eurytoma tibialis, и известная доля данных перенесена в таблицу выживания этого вида.

6) Три вида гусениц обычно питаются в корзинках летом и поедают семена, обычно уничтожая и содержимое галлов, встречающихся им. Здесь было найдено 153 ячеек, поврежденные ими, и такие повреждения никогда не маскировались другими событиями, так что доля уничтоженных личинок галловой пестрокрылки принята за $153/906=17\%$, после чего остается 273 выжившие личинки.

7) Число здоровых личинок галловой пестрокрылки, учтенных в этой пробе с 10 м², точно совпадает с этой цифрой.

6.7 Корректировка и дополнение таблиц выживания

Метод, показанный в таблице 7 для получения таблицы выживания на период Б, удовлетворителен для однородной пробы, но в квадратах, где брали пробы в октябре 1935 г., учитывали только корзинки на стоящих стеблях, и в учеты не входили галлы, которые могли быть отделены от растений. Фактически к концу лета многие корзин-

Таблица 7. Таблица выживания васильковой галловой пестрокрылки на период Б, основанная на данных таблицы 6 для пробы с 10 м²

1	2	3	4	5	6	7	8
	Наблюдавшаяся доля гибели	Процент убитых	Доля выживших	Число убитых	Число живых	Значение R	Log выживших на 1 м ²
Первоначальное число галловых ячеек					906		1,957
Личинки, погибшие молодыми	$\frac{19}{753}$	2,5	0,975	23	883	0,011	1,946
Личинки, паразитированные <i>Eurytoma tibialis</i>	$\frac{349}{622}$	56	0,44	496	387	0,358	1,588
Паразитированные разными видами и галлицей <i>Lestodiplosis</i>	$\frac{112}{734}$	15	0,85	58	329	0,070	1,518
Съедены гусеницами	$\frac{153}{905}$	17	0,83	56	273	0,082	1,436

ки уже были срезаны лесными мышами. Среднее число галловых ячеек на 1 м² стоящих корзинок в августе было 148. В октябрьской пробе в таблицах 6 и 7 их среднее число уже сократилось до 91. К маю и июню 1936 г. произошло дальнейшее сокращение до 57 галловых ячеек на 1 м². Квадраты были тщательно обысканы в поисках опавших галлов, и оказалось, что многие из галлов, обнаруженных на земле, были вскрыты мышами и их содержимое удалено.

Таблица 8. Исправленная таблица выживания васильковой галловой пестрокрылки

1	2	3	4	5	6
	Процент убитых	Число погибших на 1 м ²	Живых на 1 м ²	Значение <i>k</i>	Log числа живых на 1 м ²
Период А					
Из отродившихся мух 42,5% самок			6,9		0,839
71 яйцо на самку			209		2,320
Неоплодотворенных яиц	9	19	190	0,040	2,280
Личинок, не образовавших галлов	22	42	148	0,110	2,170
Период Б					
Личинки, погибшие молодыми	2,5	3,7	144,3	0,011	2,159
Паразитированные <i>Eurytoma tibialis</i>	56	81	63,2	0,358	1,801
Разные паразиты	15	9,5	53,8	0,070	1,731
Съедены гусеницами	17	9,3	44,5	0,082	1,649
Период В					
Зимнее исчезновение	61,5	27,4	17,1	0,415	1,234
Съедены мышами	64	10,0	6,1	0,444	0,790
Период Г					
Съедены птицами	3,8	0,2	5,9	0,017	0,773
Погибшие личинки	27,5	1,6	4,3	0,139	0,634
Паразитированные <i>Habrocytus</i> и др.	16	0,7	3,6	0,078	0,556
Утонувшие куколки	44,5	1,6	2,0	0,255	0,301

Основная цифра в секции Б исправленной таблицы выживания (табл. 8) — это первоначальное число галловых ячеек в последней строке секции А. Оценки значений

k и процентной смертности от различных причин в таблице 7 верны и перенесены в таблицу 8, где они выделены. Остальные числа в секции Б могут быть сразу же выведены из них. Если вы проверите их, то увидите, что поскольку проценты смертности указаны только до второй значащей цифры, а значения *k* — до 3-го десятичного знака, то эти два расчета не дают совершенно одинакового результата.

Период А

Так как продолжительность стадии яйца меньше, чем общий период откладки яиц, то ни один учет яиц не даст числа яиц, отложенных за сезон на 1 м². Число отложенных яиц можно определить только косвенно, по доле яиц, выживших с образованием галлов, и по 148 галловым ячейкам, найденным на 1 м². В 1935 г. смертность яиц в пределах кладок была, видимо, случайной и достигала 9% (*k*=0,04). Сравнение распределения по частоте яиц и галловых ячеек позволяет думать, что если смертность яиц и молодых личинок была случайной, то изменение в распределении по частоте представляет 29%-ную смертность (*k*=0,15). Так как эти смертности действуют одна после другой, мы можем внести в столбец 5 значение *k*=0,04, соответствующую бесплодности, и 0,15—0,04=0,11, соответствующую числу личинок, неспособных образовывать галлы. Прибавив эти значения *k* к log 148 (2,17), получим логарифм 2,32, антилогарифм которого 209 — это число яиц на 1 м².

Эти яйца были отложены мухами, число которых на 1 м² составляло по оценке 6,9. Доля самок в большой пробе составляла 42,5%; по этим данным мы можем определить среднее число яиц, отложенных одной самкой: 209 : (6,9 × 0,425) = 71.

Другой способ получения этих чисел, более подходящий, когда доля самок или число яиц на одну самку колеблются, — это выразить долю самок через эквивалентное значение *k*. Логарифм 0,425 будет 1,628, и таким образом значение *k* будет 0,372 (см. гл. 1). Отдельные самки иногда откладывали более 200 яиц. Если принять какое-либо произвольное число для потенциальной плодовитости одной самки, которое чуть больше, чем любое наблюдаемое среднее значение, то всякое снижение средней плодовитости можно выразить через значение *k*. Если принять потенциальную плодовитость самки, равной 200

яиц, то разницу между этим числом и видимой плодотворностью мух (71 яйцо) можно выразить через $k=0,45$.

Период В

Мыши и непогода все больше сокращают число галлов на стоящих стеблях василька в течение зимы. Тщательные поиски галлов не только на стеблях, но и на земле в мае и июне 1936 г. дали среднее число 57 галловых ячеек на 1 м². Эту потерю 91 галловой ячейки на 1 м² из 148, найденных в период Б, называют «зимним исчезновением». Оно составляет 61,5%, или $k=0,415$. В этих галлах, найденных на земле, 64% ячеек было вскрыто мышами у основания и содержимое извлечено ($k=0,444$). Внеся эти значения k в столбец 5 таблицы 8, мы находим, что логарифм популяции личинок галловой пестрокрылки был 0,79, что соответствует плотности популяции 6,1 на 1 м².

Период Г

В начале лета выжившие личинки галловой пестрокрылки, многие из них в галлах, упавших на поверхность почвы, окукливаются и со временем превращаются в мух, оставляющих в галловой ячейке пустой pupарий как свидетельство успешного выплода. Но на протяжении этого периода на личинок нападают различные паразитические хальциды, подобные *Habrocytus elevatus*, *Macroneura vesicularis* и другие, откладывают на них яйца и паразитируют личинок в немногих галлах, еще оставшихся на стоящих стеблях. Затем в июле после сильного дождя учетный участок был затоплен. Когда вода сошла, то многие личинки и куколки в упавших галлах, очевидно, погибли. Выделенные цифры в столбце 3 приблизительно представляют число найденных галлов, которое колебалось от одной пробы к другой. Все цифры в других столбцах вычислены, исходя из числа 5,9 в столбце 4 периода В.

6.8 Таблицы выживания для паразитов

Варли [148] использовал данные учетов для составления таблиц выживания четырех основных паразитов. Методы были идентичны использованным для составления таблицы выживания галловой пестрокрылки, и в качестве примера ниже приведена таблица выживания *Eurytoma tibialis* (табл. 9). Число взрослых особей, отродившихся

Таблица 9. Исправленная таблица выживания *Eurytoma tibialis*, паразита васильковой галловой пестрокрылки

1	2	3	4	5	6
	Процент погибших	Число погибших на 1 м²	Живых на 1 м²	Значение k	Лог числа живых на 1 м²
Период Б					
Отродилось взрослых особей			2		
52% самок, 78 яиц на 1 самку			81		1,908
Паразитировано разными видами	15	12	69	0,070	1,838
Съедено гусеницами	17	12	57	0,082	1,756
Период В					
Зимнее исчезновение	61,5	35	22	0,415	1,341
Съедено мышами	64	14,1	7,9	0,444	0,897
Недостает	42	3,3	4,6	0,235	0,662
Период Г					
Съедено птицами		0,4			
Паразитировано разными видами	24	0,7	3,5	0,118	0,544
Утонуло при паводке	53	1,84	1,66	0,324	0,220
Отродилось взрослых особей			1,66		

в каждом поколении, оценивалось (несколько неуверенно) по числу живых куколок и личиночных шкурок, из которых недавно вышли взрослые особи. В таблице 8 число личинок галловой пестрокрылки, зараженных *Eurytoma tibialis*, составляло 81 на 1 м², так что эта цифра была перенесена в столбец 4 таблицы 9. Число яиц на одну самку было вычислено, исходя из первых двух цифр в столбце 4 и доли самок. Гибель в результате нападения других паразитов и гусениц, зимнего исчезновения и повреждения мышами, очевидно, разделить невозможно, поэтому мы полагаем, что эти факторы убивали личинок галловой пестрокрылки независимо от того, были ли они паразитированы или нет, и выделенные цифры в столбце 5 таблицы 9 были перенесены сюда из таблицы выживания галловой пестрокрылки; из них можно вывести все другие числа в периодах Б и В, оставляя ожидаемое после зимовки число живых *Eurytoma* на 1 м² равным 7,9. При учете ранней весной оставалось всего 4,6 живых *Eurytoma* на 1 м². Между этими числами нет существенной раз-

ницы, потому что это обычные средние величины для проб с 10 м^2 с большими колебаниями. Однако лучше внести четкую поправку, введя в таблицу выживания статью, показывающую недостачу, чтобы предусмотреть возможные реальные различия во встречаемости некоторых факторов смертности или ошибку выборки.

6.9 Выводы из данных таблиц выживания

Если проследить столбец 5 в таблице выживания галловой пестрокрылки и ее паразита, станет ясно, что наибольшие величины в обеих таблицах приходятся на период В, когда два значения k в сумме составляют 0,859. Значения k , соответствующие хищничеству гусениц и птиц, тоже довольно велики, так что общая сумма значений k , отнесенных к неопределимой смертности и галловой пестрокрылки, и ее паразита, достигает 1,1. Это эквивалентно 92%-ной смертности и только 8%-ному выживанию. Число погибших во время паводка здесь опущено в связи с малой вероятностью повторения.

Просматривая таблицу выживания галловой пестрокрылки, можно видеть, что влияние *Eurytoma tibialis* невелико по сравнению с влиянием этой неопределимой смертности. Варли [148] пользовался простыми моделями популяций, чтобы выяснить, как неопределимая смертность может отразиться на равновесии популяций хозяина и паразита. Прежде всего поисковая площадь паразита была вычислена по формуле:

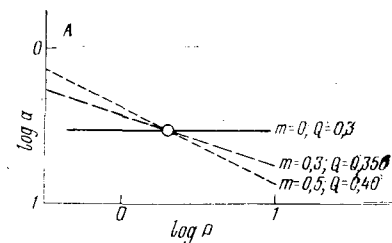
$$a = 2,3 \frac{k_p}{P}$$

(преобразованная формула 4), где k_p — значение k для паразитирования на хозяине и P — плотность популяции паразита. Подставляя значения k_p из таблицы 8 и P из таблицы 9, определяем поисковую площадь *Eurytoma tibialis* в $0,4 \text{ м}^2$. Вторая, возможно, менее точная оценка поисковой площади в следующем году равнялась $0,2 \text{ м}^2$. Разница между этими оценками недостоверна, и в последующих расчетах будет принято, что для популяции 2 паразита на 1 м^2 поисковая площадь равна $0,3 \text{ м}^2$.

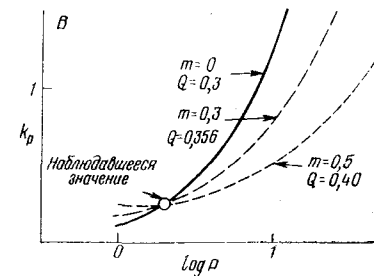
Чтобы обсуждать влияние неопределимой смертности на взаимодействие между паразитом и его хозяином, необходимо сделать строго определенные, но правдоподобные допущения в отношении поведения паразита. Варли

Рис. 48.

А — модели поискового поведения *Eurytoma tibialis*. В — их влияние на популяцию хозяина. Точка, где кривые пересекаются, соответствует наблюдавшемуся значению поисковой площади *Eurytoma*, равной $0,3$ ($\log 0,3 = 1,477$), при плотности популяции паразита 2 ($\log = 0,3$).



[148] в своей модели популяции галловой пестрокрылки воспользовался теорией Николсона с ее предположением постоянства поисковой площади. Из главы 4 нам известно, что взаимные помехи у паразитов могут привести к сокращению поисковой площади при увеличении плотности популяции. На



рисунке 48 показаны ожидаемые размеры поисковой площади и смертности популяции паразитов при различных значениях константы взаимных помех m . Когда $m=0$, это совпадает с допущением Николсона, а при значениях $m=0,3$ и $0,5$ охватывается ряд величин, подобных наблюдавшимся у других паразитов. Значения константы поисков Q на рисунке 48, А были вычислены так, что для каждого предполагаемого значения m поисковая площадь равна наблюдавшемуся значению $0,3$, когда популяция паразита составляет две особи на 1 м^2 .

Чтобы выяснить, как значение константы взаимных помех влияет на результат, мы пользуемся моделью популяции и вычисляем «устойчивые» плотности популяций хозяина и паразита, когда коэффициент размножения хозяина равен 18 в каждом поколении, а неопределимая смертность незараженных хозяев и личинок паразитов равна 90%. Плотность взрослых хозяев N_A всегда одинакова, так что после периода размножения плотность хозяина будет $18 N_A$, а плотность перед началом действия 90%-ной неопределимой смертности должна быть $10 N_A$. Это можно представить в виде следующей модели:

взрослые особи хозяина N_A $\xrightarrow{\text{размножение}}$ $18 N_A$ $\xrightarrow{\text{паразитизм}}$

$$\rightarrow 10N_A \xrightarrow{\text{неопределимая смертность}} N_A \text{ взрослых особей.}$$

Точно так же плотность паразитов P всегда одинакова, и после периода размножения плотность паразита равна $18 N_A$ минус $10 N_A$, то есть числу уничтоженных хозяев. Если и паразиты подвержены 90%-ной неопределимой смертности, то плотность их популяции перед ее началом должна быть $10 P$. Модель для этого случая такова:

$$\begin{aligned} & \text{взрослые паразиты } P \xrightarrow{\text{размножение}} 8N_A = \\ & = 10P \xrightarrow{\text{неопределимая смертность}} P \text{ взрослых особей.} \end{aligned}$$

Таким образом, нам нужно рассчитать условия, при которых $8N_A = 10 P$.

В таблице 10 указаны устойчивые плотности, вычисленные по формуле 12:

$$k_p = \frac{QP^{1-m}}{2,3},$$

которая была решена для P с подстановкой предполагаемых значений Q и m и значения $k_p = \log 1,8 = 0,256$, потому что k_p — это разница между логарифмами численности исходной популяции и популяции после паразитирования, отношение между которыми равно 18:10.

Таблица 10. Модели популяции васильковой галловой пестрокрылки

Предполагаемые свойства паразита		Расчетная устойчивая плотность при предполагаемой неопределимой смертности			
m	Q	90 %		0%	
		<i>Eurytoma</i>	галловая пестрокрылка	<i>Eurytoma</i>	галловая пестрокрылка
0,0	0,30	2,0	2,5	9,7	0,57
0,30	0,356	2,1	2,6	20	1,2
0,50	0,40	2,2	2,7	52	3,1

Когда неопределимая смертность равна 90%, расчетная устойчивая плотность *Eurytoma* и ее хозяина, васильковой галловой пестрокрылки, будет от двух до трех взрослых особей на 1 м^2 , в каждом случае на 1 м^2 будет 45—50 галловых ячеек. Эти числа хорошо совпадают с данными учета. Мы можем взвесить влияние неопреде-

лимой смертности, найдя устойчивую плотность в модели, в которой неопределимая смертность равна нулю, как в правой части таблицы 10. Чтобы популяция была устойчивой, паразит теперь должен уничтожать 17/18 личинок галловой пестрокрылки, так что в уравнении $12 k_p = \log 18 = 1,256$, и, таким образом, популяция паразита должна быть большей, чем когда $k_p = 0,256$.

Характер колебаний k_p в зависимости от популяции паразитов показан на рисунке 48, В, и значения P можно определить по кривым или вычислить, решив уравнение 12.

Устранение неопределимой смертности приводит к новой устойчивой плотности популяции, причем популяции паразитов значительно увеличиваются; по сравнению с этим плотность популяций хозяина изменяется удивительно мало. При константе взаимных помех, равной 0,3, устранение неопределимой смертности сокращает популяцию галловой пестрокрылки с 2,6 до 1,2; при $m = 0,5$ она несколько увеличивается — с 2,7 до 3,1. Учитывая, что мы определяем влияние 90%-ной смертности, действующей год за годом, изменения в устойчивой плотности популяции галловой пестрокрылки поразительно малы.

Причина такого слабого влияния не в том, что популяция стабилизируется фактором, зависящим от плотности, а в том, что неопределимая смертность оказывает два противоположных влияния: снижая эффективное естественное увеличение популяции хозяина, она склонна уменьшать равновесную плотность его популяции; но, уменьшая выживание паразита, она склонна увеличивать плотность популяций как паразита, так и хозяина. Конечным результатом оказывается большое изменение плотности популяции паразита и очень небольшое изменение плотности популяции хозяина.

6.10 Обсуждение

Таблица выживания представляет простую сводку изменений популяции в пределах одного поколения и позволяет преобразовать очень большой объем данных учетов в форму, которую легко анализировать. Если таблицы выживания можно составить также и для паразитов, то тогда можно использовать модели популяций, чтобы видеть, как взаимодействуют другие измеряемые факторы. Минимальная необходимая информация — это оценка

плотности популяций активных паразитов и процента паразитированных хозяев в одном поколении.

Если бы изучаемое насекомое было вредителем, то аналогичным образом можно было бы исследовать вероятные влияния программы применения инсектицидов. Влияние инсектицида очень сходно с влиянием неопределимой смертности, так как он уничтожает равные доли вредителя и его естественных врагов. Если бы в этой модели инсектицид уничтожал более 17/18 популяции вредителя, то в конце концов были бы истреблены и вредитель и его паразиты. Этому мешает то, что программы обработки инсектицидами, обычно очень точно планируются во времени, чтобы уничтожить какого-то конкретного вредителя, и они могут гораздо меньше затронуть других потенциальных вредителей. Инсектицид может уничтожить эффективного естественного врага потенциального вредителя и вызвать этим неожиданную вспышку размножения вредителя. Технически это называют «побочным действием», но при наличии простых данных таблицы выживания за одно или два поколения такие побочные действия можно предугадать и их следует избегать по крайней мере в простых случаях.

Процессы и взаимодействия даже между двумя видами слишком сложны, чтобы их можно было проследить без модели популяции. Эта глава знакомит с моделированием в его простейшей форме. Для перекрывающихся поколений модели были бы более сложны, и у нас до сих пор нет реалистичной модели для хищников. Однако модели, использованные в этой главе, помогают довольно хорошо понять взаимодействия популяций, не прибегая к более сложной вычислительной технике, чем логарифмическая линейка или таблицы логарифмов.

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ТАБЛИЦ ВЫЖИВАНИЯ ЗИМНЕЙ ПЯДЕНИЦЫ

7.1 Краткое содержание

По таблицам выживания зимней пяденицы мы можем определить главную причину изменения популяции из года в год, которую мы называем ключевым фактором. Смертность, зависящая от плотности, регулирует плотность популяции, удерживая ее в известных пределах. Такая смертность, зависящая от плотности, может действовать либо непосредственно как действует недостаток пищи, либо возникать в результате реакции поведения паразитов и хищников на плотность собственных популяций и популяции хозяина.

Модели популяции, реалистически отражающие эти влияния, позволяют нам видеть, как взаимодействуют друг с другом различные компоненты системы. Изменяя различные компоненты в модели, мы можем видеть, как изменившиеся условия в поле могут отразиться на популяции.

7.2 Введение

В этой главе мы обрисовываем способы анализа данных в таблице выживания зимней пяденицы. Это насекомое оказалось легким для изучения, потому что оно встречается повсеместно и имеет годовой жизненный цикл, в котором каждая стадия приходится на другое время года. Описываемые методы применимы и к другим животным с ограниченным периодом размножения и действительно применялись некоторыми авторами для интерпретации результатов учета птиц, например куропаток [19, 164], сов [133] и синиц [86, 87].

7.3 Жизненный цикл зимней пяденицы и учеты

Гусеницы зимней пяденицы способны питаться на большом ряде деревьев и кустарников, но особенно многочисленны они на дубах (*Quercus robur*), которые они иногда полностью лишают листьев. У северной границы Уайтхемского леса в Беркшире имеется довольно большая пло-

щадь, где преобладает дуб. Там для исследований был выбран участок, где было более 20 больших дубов, но никаких других больших деревьев. За пределами участка были густые заросли терна, довольно много орешника и немного берез, боярышника и ив, и на всех этих растениях зимняя пяденица могла кормиться. Но основной полог образован дубами. С 1950 г. учеты насекомых были сокращены и велись только на 5 деревьях или под ними, хотя некоторые общие наблюдения проводились и на других деревьях и кустарниках. Методика сезонных учетов и жизненный цикл зимней пяденицы и двух ее важнейших паразитов показаны схематично на рисунке 49.

Бабочки зимней пяденицы выходят из почвы под дубами в ноябре и декабре. В сумерках бескрылые самки ползут к деревьям и поднимаются по стволам. Крылатые самцы, которые днем прячутся в лесной подстилке, в сумерках активно летают и собираются на нижней части стволов. Здесь они спариваются с самками (рис. 50), которые продолжают подниматься, чтобы отложить яйца в трещинах коры и в лишайниках высоко над землей.

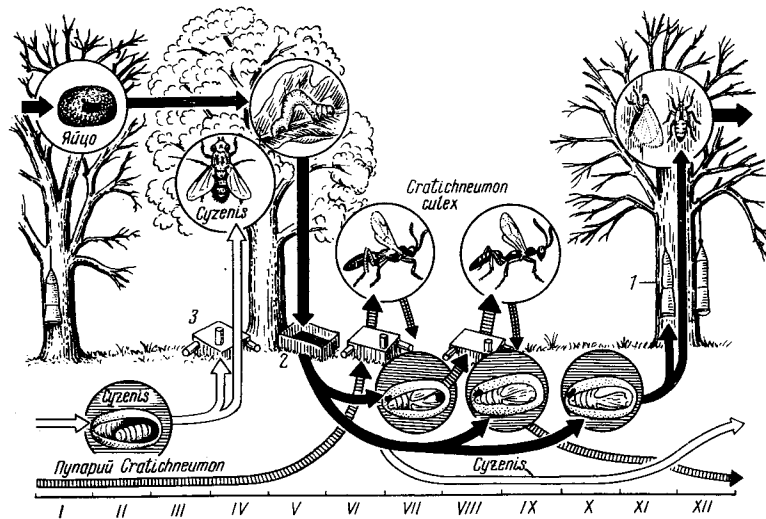


Рис. 49. Последовательность учетов зимней пяденицы и ее паразитов. Самки зимней пяденицы подсчитывались в ловушках на стволах деревьев (1), их гусеницы подсчитывались в лотках (2), куда они падали, становясь предкуколками. Личинки паразита *Cyzenis* учитывались при вскрытии упавших гусениц. Взрослых *Cyzenis* и *Cratichneumon* подсчитывали в ловушках для паразитов (3), когда они выходили из почвы [152].

Четвертую часть самок, поднимающихся на каждое из 5 деревьев, отлавливали ловушками в виде верш, сделанных из ткани на проволочном каркасе. На противоположных сторонах каждого ствола помещали две ловушки, располагая их так, чтобы перегородить $\frac{1}{8}$ периметра дерева. Суммарный улов самок, умноженный на 4 и деленный на общую площадь полога, образуемого кронами 5 деревьев (282 м^2), позволял оценить число самок на 1 м^2 площади полога. Число взрослых особей на 1 м^2 было вдвое больше, поскольку нам было известно, что в стадии куколки численность самцов и самок была одинаковой.

Самок вскрывали, и хотя у многих из них находили до 300 яиц, в среднем каждая имела около 150 яиц. Отсюда мы определили число яиц, отложенных на каждом дереве. Мы не пытались определять фактически отложенное число яиц, потому что это потребовало бы уничтожения деревьев.

В начале апреля, когда почки на дубах начинают раскрываться, отрождаются личинки, и гусеницы первого возраста питаются в почках, где они сильнее всего повреждают крошечные листья. Ко второй половине мая питание заканчивается, и гусеницы на шелковинках спускаются с деревьев, зарываются в почву, завивают коконы и окукливаются.

Для изучения питания гусениц на дубе мы пользовались двумя методами. Мы брали образцы ветвей с верхушек деревьев и подсчитывали на них гусениц; это был единственный способ проследить за изменением численности тех видов, что окукливаются среди листьев. Для зимней пяденицы и для многих других видов, окукливающихся в почве, вполне подходили кумулятивные отловы. Под каждое из пяти деревьев ставили по два лотка, каждый площадью $0,5 \text{ м}^2$. Дождевая вода могла накапливаться в лотках и гусеницы, опускаясь вниз для окукливания,

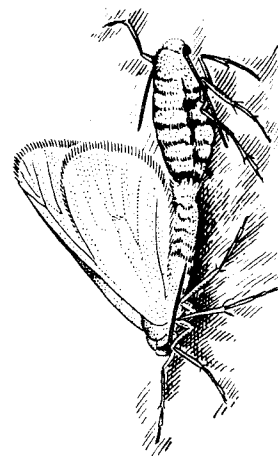


Рис. 50. Спаривание зимней пяденицы ночью в ноябре на стволе дуба. Самка (вверху) имеет очень маленькие крылья и неспособна летать [152].

Таблица 11. Результаты отлова в 1955—1956 гг.

	Число ловушек	Учетная площадь, м ²	Улов, штук	Численность на 1 м ²
Сетки на стволах деревьев:				
Самки зимней пяденицы				
ноябрь—декабрь { 1955 г.	10	282*	(1/4=)413	5,85
1956 г.	10	282	(1/4=)525	7,45
Наземные ловушки:				
<i>Cyzenis</i> , взрослые особи				
в апреле { 1955 г.	20	10	3	0,3
1956 г.	20	10	3	0,3
Тахины <i>Cratichneumon</i>				
в июле { 1956 г.	10	5	13	2,6
1957 г.	10	5	67	13,4
Лотки для гусениц				
май 1956 г.	10	5		
Здоровых гусениц зимней пяденицы			415	83,0
Зараженных <i>Cyzenis</i>			31	6,2
Зараженных другими паразитами			13	2,6
Зараженных микроспоридиями			23	4,6

тонули в них. Этих гусениц определяли, обследовали на наличие эктопаразитов и вскрывали для обнаружения внутренних паразитов. По этим данным мы могли определить число здоровых взрослых гусениц на 1 м² и число зараженных каждым из различных видов паразитов.

Выживание здоровых куколок зимней пяденицы было известно по числу бабочек, пойманных следующей зимой. Выживание паразитов до взрослой стадии определяли с помощью ловушек, в которые взрослые особи попадали, выйдя из почвы. Для этого мы пользовались теми же металлическими лотками, в которых подсчитывали гусениц, но теперь их переворачивали, а их края заглубляли в почву.

В трех углах каждой ловушки были вставлены стеклянные трубки с целлулоидными конусами, чтобы помешать возвращению паразитов в темное пространство ловушки. Опыты показали, что взрослый паразит, помещенный в один из углов ловушки, привлекался светом и вскоре оказывался в одном из других окошек. Каждая ловушка снова закрывала 0,5 м² площади.

В таблице 11 приведен пример результатов отлова некоторых важнейших видов в 1955—1956 гг. Эти данные

Таблица 12. Таблица выживания для зимней пяденицы на 1955—1956 гг.

	Гибель особей предшествующей стадии, %	Число погибших на 1 м ²	Число живых на 1 м ²	Log числа живых на 1 м ²	Значение k
Взрослая стадия					
Самки, поднявшиеся в 1955 г.					4,39*
Стадия яйца					
Самки×150			658	2,82	
Стадия гусеницы					
Взрослые гусеницы	85,3	561,6	96,4	1,98	0,84=k ₁
Зараженные <i>Cyzenis</i>	6,7	6,2*	90,2	1,95	0,03=k ₂
Зараженные другими паразитами	2,3	2,6	87,6	1,94	0,01=k ₃
Зараженные микроспоридиями	4,5	4,6	83,0	1,92	0,02=k ₄
Стадия куколки					
Съедены хищниками	66,1	54,6	28,4	1,45	0,47=k ₅
Зараженные <i>Cratichneumon</i>	46,3	13,4	15,0	1,18	0,27=k ₆
Взрослая стадия					
Самки, поднявшиеся в 1956 г.					7,5

* Выделенные числа — фактические наблюдения; остальные величины производные от них.

были использованы для составления таблиц выживания зимней пяденицы и одного из ее паразитов — тахины *Cyzenis* (табл. 12).

7.4 Компоненты таблицы выживания

Таблица выживания состоит из трех частей: в конце 1955 г. в ловушках было обнаружено 413 самок, а так как учетная площадь полога была 282 м², то, следовательно, из куколок вышло 5,85 самки на 1 м², и $\frac{3}{4}$ их числа, или 4,39 самки на 1 м², миновали ловушки и отложили яйца на деревьях. Умножая число самок на 150 (число яиц на одну самку), получаем 658 яиц на 1 м².

7.4.1 Зимнее исчезновение

При подсчете взрослых гусениц их оказалось лишь 96,4 на 1 м², и значение k, соответствующее этой убыли (k₁), равно 0,84 (=86%-ной смертности). Мы называем

эту убыль зимним исчезновением, хотя она представляет смертность от всех причин за время от подсчета самок до подсчета взрослых гусениц. Мы не думаем, что птицы могли обусловить высокую смертность среди взрослых самок, а опыты показали, что из большинства яиц, отложенных на кору и ветки на верхушках деревьев, выходят гусеницы. Кроме того, не наблюдалось заметных изменений в численности молодых и взрослых гусениц на образцах веток, поэтому мы не думаем, что смертность, вызванная хищничеством на питающихся гусеницах, была существенным компонентом k_1 .

Однако размеры зимнего исчезновения были различны на разных деревьях в зависимости от срока раскрытия почек, и оно было наименьшим на деревьях, где почки раскрывались раньше. Гусеницы, отродившиеся на деревьях, почки которых были плотно закрыты, большей частью не могли найти здесь пищи. Такие гусеницы мигрировали, повисая на шелковинках, которые затем сдувались с деревьев ветром. Число гусениц, исчезнувших с деревьев, тесно коррелировало с числом гусениц первого возраста, пойманных на липких ловушках, размещенных под деревьями и между ними.

7.4.2 Смертность гусениц

Путем вскрытия взрослых гусениц было определено число обреченных на гибель, потому что они были заражены паразитами. Хотя было обнаружено много разных паразитов, удобнее рассмотреть отдельно двух главных паразитов гусениц, а всех остальных объединить. Обычно степень паразитирования была ниже 30%, и, таким образом, не было большой разницы, считались ли разные формы паразитизма перекрывающимися (как это было в действительности) или действующими последовательно. Мы выбрали второй вариант, потому что он упрощал последующий анализ, хотя заведомо вносил небольшую ошибку.

7.4.3 Паразитизм *Cyzenis albicans*

Эта тахина (рис. 49) попадает в ловушки для паразитов в апреле. Самки проводят около четырех недель, питаясь соком, вытекающим из деревьев, и на цветках: за это время у них созревает до 2000 крошечных черных яиц,

которые развиваются до полной готовности к вылуплению и хранятся в сильно расширенной матке. Большей частью яйца откладываются на листья, поврежденные питающимися гусеницами, и, в удачном случае, целиком проглатываются гусеницей зимней пяденицы. Личинки отрождаются из яиц в передней кишке гусеницы зимней пяденицы, пробуравливают стенку кишки и проникают в клетку слюнной (шелкоотделительной) железы. На этой стадии они были подсчитаны во взрослых гусеницах при вскрытии. Таблица выживания для *Cyzenis* (табл. 13) показывает огромные потери перед этой стадией. Некоторые яйца не были отложены, другие не были съедены или были съедены другими видами, чем зимняя пяденица, и здесь личинки или не смогли отродиться, или погибли на ранних стадиях.

Таблица 13. Таблица выживания для *Cyzenis* (1955—1956 гг.)

	Число живых особей на 1 м ²	Log числа живых особей на 1 м ²	Значение k
Взрослые самки, вышедшие в 1955 г.	0,15		
Потенциальное число яиц (2000 на самку)	300,0	2,48	
Личинки в гусеницах пяденицы	6,2	0,79	1,69
Взрослые особи, вышедшие в 1956 г.	0,3	1,48	1,31

7.4.4 Другие паразиты

Паразитирование гусениц другими тахинами и некоторыми наездниками было гораздо меньшим, и в таблицах 11 и 12 эти данные были объединены.

7.4.5 Паразитирование микроспоридией

Простейшее *Plistophora operophterae* — это микроспоридия, отдаленно родственная видам *Plasmodium*, возбудителям малярии у человека. Зараженные клетки можно легко заметить в слюнных железах: они непрозрачны и заполнены спорами, и мы думаем, что зараженные гусеницы погибают, не достигнув взрослой стадии [26]. Здоровые гусеницы зимней пяденицы образуют коконы и окукливаются.

7.4.6 Смертность в кукольной стадии

Плотность популяции здоровых гусениц более чем вдвое превышала плотность взрослых самок, которая была определена позже. Сначала мы думали, что причиной было только хищничество, но опыты с целью выявления каких-либо хищников показали, что большое значение имел и паразитизм. В опытах, где куколки были экспонированы для хищников, часть их была заражена очень распространенным лесным наездником *Cratichneumon culex*, до этого не отмеченным на зимней пяденице. Однако мы подсчитали взрослых *Cratichneumon*, попавших в наземные ловушки, и, зная теперь, что это довольно специфичный паразит, мы могли задним числом оценить его влияние на зимнюю пяденицу. Немногими *Cratichneumon culex*, развивавшимися в других видах хозяев, можно пренебречь.

Определяя смертность куколок, мы имели непосредственные измерения только разницы между числом здоровых гусениц, поступающих в почву для окукливания, и числом взрослых насекомых на стволах деревьев. Причиной части этой смертности были *Cratichneumon*, и мы принимаем минимальное ее значение, основываясь на числе вышедших взрослых паразитов. Остальную смертность мы определяли как гибель куколок от хищничества; это будет обсуждаться ниже.

Удобнее рассматривать смертность куколок так, как если бы она была вызвана сначала хищничеством, а потом паразитизмом, хотя между этими двумя влияниями должно было происходить некоторое перекрытие. Такое допущение мало влияет на наши оценки относительного значения хищничества и паразитизма. Не располагая точным знанием следования событий во времени, единственное другое возможное допущение, это что сначала действуют паразиты, а затем хищники уничтожают равные доли здоровых и зараженных паразитами куколок. В большинстве моделей популяций эти альтернативные допущения дают одинаковые результаты.

Итак, если мы предположим, что *Cratichneumon* начинает действовать, когда хищничество закончилось, мы можем подставить остальные числа в таблицу выживания (табл. 12). Значения k для хищничества $k_5=0,47$ (=66%-ная смертность) и для паразитизма $k_6=0,27$ (=46%-ная смертность) довольно велики.

7.5 Накопление таблиц выживания

Имея только одну таблицу выживания, мы не можем составить представление о том, как изменяются во времени различные значения k ; но, как мы видели на примере васильковой галловой пестрокрылки, мы можем делать предположения о возможных взаимодействиях между факторами смертности.

К тому времени, когда мы получили 8 последовательных таблиц выживания для насекомых на наших 5 дубах, стали очевидны изменения значений k от года к году. Статистические проверки на этой стадии показали, что некоторые из наблюдавшихся зависимостей могли быть случайными, но дальнейшая работа обычно подтверждала их наличие. Несомненно, мы имели дело с системой, где результаты были воспроизводимы.

7.6 Причины изменений в популяции

Таблица 26 в упражнениях (в конце книги) содержит сводку данных о зимней пяденице до 1968 г. По этим данным можно воспроизвести основные цифры таблиц выживания и использовать их в предлагаемых упражнениях.

Чтобы упростить последующее обсуждение и графическое представление, мы воспользуемся только цифрами для первых 13 поколений.

На рисунке 51, А показаны в логарифмической шкале кривые поколений гусениц и бабочек зимней пяденицы с 1950 по 1962 г. На рисунке 51, В суммированы данные таблиц выживания за тот же период. Так как мы составляли таблицы выживания исходя из предположения, что все виды смертности действовали поочередно, то смертность за поколение можно вычислить по формуле:

$$K = k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_5 + k_6.$$

Графики этих семи членов сразу показывают, в чем главная причина изменений в популяции. Значения смертности k_2 , k_3 и k_4 все невелики и их изменения незначительны по сравнению с изменениями k_1 , k_5 и k_6 , из этих трех главным образом изменения k_1 объясняют изменения в общей смертности K ; и размерность и направление изменений k_1 и K очень сходны. Отсюда можно сделать вывод, что зимнее исчезновение, которое мы измеря-

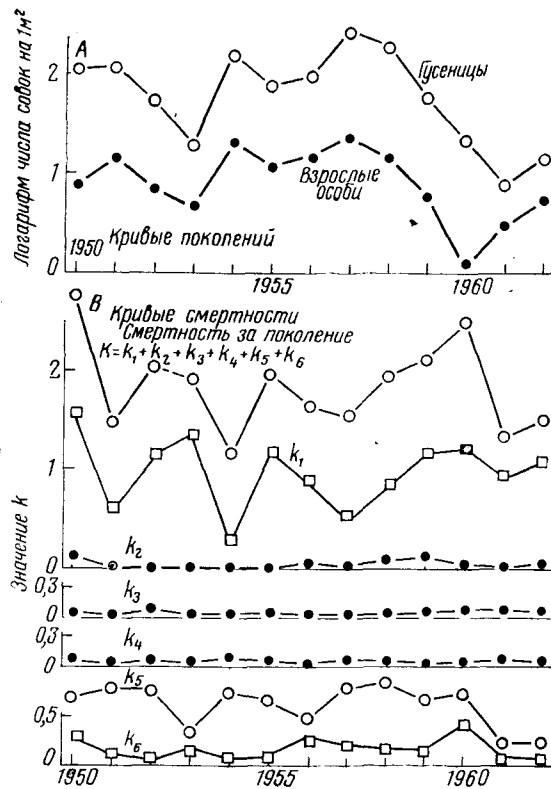


Рис. 51.

А — изменения популяции зимней пяденицы, выраженные в виде кривых поколений для гусениц и для взрослых совок; В — изменения в смертности, выраженные значениями k , показывают, что наибольшую роль в изменении общей смертности за поколение (K) играет k_1 — зимнее исчезновение (обозначения см. в подписи под рис. 52).

ем как k_1 , — это ключевой фактор, вызывающий изменения в популяции. Моррис [104] первый употребил термин «ключевой фактор» в этом значении, но позже в той же работе он дал и другое определение: ключевым фактором был фактор наиболее полезный для предсказания изменений в популяции. Это второе определение было связано с особым типом статистического анализа, который мы считаем неудовлетворительным, потому что он не обязательно выявляет причину изменения; поэтому мы предпочитаем первое определение Морриса, подразуме-

вающее прямую причинную связь. Фактически могут быть периоды, когда ключевым фактором является сначала один вид смертности, а потом другой, и мы увидим примеры этого в главах 8 и 9.

Графики на рисунке 51, В дают нам следующую полезную информацию:

1) зимнее исчезновение, представленное значением k_1 , — это ключевой фактор, главным образом вызывающий изменения плотности популяции от поколения к поколению;

2) k_2, k_3, k_4 , представляющие различные виды паразитов личинок, которые так легко наблюдать и учитывать, изменяются очень мало и относительно несущественны;

3) паразитизм *Cratichneumon culex*, который при нашей методике учета не определялся непосредственно, важен и требует дальнейшего изучения;

4) истребление куколок хищниками, представленное значением k_5 , важно, но его изменения противоположны изменениям k_1 , так что изменения в K заметно меньше, чем изменения в k_1 . Это означает, что k_5 компенсирует изменения, вызванные k_1 ; в следующем разделе мы рассмотрим это подробнее.

Такой способ оценки результатов учета мы называем анализом ключевых факторов. Он показывает, насколько необходимо дополнять таблицы выживания, вычитая измеренные значения k из общей смертности для оценки остатков, подобных k_1 и k_5 . Их величина служит показателем степени, в которой учеты неспособны определять смертность непосредственно. Многие авторы, как и мы, нашли, что остатки более важны, чем многие из факторов смертности, которые легко измерять непосредственно. Любой анализ неполных таблиц выживания может привести к очень ошибочным выводам.

7.7 Причины регулирования популяций

В большинстве литературы по этой теме царит путаница, потому что, как упоминалось в главе 5, термин «регулирование» (control) использовался для процессов, вызывающих изменения в популяции, и для тех, что вызывают ее регулирование.

Единственная возможность регулирования популяции — это какой-либо процесс с отрицательной обратной связью, например фактор, зависящий от плотности. Пом-

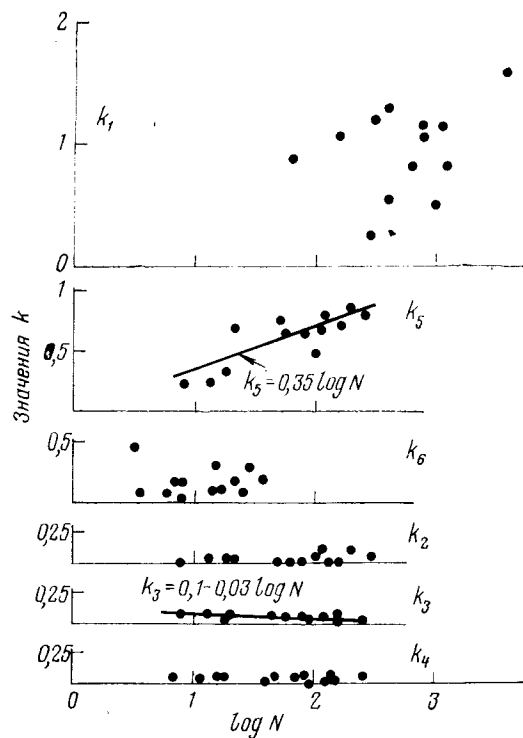


Рис. 52. Зависимость значений k для различных форм смертности зимней пяденицы от плотности популяции, на которую они действуют. k_1 и k_5 не зависят от плотности и очень сильно колеблются; k_2 и k_4 не зависят от плотности, но относительно постоянны; k_3 слабо обратно зависит от плотности, а k_5 довольно сильно зависит от плотности. Факторы смертности: k_1 — зимнее исчезновение; k_2 — уничтожение куколок хищниками; k_3 — *Stratiotneumon*; k_4 — *Cyzenis*; k_5 — прочие паразиты гусениц; k_6 — микроспоридии.

ния его определение (раздел 2.4), кажется логичным построить график процента смертности в зависимости от плотности популяции, если хотим найти зависимость от плотности. Фактически мы получаем более простую зависимость, нанося на график значения k против логарифма плотности популяции, на которую они действуют; это изменение шкалы, которое никак не затрагивает определение. На рисунке 52 все значения k именно так нанесены на графики. У зимнего исчезновения, представленного k_1 , заметны наибольшие колебания, которые очевидно, не связаны с плотностью популяции. Уничтожение куколок

хищниками (k_5) оказывает все более отрицательное влияние по мере увеличения плотности; это, по-видимому, фактор, зависящий от плотности, но точки сильно рассеяны вокруг вычисленной линии регрессии.

Если нужно узнать, насколько можно доверять наклону линии регрессии $b=0,35$, вычисленному обычным статистическим методом, то нам встретятся трудности. Одна из них в том, что при вычислении значений k использовался логарифм N ($k = \log N - \log S$), так что оба измерения не являются независимыми, и обычные методы регрессий и корреляций непригодны. Вторая трудность в том, что статистика простых регрессий и корреляций требует, чтобы $\log N$ измерялся без ошибок, тогда как нам ясно, что в наших измерениях имеются ошибки взятия проб. Кто интересуется устранением этих трудностей, может выполнить упражнение 30 в конце книги (см. [155]) и пример в [96]. Здесь достаточно сказать, что эти данные были испытаны статистически [156] и мы убеждены, что уничтожение куколок хищниками зависит от плотности популяции и что его влияние можно выразить формулой $k_5 = 0,35 \log N$.

Когда мы попытались выяснить, что вызывало высокую смертность куколок зимней пяденицы в почве, мы в полевых условиях помещали куколок под листы стекла, закрывая их так, чтобы они были в темноте. В результате частых проверок выяснилось, что многие куколки были

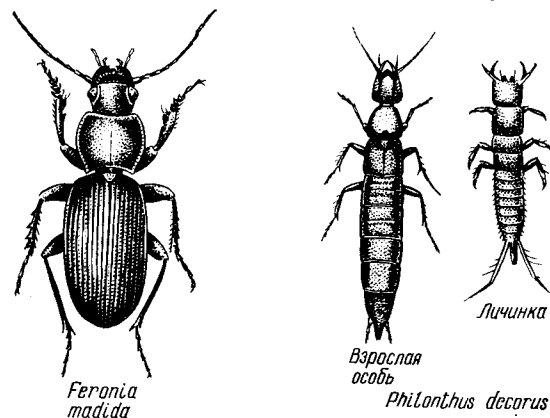


Рис. 53. Обычные хищники, уничтожающие кукол-ки зимней пяденицы: жужица *Feronia* и коротко-надкрылый жук *Philonthus*.

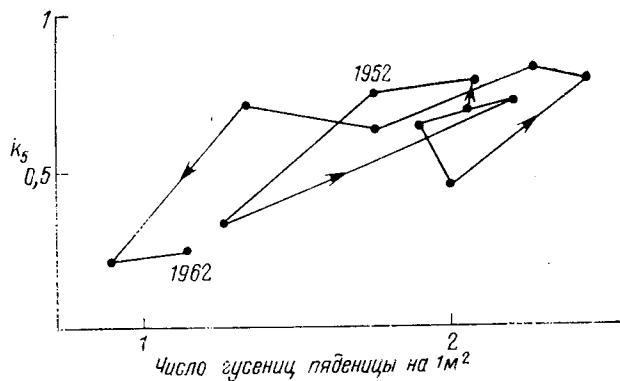


Рис. 54. Значения для k_5 отложены в зависимости от плотности популяции гусениц зимней пяденицы и последовательные точки соединены. Спиральная форма графика указывает, что эта форма смертности включает замедленный, зависящий от плотности компонент.

уничтожены жужелицами *Feronia madida* и *Abax parallelopipedus* и коротконадкрылым жуком *Philonthus decorus* (рис. 53). Франк [52] пришел к выводу, что на этих жуков приходится более половины уничтоженных куколок. Мы полагали также, что кроты, мыши и землеройки, вероятно, питаются куколками зимней пяденицы, а Бакнер [21], изучавший поведение землероек в Уайтхемском лесу, пришел к выводу, что они были причиной исчезновения более половины куколок зимней пяденицы. Ясно, что важны и жуки, и млекопитающие, но мы еще не знаем в точности, кто из них уничтожает больше куколок зимней пяденицы*. Однако на теоретической основе можно ожидать, что значение k , обусловленное специфичным хищником, будет выглядеть как замедленная, зависящая от плотности смертность, и в этом случае значения k_5 , нанесенные на графике против $\log N$, должны дать окружность или спираль, если соединить значения k последовательных лет. На рисунке 54 соединены последовательные точки для k_5 и действительно заметны некоторые признаки цикличности. Землеройки, нуждающиеся в пище каждый день на протяжении года, не могут питаться только куколками зимней пяденицы, но они усиленно занимаются их поисками, когда куколок много. Такая поведенческая реакция довольно постоянной популяции землероек мо-

жет создать сильное, зависящее от плотности влияние. Однако более вероятно, что цикличность k_5 — это следствие изменения численности жуков. Фактически в ловушки для паразитов попало много жуков *Philonthus*, но данные на рисунке 55 мало свидетельствуют о замедленном изменении по отношению к численности зимней пяденицы.

7.8 Анализ паразитизма

Пользуясь рисунком 52, легко ответить на вопрос, действуют ли паразиты как фактор, зависящий от плотности. Ни для *Cyzenis*, ни для *Cratichneumon* нет никаких признаков воздействия на жертву в зависимости от плотности ее популяции. Если бы эти паразиты были единственной причиной смертности зимней пяденицы, то картина, вероятно, была бы иной. Тогда они были бы ключевыми факторами, и можно было бы видеть, что они действуют замедленным, зависящим от плотности образом. Но так как ключевой фактор это зимнее исчезновение, то их относительно меньшее влияние распространяется на очень широкий диапазон плотностей популяции хозяина, и они скорее реагируют на изменения плотности популяций хозяина, чем вызывают их.

Неожиданным образом паразитизм со стороны других видов (k_3) оказался смертностью, обратно зависящей от плотности популяции, со слабым наклоном — 0,03. Паразиты, способствующие этой смертности, неспецифичны для зимней пяденицы, и многие из них, вероятно, имеют еще одно поколение на каком-то другом хозяине. Один из обычных паразитов, отнесенных к этой группе, — это тахин *Lupha dubia*, паразитирование которой на гусеницах зимней пяденицы явно находится в обратной зависимости от плотности хозяина. Этот паразит регулярно нападает на три других вида гусениц на дубах, помимо зимней пяденицы, но в зимней пяденице личинки паразита уничтожаются защитным гемоцитарным механизмом хозяина [27]. Плотность взрослых особей *Lupha*, попадающих в ловушки для паразитов, показана на рисунке 55, и из этого видно, что плотность взрослых особей *Lupha* гораздо более устойчива, чем плотность *Cyzenis* или *Cratichneumon*. Причина этой относительно большей устойчивости неизвестна. Однако *Lupha* откладывает гораздо меньше более крупных яиц, чем *Cyzenis*, и относительная устойчивость численности взрослых особей и обратно зави-

* Ист [48] и Ковальский [85] оба установили, что жуки гораздо важнее, чем землеройки.

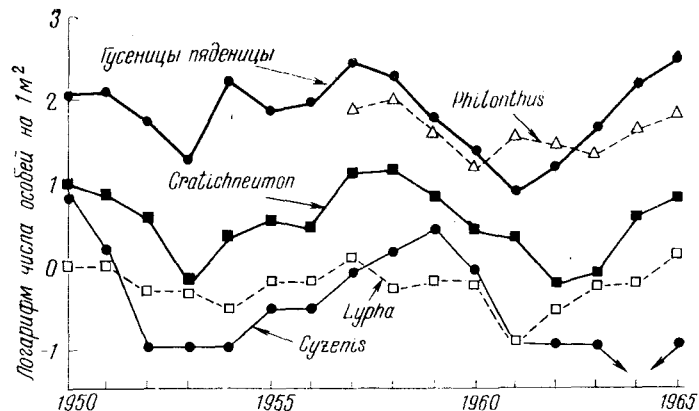


Рис. 55. Наблюдавшиеся плотности гусениц зимней пяденицы и ее взрослых специфических паразитов *Cyzenis* и *Cratichneumon*, неспецифического паразита *Lypha* и хищного жука *Philonthus*.

сящая от плотности природа паразитизма этого вида может быть связана с нижним пределом числа яиц, которые могут быть отложены; однако эти зависимости не вполне ясны.

Мы были очень удивлены слабым влиянием *Cyzenis* на зимнюю пяденицу (k_2). После начала исследования этот специфичный и синхронизированный паразит был успешно интродуцирован в Канаду для биологической борьбы с зимней пяденицей и оказался замечательно эффективным (см. гл. 9). Его низкая эффективность в Уайтхемском лесу объясняется очень большой смертностью его куколок в почве. Данные таблицы 13 показывают, что в 1956 г. гибель куколок *Cyzenis* соответствовала значению $k=1,31$, т. е. 98%-ной смертности *Cyzenis* между моментом, когда паразитированные гусеницы пяденицы зарываются в почву и выходом взрослых *Cyzenis* из почвы. Эта смертность гораздо выше смертности куколок зимней пяденицы от хищничества (k_5 в табл. 12), вероятно, потому, что пупарии *Cyzenis* остаются в почве примерно на 4—5 месяцев дольше куколок зимней пяденицы, и поэтому они дольше экспонированы хищникам [61]. Помимо этой смертности куколок, мы знаем, что сами пупарии *Cyzenis* подвергаются нападению наездника *Phygadeuon dumetorum*, но мы не смогли определить значение этого паразита для динамики популяции *Cyzenis*.

Для *Cratichneumon* мы имеем только данные о плотности взрослых особей в каждом году, что позволяет нам оценить минимальный процент смертности куколок зимней пяденицы, паразитированных ими. Тем не менее по этим числам мы можем определить поисковую площадь этого паразита по формуле 3 (раздел 4.4). Точно так же, исходя из плотности взрослых *Cyzenis* и паразитирования ими гусениц зимней пяденицы, мы можем определить поисковую площадь этих паразитов. Для обоих видов поисковая площадь a значительно колеблется из года в год, и таким образом не подтверждается теоретическое допущение Николсона, что a — величина постоянная. Теория поисков для описания действия паразита (гл. 4) предполагает, что поисковая площадь должна уменьшаться с увеличением плотности ищущих взрослых паразитов и регрессии логарифма поисковой площади в зависимости от логарифма плотности взрослых паразитов *Cyzenis* и *Cratichneumon*, видимо, имеют достоверные отрицательные линейные наклоны, подобные показанным для других паразитов на рисунке 35. Однако здесь снова возникают статистические трудности. Поисковая площадь вычисляется по формуле:

$$a = \frac{1}{P} \log_e \frac{N}{S}$$

и поскольку в вычислении a используется P , эти два измерения не независимы. Метод должной статистической проверки этой зависимости описан в упражнении 31, а здесь достаточно сказать, что кажущиеся взаимные помехи этих паразитов статистически не доказаны. Тем не менее остается верным, что включение константы взаимных помех обеспечивает лучшее описание поведения паразита, чем допущение, что поисковая площадь паразита постоянна при среднем значении наблюдаемых величин.

7.9 Модель популяции зимней пяденицы

В последнем столбце таблицы 14 суммированы вероятные свойства различных форм смертности зимней пяденицы, как если бы каждый из них действовал изолированно. Когда смертности с такими контрастирующими и противоположными свойствами действуют поочередно, то исход должен зависеть от их относительной силы, и мы изучим, какую именно роль они играют в динамике попу-

Таблица 14. Компоненты популяции, использованные в анализе ключевого фактора таблиц выживания зимней пяденицы. Обозначения: N_A — взрослые особи зимней пяденицы; N_E — яйца зимней пяденицы; N_{L_1} — взрослые гусеницы; N_{L_2} — гусеницы, выжившие после паразитирования *Cyzenis*; N_{L_3} — гусеницы, выжившие после нападения других паразитических насекомых; N_{P_1} — гусеницы, выжившие после заражения микроспоридиями; C — взрослые особи *Cratichneumon culex*

Фактор смертности	Формула	Зависимость от плотности	Качественное влияние на популяцию
Зимнее исчезновение	$k_1 = \log N_E - \log N_{L_1}$	Большая независимая переменная	Ключевой фактор, вызывающий изменение
Паразитирование тахиной <i>Cyzenis</i>	$k_2 = \log N_{L_1} - \log N_{L_2}$	Слабый замедленный, зависящий от плотности фактор	Циклы?
Паразитирование другими насекомыми	$k_3 = \log N_{L_2} - \log N_{L_3} \approx 0,1 - 0,031 \log N_{L_2}$	Слабый, обратно зависящий от плотности фактор	Неустойчивость
Заражение микроспоридией	$k_4 = \log N_{L_3} - \log N_{P_1}$	Влияние невелико	Ничтожное
Уничтожение хищниками	$k_5 = \log N_{P_1} - \log (C + N_A) \approx 0,35 \log N_{L_1}$	Фактор, зависящий от плотности	Устойчивость-регуляция
Паразитирование <i>Cratichneumon</i>	$k_6 = \log (C + N_{L_1}) - \log N_A$	Замедленный, зависящий от плотности фактор	Циклы

ляции зимней пяденицы, пользуясь математическими моделями популяции для отображения их действия. Насколько простой может быть модель без потери связи с реальностью? Из рисунка 51, В видно, что в модели должны быть отображены по меньшей мере k_1 , k_5 и k_6 . Главная трудность в том, что у нас нет математического описания k_1 . Так как этот ключевой фактор не поддается прогнозированию, то для того, чтобы модель отражала наблюдаемые изменения популяции за период исследования, нам придется пользоваться наблюдаемыми значениями k_1 в той последовательности, в какой они регистрировались.

Мы могли бы воспользоваться наблюдавшейся обратной зависимостью от плотности, показанной на рисунке 52, чтобы вычислить смертность, вызванную различными паразитами (k_3), но для упрощения мы суммируем эту смертность со смертностью, вызванной микроспоридиями (k_4), и пользуемся средним из наблюдавшихся значений как константой. Эти формы смертности так малы, что пренебрежение ими мало отразилось бы на модели.

Смертность, обусловленная k_5 , моделируется зависящим от плотности линейным соотношением, показанным на рисунке 52. Это упрощение фактической зависимости. Если бы мы больше знали о всех участвующих хищниках и имели их таблицы выживания, можно было бы вычислить k_5 по данным о плотности популяций хищников. Для жуков нам, возможно, удалось бы смоделировать механизм изменения их плотностей. Фактически же мы не можем отразить в модели замедленный компонент этой смертности, показанный на рисунке 54, а пользуемся только линейной зависимостью.

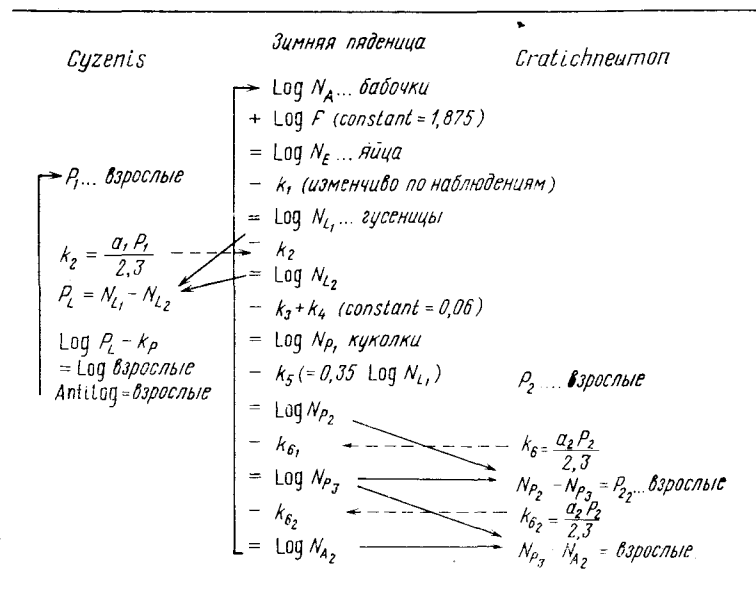
Вычисленные значения смертности, вызванной специфичными паразитами k_2 и k_6 , выведены из зависимостей между плотностью взрослых паразитов (P) и расчетной величиной их поисковой площади a , которые затем подставляются в формулу

$$k = \frac{aP}{2,3}.$$

Для *Cratichneumon* разность между численностью зимней пяденицы до и после этой смертности равна числу взрослых паразитов в следующем поколении. Но для *Cyzenis* нам нужно, кроме того, вычислить влияние зависящей от плотности смертности куколок, прежде чем мы

сможем вычислить число взрослых особей, которые выйдут для нападения на следующее поколение зимней пяденицы. Общая форма модели для зимней пяденицы и ее паразитов показана в таблице 15.

Таблица 15. Модель взаимодействия между зимней пяденицей и ее паразитами



Результаты такой модели графически представлены на рисунке 56 вместе с наблюдавшимися плотностями зимней пяденицы и ее паразитов. Сначала в эту модель были подставлены наблюдавшиеся плотности гусениц зимней пяденицы и взрослых особей *Cyzenis* и *Cratichneumon* в 1950 г., и различные формы смертности, воздействующие на это поколение, были высчитаны с помощью соответствующих субмоделей в их должной последовательности. В конце этого поколения мы высчитали число яиц, отложенных бабочками, а затем оно было уменьшено на значение k_1 , наблюдавшееся в 1951 г. Этот цикл расчетов повторялся для каждого поколения. Плотности взрослых паразитов, использованные после 1950 г., это плотности паразитов, выживших по расчету, исходя из числа гусениц зимней пяденицы, зараженных в предыду-

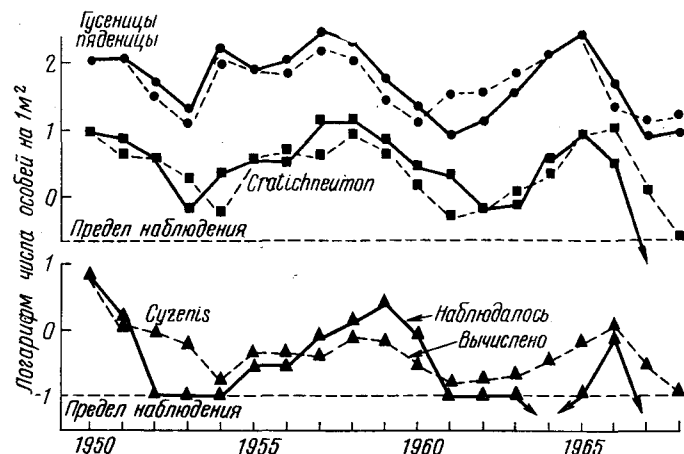


Рис. 56. Наблюдавшиеся изменения плотности зимней пяденицы и ее паразитов (сплошные линии) и плотности этих видов, вычисленные по математической модели (пунктиры). Метод вычислений показан в таблице 15.

щем поколении. Таким образом, любая ошибка в субмоделях будет накапливаться при расчете для последующих поколений.

Мы считаем, что модель на рисунке 56 очень хорошо соответствует наблюдениям, а так как субмодели основаны на зависимостях, имеющих не только математический, но и биологический смысл, то мы полагаем, что достигли неплохого понимания биологии, экологии и динамики популяций изучаемых насекомых.

Эта модель основана на средних данных учетов, проводившихся на пяти деревьях. Однако мы знаем, что и *Cyzenis* (см. рис. 38) и *Cratichneumon* реагируют изменением поведения на различные плотности гусениц зимней пяденицы на этих деревьях, а также на те ее плотности, которые имеются на других видах деревьев в непосредственной близости. Хотя мы можем довольно просто описать эти реакции паразитов, введение этих изменений в модель популяции связано с трудностями. Популяцию хозяина нужно подразделить каким-то подходящим образом, чтобы отразить местные концентрации на разных видах деревьев, а по изменению поведения паразитов нужно отдельно рассчитать их влияние в каждом из подразделений, прежде чем суммировать их для получения

результата в каждом поколении. Варли и Градуэлл [158] сообщали о модели этого типа, и мы после этого изучили много других вариантов. Это убедило нас в том, что поведенческие реакции паразитов на пространственные изменения в плотности хозяина могут объяснить большую часть остающихся расхождений между наблюдаемыми популяциями и популяциями, рассчитанными по очень простым моделям, использованным для построения графиков на рисунке 56.

7.10 Прогнозирование с помощью модели

Разработка моделей популяций — это не просто умственное упражнение. Модель, сформулированная для вредного вида, может послужить основой для выбора мероприятий для биологической или интегрированной борьбы. Меняя должным образом параметры в субмоделях, мы можем математически проверить последствия введения дополнительных факторов смертности для вредного вида или для его паразитов или хищников и избежать таких мер, которые не повлияют на вредителя или дадут результат, обратный ожидаемому. Это легко может случиться: взаимодействие различных факторов смертности друг с другом слишком сложно, чтобы результат можно было предугадать, не пользуясь математической моделью, как будет видно из примеров с использованием модели для зимней пяденицы.

На рисунке 57 можно видеть, как меняются средние плотности гусениц зимней пяденицы и взрослых особей *Cyzenis* и *Cratichneumon* при изменении разных параметров модели. Если бы мы ежегодно применяли инсектициды для уничтожения взрослых бабочек или яиц зимней пяденицы, то это увеличило бы средний эффект k_1 и сократило среднюю плотность гусениц зимней пяденицы (рис. 57, А). Липкие пояса для отлова самок и зимние опрыскивания инсектицидами для уничтожения яиц применяют для сокращения популяций гусениц зимней пяденицы на плодовых деревьях. Точно так же любое мероприятие, снижающее среднее значение k_1 , приведет к увеличению плотности популяций гусениц. Мы знаем, что k_1 на разных деревьях неодинаково. Вероятно, его высокое среднее значение объясняется большой неравномерностью сроков раскрытия почек, что препятствует синхронному отрождению гусениц зимней пяденицы в точно уста-

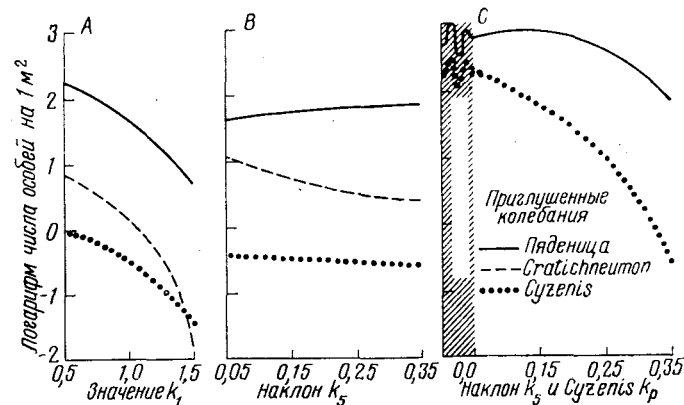


Рис. 57. Изменения в расчетных средних плотностях зимней пяденицы и ее паразитов при изменении параметров модели, использованной для вычисления кривых на рисунке 56.

новленное время. Если удаление части деревьев приведет к сближению сроков раскрытия почек у остальных, то среднее значение k_1 почти определенно уменьшится, и средняя популяция зимней пяденицы на этих деревьях увеличится. Совпадение сроков раскрытия почек привело бы также к выравниванию плотности гусениц на деревьях. Это, в свою очередь, уменьшило бы стабилизирующее влияние реакций паразитов на колебания плотности хозяев, и как следствие плотность популяций зимней пяденицы стала бы менее устойчивой, чем в настоящее время.

Если бы для уничтожения питающихся гусениц регулярно применялось опрыскивание химикатами, то результат был бы равнозначен увеличению k_1 и тоже снижал бы среднюю плотность гусениц; одновременное уничтожение *Cyzenis* и других паразитов гусениц не имело бы значения, потому что их эффективность в настоящее время крайне невелика. Однако, если смывание этих инсектицидов дождями в почву привело бы к гибели *Cratichneumon* или хищных жуков, это дало бы совершенно иной результат. Исключение только *Cratichneumon* из модели удвоило бы нынешнюю среднюю плотность гусениц зимней пяденицы, но влияние исключения хищников намного сложнее. На рисунке 57, В видно, что снижение эффективности хищников, уменьшая наклон k_5 , слегка сократило бы среднюю плотность зимней пяденицы; это не тот резуль-

тат, которого можно было ожидать от устранения потенциального регулирующего фактора. Это происходит потому, что влияние хищников более чем компенсируется увеличенной плотностью и эффективностью *Cratichneumon* и в меньшей степени *Cyzenis*.

Если, однако, хищники действительно виновны в значительной смертности куколок *Cyzenis*, то устранение хищников в сочетании с устранением *Cratichneumon* может привести к большому увеличению средней плотности зимней пяденицы. Из рисунка 57, С видно, что по мере того, как влияние хищников на зимнюю пяденицу и *Cyzenis* снижается в отсутствии *Cratichneumon*, средние плотности зимней пяденицы и *Cyzenis* возрастают, пока, при очень малых наклонах для k_5 и k_P , не возникнет зона, где у популяций хозяина и паразита наблюдаются растущие колебания, как в теории Николсона.

Прежде чем пользоваться этой моделью для планирования борьбы с вредителями, желательно убедиться, что прогнозы, обеспечиваемые моделью, верны. Но мы изучали эти популяции в заповеднике, где исключается экспериментирование с широким применением инсектицидов. Однако в главе 9 мы покажем, как можно изменить модель для зимней пяденицы, чтобы она подходила к условиям Канады. Тот факт, что это удастся, может служить подтверждением пригодности модели.

Эта модель для зимней пяденицы была основана на данных примерно за 13 лет. Может показаться, что это слишком большая затрата времени на изучение вредителя в надежде, что модель со временем может дать нужную основу для принятия решений по борьбе с вредителями, потому что обычно необходимы какие-то срочные мероприятия. Мы считаем, что одновременно должен быть начат надлежащий учет с целью составления таблиц выживания вредителя и его основных паразитов или хищников, чтобы можно было проследить результаты программы борьбы. Мы не знаем сокращенных путей к пониманию. Многие исследования важнейших вредителей фактически продолжались десятилетиями. Если бы эти долгосрочные исследования иначе планировались, то они могли бы дать таблицы выживания при небольших дополнительных затратах или вообще без них и привели бы к гораздо лучшему пониманию причин всплеск размножения вредителей, успехов или неудач в регулировании численности вредителей.

В некоторых программах борьбы технически трудно получить данные для таблиц выживания, но в других случаях, как только понята ценность таблиц выживания, легко найти пути получения недостающих учетных данных. В 1949 г., когда началось изучение зимней пяденицы, было выдвинуто много теоретических концепций и позже их проверяли, сравнивая с полученными данными. В настоящее время, когда методы анализа данных учетов становятся более обоснованными, мы можем надеяться, что будет планироваться больше полевых исследований с целью составления и анализа таблиц выживания. Только если это будет сделано, экология может развиться из науки преимущественно описательной в такую, которая может занять свое место рядом с другими точными, математическими науками.

ИЗМЕНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ

8.1 Краткое содержание

Численность некоторых лесных насекомых резко меняется от поколения к поколению. После десятикратного увеличения на протяжении трех или даже пяти поколений может произойти такое же сокращение численности. Некоторые виды имеют предсказуемые максимумы популяций каждые 9 или 10 лет, и эти циклы, по-видимому, обусловлены специфичными паразитами или какими-то замедленными компенсационными изменениями в физиологии деревьев. Другие виды насекомых дают вспышки размножения только в старых или молодых древостоях, которые в результате погибают.

Короеды могут преодолеть устойчивость деревьев только при скоплении. Они могут размножаться до огромной численности на ослабленном ими или гибнущем дереве. Это вызывает взрывоподобные вспышки размножения короедов, вредоносность которых возрастает в результате переноса возбудителей болезней, вроде «голландской болезни» пробкового вяза.

Как естественные леса, так и лесонасаждения подвергаются опустошению в результате вспышек размножения специфичных вредных насекомых. Поражение преобладающих пород деревьев способствует сохранению разнообразия естественных лесов.

8.2 Введение

Лесным энтомологам принадлежит ведущая роль в попытках понять и прогнозировать вспышки размножения вредителей. Естественные леса и лесонасаждения, которые они изучают, часто занимают обширные площади и существуют без существенных изменений гораздо дольше, чем сельскохозяйственные культуры, а в отношении лесных насекомых они накопили больше подробных сведений о долговременных изменениях популяций, чем их имеется для каких-либо других популяций животных. Вспышкам размножения вредителей часто предоставляют идти своим ходом, потому что применение инсектици-

дов может оказаться либо нецелесообразным, либо нерентабельным при нынешних ценах на древесину. Регулярность некоторых вспышек представляет большой теоретический интерес, но интерпретация этих долговременных наблюдений все еще в значительной степени остается предметом размышлений. Их правильное понимание могло бы помочь организовать непрерывное регулирование популяций вредителей, что дало бы значительные экономические результаты. Здесь мы опишем только некоторые из лучше документированных примеров, чтобы показать разнообразие причин, вызывающих изменения популяций.

Первая подробная информация о насекомых поступила от Германской лесной службы. Обширные посадки сосен начались еще в начале XIX в., и очень скоро вреди-

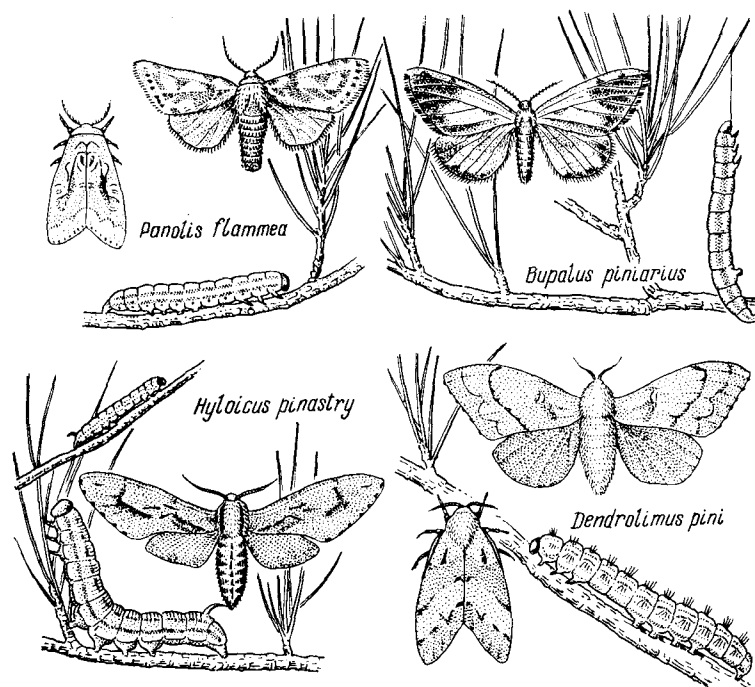


Рис. 58. Четыре совки, гусеницы которых уничтожают хвою сосен в Европе.

Большие волосатые гусеницы *Dendrolimus* нетрудно заметить, но гусеницы остальных трех видов имеют зеленый цвет и мало заметны в сосновой хвое.

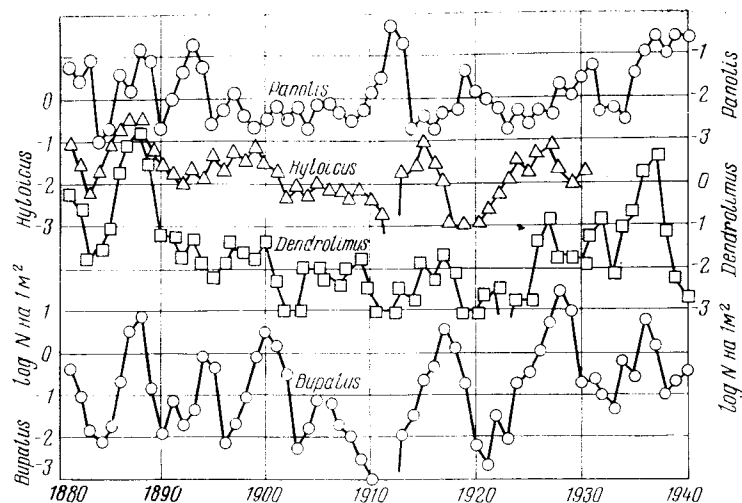


Рис. 59. Результаты 60 последовательных учетов куколок совок или, для *Dendrolimus*, зимующих гусениц на 1 м² соснового леса в Летцлингене [125, 126].

тели приобрели достаточное значение, чтобы начать ведение учетов. Швердтфегер [125, 126] опубликовал сведения за прошлые годы об изменениях популяций четырех видов бабочек, гусеницы которых питаются сосновой хвоей. Эти бабочки и их гусеницы показаны на рисунке 58. Это сосновая совка (*Panolis flammea*), сосновый бражник (*Hyloicus pinastri*), сосновая пяденица (*Bupalus piniarius*) и сосновый коконопряд (*Dendrolimus pini*). Все четыре вида дают одно поколение в год.

Швердтфегер составил графики изменения численности гусениц этих видов на 1 м² лесной подстилки за ряд последовательных лет. Численность каждого из видов иногда возрастала до такой степени, что деревья лишались хвои, и недостаток корма в какой-то мере ограничивал размножение вредителей; однако некоторые небольшие вспышки заканчивались до дефолиации деревьев. Наблюдаемые изменения популяций были столь большими, что мы предпочли представить их в логарифмическом масштабе. Чтобы линии не пересекались, на рисунке 59 для каждого вида взята отдельная шкала. Все четыре вида были исключительно многочисленными в 1888 г., но сосновая совка дала вспышку в 1912 г., ког-

да остальные три вида были очень малочисленными. В 1936 и 1937 гг. была еще одна вспышка, во время которой три вида были очень многочисленными, но данных о сосновом бражнике (*Hyloicus*) не имелось.

Швердтфегер не имел детальных таблиц выживания ни для одного из видов, но велась регистрация метеорологических данных и имелись некоторые сведения о паразитах. Он рассмотрел ряд возможных объяснений изменений численности. Прежде всего он отказался от мысли, что одни лишь специфичные паразиты могли прекратить вспышки размножения, потому что многие из наиболее обычных паразитов не были специфичными и, кроме того, имели дополнительных хозяев на других кормовых растениях. Варли [149] написал обзор этих исследований и сравнил данные Швердтфегера с теми, которых можно было ожидать, если бы теория Николсона правильно описывала поведение паразитов. Наблюдаемая форма кривых поколений на рисунке 59 отличается от формы теоретических кривых, где ключевым фактором был паразитизм (рис. 31, 33, 36 и 37). Кривая для *Bupalus* (рис. 59) больше напоминает правильные теоретические циклы, чем кривые для остальных трех видов, однако максимумы неодинаковы. Кроме того, максимумы и минимумы, видимо, не лежат симметрично относительно устойчивой средней линии, как на теоретических кривых. Во-вторых, Швердтфегер считал, что изменения популяций были слишком велики, чтобы объяснить их изменениями погоды; однако, когда изменения популяций у нескольких видов были синхронными, как в 1888 г. или в 1936 г., погода, возможно, оказывала какое-то косвенное влияние на благоприятность какого-либо другого фактора. В-третьих, он установил, что перенаселением не всегда можно объяснить снижение численности после вспышки: многие вспышки затухали, когда популяция была еще слишком мала, чтобы вызвать дефолиацию. Швердтфегер считал, что объяснение должно заключаться в существенных элементах всей окружающей среды, которую он назвал *Gradozön**, но он ничего не предложил для объяснения взаимодействия ее частей. В последующее время возможность делать это была найдена в результате анализа таб-

* Видимо, термин «жизненная система» (life system), которым пользовались Кларк и др. [28], имеет примерно тот же смысл, что и *Gradozön* Швердтфегера.

лицы выживания и изучения свойств моделей популяций, которые мы на их основе можем составлять.

Изменения популяций в сосновых лесах Германии, по-видимому, не были случайны. Плотность популяций возрастает три, четыре или даже пять лет подряд, а диапазон изменений популяции колеблется от двух до пяти порядков.

8.3 Циклы популяций

А. Сосновая пяденица (*Bupalus piniarius*). Данные о численности *Bupalus* показывают довольно регулярные максимумы примерно через каждые восемь лет. Этот вид стал предметом очень детальных исследований Кломпа в Голландии, и имеются оценки его численности в посадках Комиссии по лесоводству Англии (частное сообщение), которые сопоставлены на рисунке 60. Хотя Каннок находится в Стаффордшире, Рингвуд — на 200 км южнее в Гемпшире, а Велювский лес — под Арнхемом, более чем в 500 км к востоку, диапазон изменения популяций во всех трех пунктах сходен, тогда как уровни, вокруг которых происходят эти изменения, очень различны.

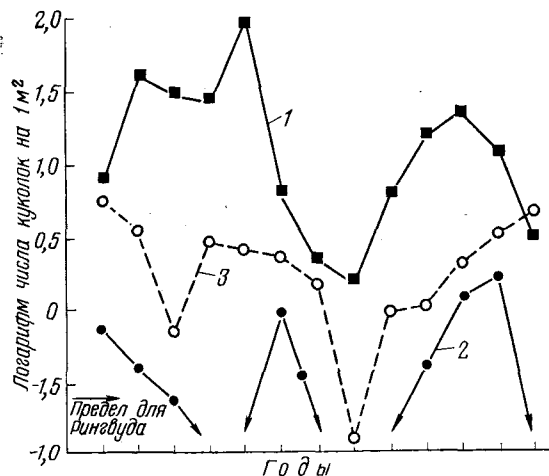


Рис. 60. Кривые поколений для сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius*). Куколки сосновой пяденицы подсчитывали в пробах лесной подстилки. Английские данные из Кеннока (1) и Рингвуда (2) — это максимальная численность, обнаруженная на какой-либо учетной площади. Данные из Велювского леса в Голландии (3) — средние значения.

Кломп [83] опубликовал таблицы выживания для *Bupalus* за 1950—1965 гг. Ключевым фактором, вызывающим изменения популяции, была сначала тахина *Eucarcella rutilla*, но с 1964 г., видимо, наездник *Poecilostictus cothurnatus*. Кломп не изучал таблицы выживания этих паразитов и еще не проверил полноту своего объяснения на модели популяции. Изменения, показанные на рисунке 60, не согласуются с предположением, что паразиты — важная причина изменений.

Б. Кольчатый коконопряд (*Malacosoma disstria*) в Северной Америке. Кольчатый лесной коконопряд уничтожает листья осины (*Populus tremuloides*) и других древесных пород в США каждые несколько лет. В каждом районе, как, например, в штате Миннесота [47], вспышка начинается в ограниченном очаге, распространяется как опустошительный пожар по довольно большой части штата и сокращается до незначительных размеров (рис. 61). Время возникновения вспышки в разных местах отличается на год или около этого, но максимальные популяции занимали наибольшую площадь в годы с 1951 по 1953. Многолетние, но менее точные сведения были суммированы Ходсоном [70] для 23 различных районов Американского континента. В верхней половине рисунка 62 приведены гистограммы для двух районов на востоке, в центре для Миннесоты и внизу для запада Канады с 1885 по 1940 г. В разных районах максимумы не совпадали во времени, но средний интервал между максимумами составлял от 8 до 12 лет, в зависимости от того, учитывать или не учитывать меньшие максимумы. Хотя в этих сообщениях нет фактических количественных оценок, популяции достигали очевидного предела при полной дефолиации деревьев. Мы считаем твердо установленным, что популяции кольчатого коконопряда изменяются скорее циклически, чем бессистемно. Уиттер и др. [167] опубликовали таблицы выживания для двух последовательных поколений во время вспышки. Они установили, что возможно 100-кратное увеличение, так что значение k для смертности поколения было бы $K=2,0$, если бы популяция была устойчивой. Они установили, что $K=2,245$, и популяция сократилась примерно наполовину. Наибольшие значения k были 0,58 (=74%-ная смертность) для паразитизма *Sarcophaga aldrichi* на куколках и $k=0,64$ (=77%-ная смертность) для гибели поздних гусениц от голода в сочетании с миграцией

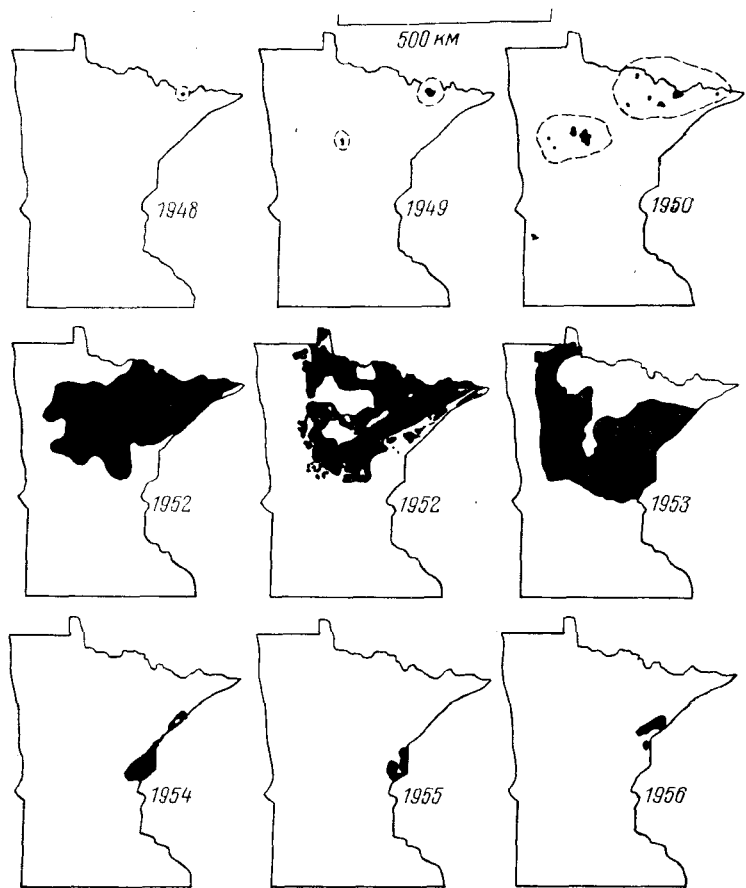


Рис. 61. Распространение и последующее затухание вспышки размножения кольчатого коконопряда (*Malacosoma disstria*) в штате Миннесота (США) [47].

бабочек. *Sarcophaga aldrichi* известна как обычный и довольно специфичный паразит кольчатого коконопряда, и Ходсон [70] сообщал, что в 1938 г. в некоторых местах им было паразитировано более 99% куколок коконопряда. Взрослые мухи хорошо летают, и Ходсон часто наблюдал их за несколько миль от ближайшего места, зараженного хозяином. Вероятно, миграцией паразитов объясняется синхронное прекращение вспышек на

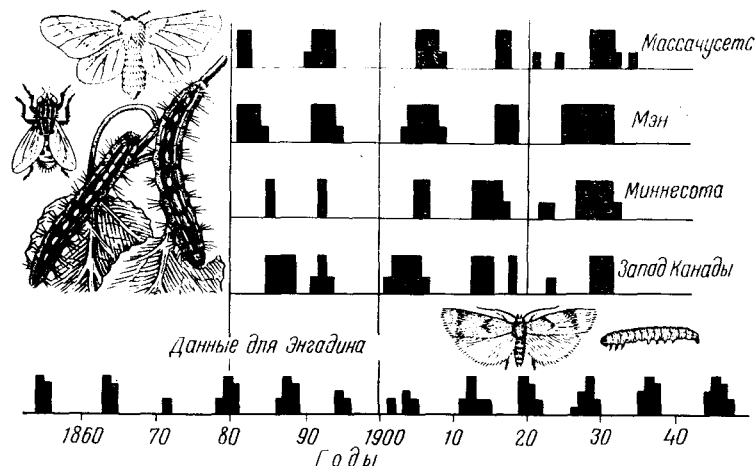


Рис. 62.

Вверху: годы вспышек размножения кольчатого коконопряда (*Malacosoma disstria*) в четырех районах Северной Америки. Слева: бабочка, две гусеницы и муха *Sarcophaga*, обычный паразит гусениц [70]. Внизу: замечательно регулярные вспышки размножения листовенничной листовертки (*Zeiraphera diniana*) в Энгадине (Швейцария) [9]. Показаны бабочка и ее гусеница.

больших площадях. Мы знаем, что взаимодействие между специфичным паразитом и его хозяином может приводить к популяционным циклам с правильной периодичностью — от 8 до 10 лет, и было бы удобно предположить, что эти циклы определяются паразитом. Решающей проверкой будет сравнение таблиц выживания для возрастающей и сокращающейся популяций или, если таблицы выживания имеются для всего цикла, выяснение, действительно ли смертность, вызываемая личинками *Sarcophaga*, является ключевым фактором.

В. Лиственничная листовертка (*Zeiraphera diniana*). Этот голарктический вид дает особенно заметные вспышки размножения в долине Энгадин в Швейцарии. На склонах Альп, в довольно узком пределе высот над уровнем моря, листовенницы оголяются через каждые несколько лет. Бальтенсвейлер [9] разыскал записи о вспышках размножения вредителя с 1854 г., происходивших с поразительной регулярностью. Бальтенсвейлер [10] и Ауэр [3] опубликовали подробные кривые поколений для последних двух циклов популяции листовертки. Во время возрастающей и нисходящей фаз каждого цикла

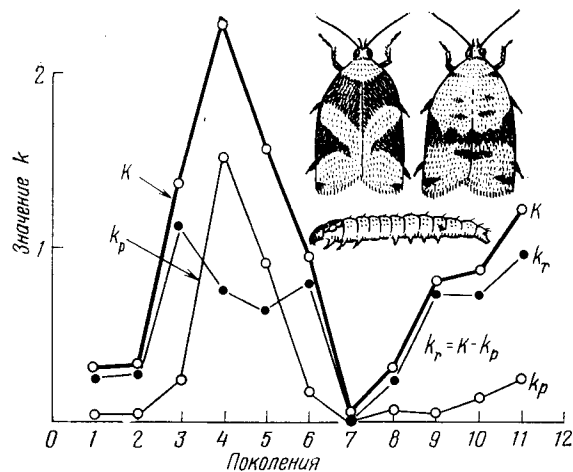


Рис. 63. Анализ ключевых факторов для листовертки *Acleris variana* в Нью-Брунсуике (Канада).

Изменения остаточной смертности k_r лучше объясняют изменения в смертности за поколение (K), чем измеренные изменения в паразитизме k_p [105]. Вверху справа: гусеница и две из многих форм бабочки, отличающейся полиморфизмом.

степень изменений за год была 10-кратной. Если циклы этой бабочки обусловлены только одним фактором, то мы знаем, что его значение k должно изменяться вдвое от одной фазы цикла к другой. Ауэр получил некоторые данные для таблиц выживания, в том числе о заражении гусениц паразитами, но значения k , полученные по этим данным, никогда не превышали 0,6. В поисках объяснения Ауэр применил методы множественной регрессии, но использовал в регрессионном анализе только часть данных таблиц выживания. Когда Варли и Градуэлл [157] включили в анализ недостающие цифры (которые легко получить путем вычитания), оказалось, что ключевой фактор находился именно в этой неизученной части таблиц выживания. Бальтенсвейлер [10] установил, что плодовитость колебалась в зависимости от изменений качества корма, когда деревья лишались хвои. Мы сможем понять природу сил, создающих циклы, только после более детального изучения смертности всех стадий, включая смертность яиц, молодых гусениц, куколок и бабочек.

Г. Листовертка (*Acleris variana*). В лесах Нью-Брунсуика Моррис [104] изучал эту листовертку, гусени-

цы которой питаются на пихтах и елях. Его анализ популяций листовертки был одним из первых, показавших, что причиной циклических изменений были паразиты. Конечно, пока еще нет единого мнения о том, сколько циклов нужно проследить и насколько они должны быть регулярными, чтобы безошибочно применять термин «циклическость». Моррис опубликовал данные учета для 12 поколений гусениц за 1946—1958 гг. и определил также процент паразитированных гусениц (табл. 16).

Таблица 16. Данные учета листовертки *Acleris variana* (Lep.) на пихтах и елях в Нью-Брунсуике [104]

Поколение	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Число на 0,09 м ² хвоя	22	112	533	225	12	3,1	3,3	31	150	237	300	183
Паразитировано гусениц, %	7	9	43	97	88	31	?	14	10	28	44	—

Моррис анализировал зависимость между логарифмом популяции гусениц ($\log N_{n+1}$) и логарифмом выживания после заражения паразитами в предыдущем поколении ($\log S_n$), которую мы предпочитаем выразить значением k (k_p). Он нашел между ними тесную корреляцию ($r=0,93$). По его утверждению процент паразитированных гусениц можно использовать для прогнозирования следующего поколения, и он считал паразитизм ключевым фактором. Он доказал, что это был замедленный, зависящий от плотности фактор, потому что, когда он построил график зависимости между $\log N_n$ и $\log S_n$, то линия, соединяющая последовательные точки, оказалась довольно сходной с линией на рисунке 32.

Этот анализ не совсем удовлетворителен, потому что Моррис в своей корреляции учитывал только смертность от паразитизма. Нам необходимо определить остаточную смертность, k_r , которая не измерялась непосредственно, вычитая значение k для паразитизма от общей смертности K для поколения. Смертность за поколение от гусеницы до гусеницы (K'), смертность, обусловленная паразитизмом (k_p), и остаточная смертность (k_r) показаны графически на рисунке 63. Хотя кривая для k_p имеет максимум в год, когда смертность была наибольшей, значение остаточной смертности k_r было большим во все годы, кро-

ме двух; остаточная смертность даст лучшее биологическое объяснение изменений смертности за поколение (K), чем измерявшийся паразитизм! Ее природа остается невыясненной.

Д. Еловая листовертка-почкоед (*Choristoneura fumiferana*). Гусеницы этой листовертки выедают верхушечные и боковые почки различных хвойных деревьев. Вспышки ее размножения в приморских провинциях восточной Канады менее часты, чем у листовенничной листовертки, но они еще более опустошительны, так как деревья погибают. Блейс [18] нашел записи о сильных повреждениях веймутовой сосны и других хвойных в Квебеке в 1704, 1748, 1808, 1834, 1910 и 1947 гг. Об этой последней вспышке имеется много информации, значительная часть которой обобщена Моррисом [105]. Когда вспышка 1947 г. уже погубила ели и бальзамические пихты в некоторых районах Нью-Брунсвика, то из прошлого опыта стало ясно, что если не будут предприняты какие-нибудь меры, то обширные полосы лесов будут уничтожены.

В Нью-Брунсвике первоначальный лес был смесью ели и бальзамической пихты с рассеянными березами. Вдоль рек были гораздо более крупные веймутовы сосны, ценная древесина которых использовалась прежде всего потому, что стволы можно было сплавлять по рекам. Затем, уже в этом столетии, во все больших масштабах вырубались ели для производства бумаги. Бальзамические пихты, смола которых мешала при прежнем процессе производства бумажной пульпы, оставались нетронутыми, и таким образом лесовозобновление происходило «естественным» путем, главным образом в виде смеси бальзамической пихты и березы. В начале 40-х годов березы на больших территориях пострадали от суховершинности. Нет уверенности в том, что имела ли какая-либо причинная зависимость между этим обеднением видового состава и последующей вспышкой размножения вредителей 1947 г., но Вут [162, 163] доказал, что вспышки размножения вредителей обычно менее губительны в смешанных разновозрастных лесах, чем в одновозрастных чистых насаждениях.

Канадская лесная служба изучала проблему вредителей наземными методами и с воздуха. С самолета пострадавшие территории легко различались по бурой окраске от здоровых зеленых деревьев, но здоровые деревья необходимо было изучать с земли и вести учет яйцекладок

листовертки-почкоеда, чтобы определить необходимость инсектицидной обработки. Большая группа ученых провела учеты, и несколько сот легких самолетов со специальными посадочными площадками обрабатывали угрожаемые участки ДДТ. В 1957 г., когда программа опрыскиваний достигла апогея, было обработано около 2,08 млн. га, что составляло только 40% всей пострадавшей площади. ДДТ уничтожал достаточно гусениц листовертки, чтобы спасти деревья, но, видимо, мало способствовал прекращению вспышки. Только когда стало заметно сокращение популяций листовертки-почкоеда на необработанных ДДТ территориях по каким-то естественным причинам, опрыскивание было прекращено.

Моррис [105] описал динамику популяции еловой листовертки-почкоеда. Для многих районов он имел таблицы выживания, но, как и в исследовании ее родственни-

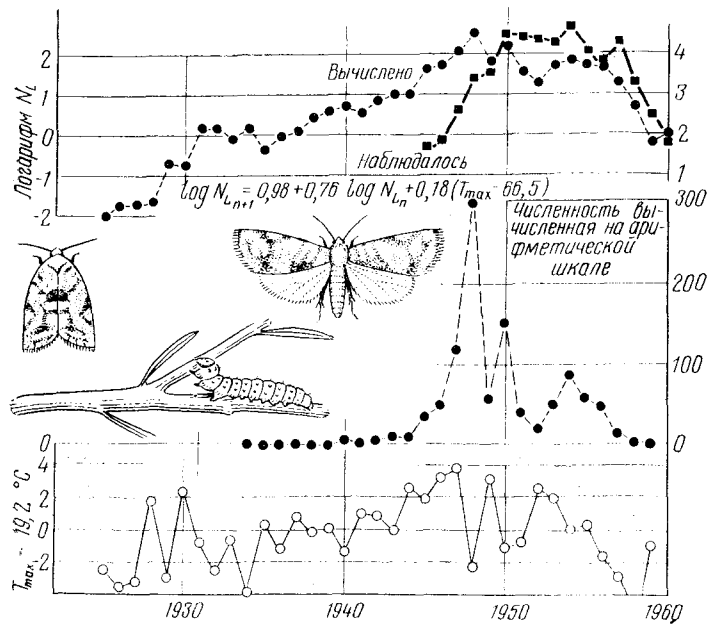


Рис. 64.

Вверху: наблюдавшиеся изменения в численности еловой листовертки-почкоеда (*Choristoneura fumiferana*) (шкала справа) и изменения, вычисленные по формуле 1 (шкала слева). Посредине: расчетная численность в арифметическом масштабе. Внизу: изменения средней температуры, использованные в вычислениях [105]. Показаны гусеница и взрослые листовертки.

цы в Энгадине, паразиты листовертки изучались недостаточно детально, чтобы составить для них таблицы выживания. Поэтому интерпретация на той же основе, какой мы пользовались для зимней пяденицы, была невозможна, и вместо этого применялись регрессионные методы, исходя из предположения, что важные изменения популяции из года в год «хотя и подвергались воздействию многих факторов, могли в основном определяться немногими «ключевыми» факторами». Субмодели строились шаг за шагом для выживания в каждом возрастном интервале, и на каждом этапе проверялось расхождение между результатами модели и данными наблюдений.

Моррис фактически не пользовался этими субмоделями в своем конечном «прогностическом уравнении», основанном на анализе ключевых факторов целого жизненного цикла. Он нашел, что данным лучше всего соответствовало простое уравнение:

$$\log N_{n+1} = 0,98 + 0,76 \log N_n + 0,18 (T_{\max} - 66,5). \quad (1)$$

В этом уравнении 0,98 соответствует росту популяции N в процессе размножения, которое было почти десятикратным. Если это прибавить к $\log N_n$, то сумма представляет численность потомства. Следующий член фактически включает зависящий от плотности фактор $k=2,24 \log N_n$, вычитаемый из $\log N$. Это аналогично нашему $k_5=0,35 \log N_n$ для хищничества на куколках зимней пяденицы (см. гл. 7). Последний член включает среднюю максимальную температуру в градусах Фаренгейта T_{\max} и показывает, что логарифмическое увеличение возрастает с повышением средней температуры, причем популяция удваивается или сокращается наполовину в зависимости от повышения или снижения T_{\max} на $1,7^\circ\text{F}$.

Моррис установил, что это уравнение объясняет 68% колебаний в популяции, что, по его мнению, было неожиданно высокой долей, учитывая другие источники колебаний в данных. Однако если сравнить результаты этой формулы с данными учетов на рисунке 64, то расхождения кажутся значительными. Предсказанный максимум популяции пришелся на 1948 г., со вторым, вдвое меньшим максимумом в 1950 г. Наблюдения подтвердили максимум 1950 г., но самый большой был в 1954 г. Зарегистрированное увеличение популяции было на 4 года позже, чем предсказывалось по уравнению 1, а ее сокращение примерно на год позже. Эти расхождения больше

отмеченных между моделью для зимней пяденицы и фактическими значениями (рис. 56). В обе модели включалась одна ежегодно наблюдаемая величина — T_{\max} в уравнении 1 и k_1 в модели для зимней пяденицы, так что в этом отношении обе модели сравнимы. Мы рассмотрим эти методы ниже, при обсуждении.

8.4 Интродуцированные вредители леса

При плановой интродукции декоративных или лесных и плодовых деревьев было случайно завезено много вредителей в районы, где они нашли подходящие климатические условия и где местные деревья обеспечивали корм. Мы упомянем лишь немногие случаи. Один из них — зимняя пяденица в Новой Скотии — описан в последней главе.

Непарный коконопряд, *Lymantria dispar* (Lep.), был случайно завезен в США примерно в 1868 г. и быстро размножился до угрожающих размеров, вызвав дефолиацию затеняющих деревьев во многих городах восточных штатов США. Кемпбелл [25] дал объяснение изменений популяции, но его учет паразитов (многие из которых были интродуцированы в надежде, что они обеспечат биологическую борьбу с вредителем) недостаточно детален, чтобы реалистично моделировать их деятельность.

Рыжий сосновый пилильщик, *Neodiprion sertifer* (Hutm.), — серьезный вредитель в Европе, особенно в молодых насаждениях. После его случайного ввоза в Северную Америку он стал таким же опасным вредителем местных сосен на северо-востоке и все еще расширяет свой ареал. Вирус ядерного полиэдроза, впервые обнаруженный в Швеции, искусственно распространялся для уничтожения этого вредителя. Полиэдроз может вызывать высокую смертность среди личинок пилильщика, когда плотные популяции этого вида повреждают молодые деревья.

Matsucoccus feytaudi — это крошечная щитовка, обнаруженная как новый вид, повреждающий кору приморской сосны (*Pinus pinaster*), преобладающей лесной породы на юге Франции. Происхождение щитовки неизвестно, но она могла быть ввезена со многими инородными хвойными деревьями, растущими в поместьях и садах. Последствия ее нашествия на приморскую сосну опустошительны. Большие площади, где когда-то преобладала

созна, теперь превратилась в дубравы, хотя раньше дуб был подчиненной породой. Этот результат вызван не только щитовкой — она ослабляет деревья, которые затем становятся добычей короедов, завершающих уничтожение [124].

8.5 Скапливающиеся вредители

Короеды общезвестны вследствие серьезности и локализации причиняемых ими повреждений. Многие виды повреждают деревья двумя совершенно различными способами: сначала неполовозрелые жуки питаются на веточках и листьях. Дерево не обладает особой устойчивостью к таким повреждениям и ослабляется физиологически, если повреждения обширны. Затем самки проделывают маточные ходы в камбиальном слое ствола и крупных ветвей и откладывают там яйца. Здоровые деревья заливают эти ходы соком или смолой, и нападение остается безуспешным, но если дерево ослаблено физиологическими повреждениями первого рода или неблагоприятными погодными условиями, то оно неспособно сопротивляться массовому нападению размножающихся жуков. Деревья, сваленные ветром, или неокоренные бревна, сложенные у лесопилки перед распилом, легко заселяются короедами, и появившаяся новая популяция жуков может в следующем поколении питаться на стоящих поблизости здоровых деревьях и ослаблять их, пока они также не будут пригодны для прокладки маточных ходов. Бивер [13] изучал динамику заболонника *Scolytus scolytus* в заготовленной древесине и для описания его выживания использовал графики, построенные новым способом, что отчасти позволяло преодолеть трудности описания того, что происходит в перекрывающихся поколениях личинок жуков.

У лубоеда веймутовой сосны (*Dendroctonus brevicomis*) хорошо развита способность к скоплению. Самки выделяют феромон фронталин, запах которого привлекает для других самок и самцов, так что они могут слетаться для массированного нападения на одно дерево; затем ослабленное дерево становится очагом взрывоподобной местной вспышки, которая может распространиться на другие деревья и погубить их [97].

Для таких насекомых средняя плотность популяции не имеет смысла. Важна их концентрация на каждом де-

реве, и исход зависит от физиологических реакций дерева на другие факторы окружающей среды.

8.6 Перенос насекомыми возбудителей болезней деревьев

Насекомые могут взаимодействовать с деревьями, перенося паразитические грибы или вирусные болезни. Болезнь пробкового вяза, вызываемая в настоящее время вирулентным штаммом гриба *Ceratocystis ulmi*, внезапно распространилась в некоторых районах южной Англии, где в 1972 г. погибло много вязов в живых изгородях и в лесах. Она переносилась с одного дерева на другое жуками из рода *Scolytus*, которые очень интенсивно размножались в недавно умерших или умирающих деревьях, с которых новые поколения жуков могут легко переносить инфекцию на соседние здоровые деревья. Этим объясняется катастрофическое распространение болезни.

Рогохвосты также переносят споры специфичных патогенных грибов, которые они хранят в особом органе, связанном с яйцекладом. Их личинки питаются мицелием. Ольховый рогохвост (*Xiphiidria camelus*) переносит на ольху гриб *Daldinia*. Томпсон и Скиннер [137] сняли превосходный кинофильм о жизненном цикле *Xiphiidria* и трех типах перепончатокрылых паразитов и сверхпаразитов. Рогохвост *Urocetus* переносит *Stereum sanguinolentum* на ели и стал серьезным вредителем в Австралии. В настоящее время изучаются динамика его популяций и возможности биологической борьбы.

8.7 Обсуждение

Выводы из этой главы во многом предварительны вследствие неполноты данных учета, но, безусловно, мы изучаем не отдельное явление, для которого в конце концов найдется простое объяснение. Местные вспышки размножения жуков-короедов обычно распространяются из одного очага, которым могут быть какие-нибудь поваленные ветром деревья или штабель бревен у лесопилки. В случае лубоеда веймутовой сосны это правило, хотя и сохраняется, но отступает на второй план перед способностью насекомых скапливаться благодаря феромону. Во всех этих случаях заражение распространяется очень быстро, потому что на ранней стадии местное скопление на-

секомы превращает избыток защищенной пищи в используемый ресурс. Фактически эти изменения в наличии пригодной пищи действуют как фактор с обратной зависимостью от плотности, являющийся также и ключевым фактором. Запас пищи быстро истощается, и следующее поколение переходит в другие места.

Для видов с циклическими изменениями численности популяций, подобных сосновой пяденице, листовенничной листовертке, кольчатому коконопряду и листовертке *Acleris variana*, фактор, обуславливающий циклы, должен быть замедленным, зависящим от плотности фактором. Так могут действовать паразиты, но когда вы будете отвечать на вопрос 26а, вы увидите, что то, что могло бы быть циклическим изменением в популяции зимней пяденицы, было бы вызвано каким-то компонентом k_1 — исчезновения зимней пяденицы; факты свидетельствовали против того, что паразитизм играл сколько-нибудь существенную роль. Есть некоторые доказательства, что циклы у кольчатого коконопряда вызваны паразитом *Sarcophaga*, но их еще недостаточно для утверждения. Доказано, что паразитизм играет роль в цикличности вспышек размножения листовенничной листовертки в Энгадине и листовертки *Acleris variana* в Нью-Брунсвике, но чем они действительно обусловлены, пока неизвестно. Во всех случаях наблюдаемый паразитизм коррелировал с изменениями в смертности поколений, но измеренный процент паразитирования недостаточен, чтобы быть главной причиной изменений. По-видимому, существует какой-то неучитываемый паразитизм, или хищничество на куколках, или же циклы могут быть обусловлены изменениями в физиологии деревьев. Уайт [166] считает, что важное влияние на физиологию деревьев могут оказывать «стрессы», возникающие либо в результате повреждения насекомыми, либо вследствие неблагоприятных погодных условий, таких, как летняя засуха или зимний паводок. Чтобы объяснить регулярные циклы изменений в популяциях насекомых, физиологические изменения у деревьев должны бы продолжаться более года после того, как они вызваны стрессом. Мы поймем эти взаимодействия только после того, как стресс будет изучен экспериментально, и такие изменения в физиологии растений, как содержание питательных веществ в соке деревьев, будут измерены и будет найдена их корреляция с изменениями в развитии или выживании насекомых,

Если мы вспомним примеры из полевых исследований, описанные в последних главах, то ни в одном из них нет полностью удовлетворительного объяснения изменений или уровня численности популяции, но мы начали его поиски. Мы понимаем некоторые сложные взаимовлияния между полевыми популяциями насекомых, их паразитами, хищниками и погодой. Успехи в этих весьма разнообразных исследованиях очень сильно зависели от количества деталей, получаемых при выбранном методе учета. Для зимней пяденицы и некоторых ее паразитов мы проводили два учета в каждом поколении, так что таблицу выживания можно было дополнить двумя остаточными величинами — k_1 и k_5 . Однако нам не удалось моделировать наблюдаемые изменения k_1 , на которые, по нашим предположениям, могли влиять погодные условия. Наша субмодель для хищничества (k_5) слишком упрощена, но у нас не было достаточных учетных данных о хищниках, принимавших участие, за исключением короткого периода [21, 52]. Тем не менее, несмотря на упрощение и опущения, результаты расчетов с помощью модели довольно хорошо совпадали с наблюдениями. Для еловой листовертки-почкоеда Моррис имел частичные таблицы выживания, основанные на данных одного ежегодного учета во многих пунктах, но, видимо, у него не было непрерывной серии полных таблиц выживания из одного пункта. Без данных о выживании паразитов составить таблицы выживания для них невозможно. Мы подозреваем, что отсутствие какого-либо отражения влияния паразитов могло быть причиной довольно плохого соответствия модели Морриса данным учетов, потому что от того, как именно вводится влияние паразитов в модель, сильно меняется результат. В начальной стадии моделирования популяции зимней пяденицы мы сопоставили три модели: в одной из них паразиту определили поисковую площадь, равную средней наблюдаемой площади, в другой — площадь, вдвое меньшую, и в третьей — вдвое большую [156]. Диапазон изменений популяции зимней пяденицы в этих моделях был весьма различен, а модель с исключением паразитизма действительно плохо соответствовала наблюдениям. Мы считаем, что крайне важно найти способы измерения влияния паразитов и хищников и получить данные для их таблиц выживания [159].

Мы видели, что для объяснения причин изменения популяций и их плотности применялись самые различные

методы анализа. Здесь мы не станем углубляться в статистические дебри, возникшие в этой спорной области, но считаем, что следует упомянуть некоторые основные трудности.

Один из методов, который часто применялся, — это множественная регрессия, основную формулу которой можно записать так:

$$Y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3 + \dots, \quad (2)$$

где x — независимые переменные, а b — константы. Этот метод был разработан Р. А. Фишером для количественного определения аддитивных влияний сочетаний удобрений на урожай (Y) культуры. Он уже знал, что эти влияния были линейными и аддитивными. Теперь этот метод иногда применяется для совсем иных целей — для выяснения, коррелируют ли плотность популяции или изменения популяции с какими-либо имеющимися данными измерений, которые могут служить в качестве независимых переменных.

Важно понять, что этот метод служит для получения прогностических уравнений. Будет или не будет уравнение пригодным — зависит от точности получаемых прогнозов. Однако это вовсе не метод, которым можно выяснять, какие именно биологические механизмы действуют. Его применение для этой цели может привести к ошибочным выводам. Мы видели, как Дейвидсон и Андреварта [38, 39] и Ауэр [3] применяли методы множественной регрессии и в обоих случаях недоучли биологическое значение главных форм смертности. Другие трудности в применении множественной регрессии для прогнозирования плотности популяции или ее изменений возникают при наличии каких-либо взаимодействий между независимыми переменными или если различные члены регрессии не аддитивны. Для устранения некоторых из этих трудностей может быть применен анализ главных компонентов, но проблема слишком сложна для нас, чтобы намечать здесь какие-либо точные правила в отношении методов, подходящих для анализа полевых данных.

Мы считаем более биологическим подходом использование в качестве основных формул изменения популяции от одного поколения к другому следующие:

$$\log N_{n+1} = \log N_n + \log F - K_n \quad (3)$$

и

$$K_n = k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_5 + k_6, \quad (4)$$

где k_1 и т. д. — это значения k , относящиеся к поколению n ; K_n — смертность в поколении и F — скорость роста популяции. В графическом анализе ключевых факторов Варли и Градуэлла используется формула 4, которая отражает действительность, потому что значения k вычислялись исходя из предположения, что их сумма равна K .

Если удастся разработать биологически реалистичные модели для отдельных значений k , то сочетание формул 3 и 4 даст модель популяции, пригодную для предсказания как изменений популяции, так и ее плотности, и в то же время она даст объяснение изменений популяции и ее уровня. Как указывалось в главе 7, только такие модели пригодны для принятия решений в борьбе с вредителями.

В идеале исследователям следует намечать методику с учетом статистических или графических методов, которыми они собираются пользоваться для анализа своих результатов. Мы настоятельно советуем проверить эти методы сначала на детерминистской модели, возможно, более сходной с той системой, которую, по их мнению, они исследуют в полевых условиях. Лакк [96] использовал такой подход при сравнении методов испытания зависимости от плотности, и можно провести дальнейшие испытания на цифрах, приводимых в упражнениях к главам 7 и 8.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ БОРЬБА

9.1 Краткое содержание

Классические примеры биологической борьбы — это интродукция хищного жука и паразитической мухи из Австралии в Калифорнию для борьбы с нашествием австралийского желобчатого червеца на цитрусовых и ввоз из Южной Америки в Австралию огневки для уничтожения агрессивного кактуса *Opuntia*. В этих и многих других успешных программах завезенный вредитель или сорняк становился гораздо более обильным, чем на родине. Добавление лишнего звена к пищевой цепи постоянно сокращает обилие вредителя.

Многие интродукции оказались неудачными; иногда это происходило потому, что интродуцированный полезный вид не выживал в новых климатических условиях, иногда потому, что его жизненный цикл не был синхронизирован с жизненным циклом вредителя. В борьбе с вредителями плодовых и лесных деревьев успехи отмечались чаще, чем в борьбе с вредителями полевых культур.

Зимняя пяденица была случайно завезена в Канаду и стала вредителем, но ввоз и выпуск паразитической мухи *Cyzenis* из Европы теперь сократил ее численность до низкого уровня, так что деревья теперь не остаются без листьев.

Отмечались изменения численности как вредителя, так и паразитов. Соединив новые теоретические идеи из главы 4 с канадскими наблюдениями и информацией о зимней пяденице и ее паразитах в Англии из главы 7, мы смогли построить математическую модель, очень хорошо имитирующую наблюдаемые явления.

Новейшие тенденции в биологической борьбе сводятся к использованию наших знаний о факторах, лимитирующих эффективность полезных насекомых, и повышению их полезной роли путем надлежащего управления. Разработка соответствующих программ облегчится, если сложные природные взаимодействия можно достаточно точно описать математической моделью.

9.2 Введение

В этой последней главе мы рассмотрим практическое применение некоторых концепций, изложенных в предыдущих главах, т. е. использование естественных врагов в борьбе с вредителями. Цель борьбы с вредителями заключается в уменьшении численности имеющих вредителей и тем самым наносимого ими ущерба. Обычно это повышает прибыль от защищаемой культуры, если, конечно, затраты на борьбу не превышают получаемой прибыли. Ясно, что термин «контроль» в этом прикладном смысле употребляется несколько вольно. Это не синоним «регулирования»; популяция насекомых после успешного применения мер борьбы может оказаться менее устойчивой, чем раньше, когда она достигала статуса вредителя. Например, популяция вредителей может колебаться от 10 до 1000 особей на единицу площади до проведения борьбы и от 1 до 100 особей на единицу площади после этого. При стократном колебании в каждом случае устойчивость этой популяции не изменилась, а изменился только уровень, около которого происходят колебания.

Возможности биологических методов борьбы с вредителями огромны. У всех основных вредителей имеется множество естественных врагов, и их можно использовать как основное средство борьбы или как часть программы интегрированной борьбы. Задача биологической борьбы — использовать этих естественных врагов (паразитов, хищников и возбудителей болезней) для снижения численности вредителей и поддержания ее на очень низком уровне. Это обычно связано с интродукцией естественных врагов в местность, где их раньше не было, чтобы противопоставить их случайно завезенным вредителям интродуцированных культур. Типичная «классическая» программа биологической борьбы этого рода состоит в интродукции сравнительно немногих особей какого-либо вида паразита (или хищника) для борьбы с очень многочисленным вредителем. Если интродукция успешна, популяция паразита быстро возрастает и все больший процент хозяев оказывается зараженным. Это, в свою очередь, ведет к сокращению популяции хозяина и к последующему сокращению популяции паразита. В идеале как хозяин, так и паразит должны затем сосуществовать в относительно устойчивом взаимодействии при очень сильно сниженной плотности популяций. Помимо этого использова-

ния иноземных естественных врагов, сейчас ведется очень интересная работа с целью повышения эффективности местных естественных врагов в регулировании популяций вредителей (см. ниже).

9.3 Примеры успешной борьбы с вредителями и сорняками

Первым и самым знаменитым примером биологической борьбы была борьба с вредителем citrusовых, австралийским желобчатым червецом (*Icerya purchasi*) с помощью жука-коровки *Rodolia* (-*Vedalia*) *cardinalis* (рис. 65, А). Желобчатый червец происходит из Австралии, где кормовыми растениями для него служили различные местные акации и другие деревья, с которых он позже пере-

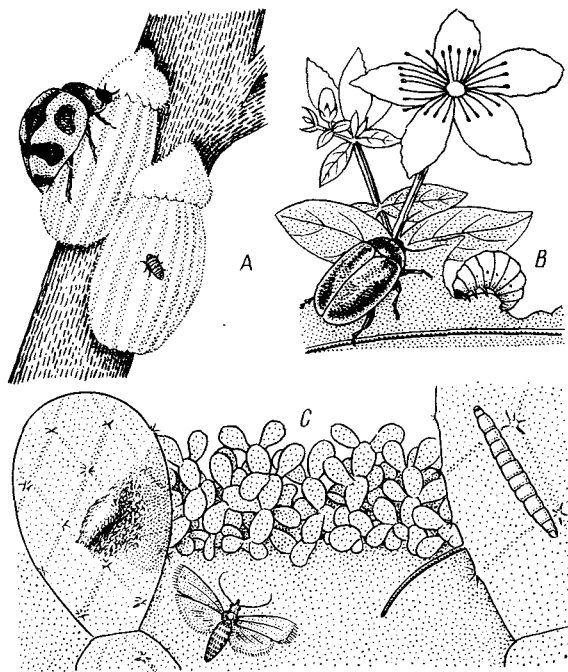


Рис. 65. Некоторые эффективные агенты биологической борьбы:

А — жук-коровка *Rodolia* и ее личинка, питающиеся на вредителе citrusовых желобчатым червцем (*Icerya*); В — листоед *Chrysolina* и его личинка, питающиеся зверобоем пронзеннолистным (*Hypericum*); С — огневка *Cactoblastis*, гусеницы которой питаются опунциями.

шел на интродуцированные citrusовые. В конце XIX в. citrusовые растения импортировались в Калифорнию из Австралии, и с ними был завезен и австралийский желобчатый червец без его нормального комплекса естественных врагов. Червцы в климате Калифорнии быстро размножались и в 1887 г. стали угрозой для всей недавно созданной citrusовой промышленности. В это время МСХ США послало А. Кёбеле в Австралию для поисков естественных врагов *Icerya* в тех районах, где червец не имеет экономического значения. Кёбеле было установлено, что червец в Австралии и Новой Зеландии уничтожается различными жуками, мухами и перепончатокрылыми [84]. Два вида, паразитическая муха *Cryptochaetum iceryae* и жук-коровка *Rodolia*, были выпущены в Калифорнии в районах, где червцы были уже очень многочисленными. Оба вида обосновались, но в большинстве районов деятельность жуков была более успешной. Их самки откладывали большое число яиц рядом с червцами и под них. Отродившиеся личинки жадно питались яйцами или другими стадиями червцов вплоть до взрослых особей и заканчивали развитие всего за 30 дней. От более 500 жуков-коровок, выпущенных в 1889 г. на сильно зараженные деревья в Калифорнии, распространение было столь быстрым, что вскоре об австралийском желобчатом червце как вредителе остались лишь воспоминания. Оба вида все еще существуют в южной Калифорнии, но их численность крайне низка. Серьезные вспышки размножения австралийского желобчатого червца теперь происходят только там, где против других вредителей citrusовых, например против citrusовой ложнощитовки, применялись инсектициды. Инсектициды истребляют жуков-коровок, и тогда австралийский желобчатый червец может размножиться достаточно сильно, чтобы повреждать деревья.

В большинстве случаев успешной биологической борьбы последовательность событий была очень похожей:

1) поиски естественных врагов на родине вредителя, особенно в климатических зонах, сходных с местом предполагаемого выпуска;

2) ввоз одного или нескольких видов этих естественных врагов. Затем они изучаются в условиях строгого карантина и проверяются на возможное вредное влияние на местных полезных насекомых или культуры. Часто перед выпуском требуется разведение в большом масштабе;

3) обоснование одного или нескольких выпущенных в природу паразитов или хищников, увеличение их численности и последующее сокращение популяции вредителя;

4) устойчивое сосуществование хозяина и паразита или хищника при очень сильно сниженной плотности популяций.

Такие программы борьбы в случае успеха чрезвычайно рентабельны. Общие затраты на экспедицию Кёбеле составили менее 5000 долларов, и, однако, этим было достигнуто полное прекращение заражения австралийским желобчатым червецом на юге Калифорнии. В наши дни затраты, конечно, гораздо больше, но все же гораздо меньше 4 млн. долл. или около того, которые требуются, чтобы выпустить на рынок новый инсектицид, не говоря уже о его регулярном применении, чтобы достигнуть постоянного подавления вредителя. По оценкам Де-Баха и др. [41], только в Калифорнии за последние 45 лет благодаря успешным программам биологической борьбы было сэкономлено около 200 млн. долларов.

Биологическая борьба применялась также против злостных сорняков, и здесь классическим примером могут служить опунции (*Opuntia inermis* и *O. stricta*). Они были ввезены в Австралию в качестве желательных растений для живых изгородей в начале века. Они быстро распространились и образовали в Квинсленде и Новом Южном Уэльсе непроходимые заросли на больших площадях ранее использовавшихся земель. Была послана экспедиция в Южную Америку, где было собрано и завезено в Австралию несколько видов чешуекрылых, гусеницы которых питаются сочными кладодиями опунций. Один из них, огневка *Cactoblastis cactorum* (рис. 65, С), быстро обосновалась и вызвала гибель опунций на больших площадях. Теперь в Австралии все еще встречаются одиночные опунции в большей части их прежнего ареала, но они больше не преобладают и значительная часть местной растительности восстановилась.

Эти примеры показывают, что биологическая борьба направлена на снижение численности вредителей (первичного потребителя в случае растительноядного вредителя или первичного продуцента в случае сорняка) путем увеличения численности и эффективности животных, питающихся вредителем (или сорняком). В очень упрощенной форме это показано на рисунке 66 [150].

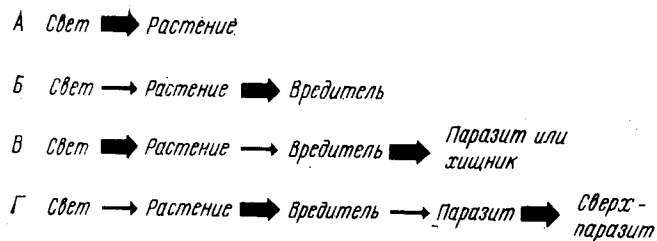


Рис. 66. Простые энергетические (пищевые) цепи, в которых толстые стрелки указывают доминирующие виды, имеющие ограниченные ресурсы, а тонкие стрелки — виды, чье размножение ограничивается их консументами и таким образом имеют избыток пищи, но не могут ее полностью использовать [150].

Случай А — это ситуация, когда растение стало доминирующим, потому что оно свободно от первичных потребителей или конкурентов. Так обстояло дело с опунциями в Австралии до интродукции *Cactoblastis*. Ситуация Б показывает результат обоснования вида вредителя, такого, как австралийский желобчатый червец (или в случае опунции — интродукции *Cactoblastis* из Южной Америки). Растение перестало быть доминирующим, и теперь это растительноядное животное, размножение которого лимитируется недостатком пищи или доступной энергии. Ситуация В представляет пример успешной биологической борьбы с вредным насекомым, таким, как австралийский желобчатый червец, с помощью *Rodolia*. Теперь численность вредителя ограничена паразитом или хищником, что вновь позволяет растениям максимально использовать доступную энергию. Ситуация Г показывает опасность обоснования сверхпаразитов там, где биологическая борьба была эффективной. Теперь вредитель снова способен размножаться за счет растения.

9.4 Успехи и неудачи

Хотя большинство интродуцированных естественных врагов не смогло обеспечить существенную защиту от вредителей, было также и много успехов. Многие из них были достигнуты в Северной Америке. Например, Тернбулл и Чант [142] проанализировали 31 программу биологической борьбы в Канаде, из которых 12 они оценили как успешные и одну как частично успешную. Клаузен [29] со-

Таблица 17. Эффективность программ биологической борьбы в США до 1950 г. [29]

	Плодовые культуры	Полевые и огородные культуры	Лесные и декоративные деревья	Всего
Число видов вредителей	33	42	16	91
Число успешно подавленных видов вредителей*	12	2	4	18
Число обосновавшихся полезных видов	55	20	35	110

* Эти цифры занижены и не включают случаи частичных или местных успехов.

ставил обзор эффективности программ биологической борьбы в США до 1950 г. (см. таблицу 17). В попытках борьбы с 91 видом вредителей было интродуцировано 110 полезных видов, причем 18 видов вредителей были полностью подавлены. С тех пор в Северной Америке биологическим методом был подавлен ряд других вредителей, таких, как зимняя пяденица в Канаде [51], маслинная щитовка [77] и зверобой пронзеннолистный (*Hypericum perforatum*) [76] в Калифорнии. Жук *Chrysolina*, интродуцирован в Калифорнии из Великобритании, где зверобой, его кормовое растение, никогда не был серьезным сорняком (рис. 65, В).

Таблица 18. Число видов вредных насекомых, против которых предпринимались попытки биологической борьбы путем интродукции естественных врагов, и число и степень достигнутых успехов (до 1969 г. включительно) [41]

Число вредных видов	223
Число успешных попыток:	
частичный успех	30
существенный успех	48
полный успех	42
Всего	120
Число неудачных попыток	103

В таблице 18 суммирована ситуация во всем мире до конца 1969 г. Многие из первых успехов биологической борьбы были достигнуты на Тихоокеанских островах. Например, хрущ *Anomala orientalis* из Японии был подав-

лен с помощью крупной осы *Scolia manilae*, интродуцированной на Гавайские острова Мюнром в 1916 г. с Филиппин. Мюнр ввез на Гавайские острова также тахину *Ceromasia*, которая истребила долгоносика *Rhabdoscelus*, вредителя сахарного тростника (рис. 67, А). Другая тахина, *Bessa remota*, подавила на островах Фиджи пестрянку *Levuana iridescens*, которая повреждала кокосовую пальму. Также на островах Фиджи пальмовая минирующая шипоноска *Promecotheca reichei* (рис. 67, В) была успешно подавлена осой из сем. *Eulophidae*, *Pleurotropis parvulus*, которая была импортирована с Явы [136]. Благодаря таким примерам первоначально предполагали, что биологическая борьба наиболее подходит к островным условиям. Однако опыт с австралийским желобчатым червецом и последующие успехи в Северной Америке показывают, что биологическая борьба может быть столь же успешной и на континентах.

Там, где биологическая борьба оказывалась безуспешной, это происходило потому, что интродуцированные полезные насекомые не смогли обосноваться или оказались неэффективными. Причины таких неудач почти всегда не-

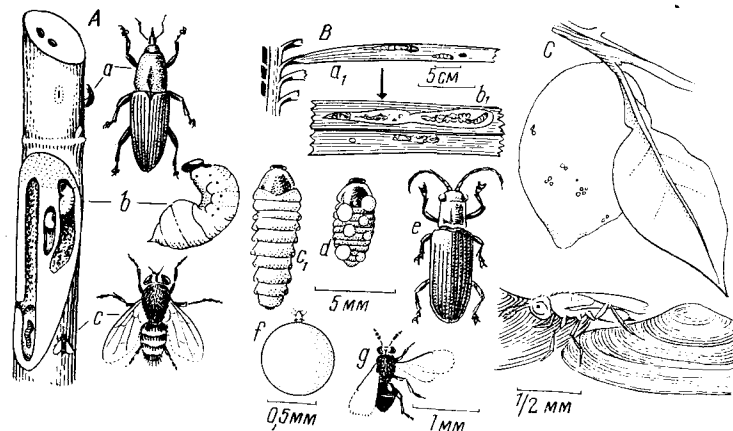


Рис. 67.

А — тахина *Ceromasia* (с) успешно использовалась против долгоносика *Rhabdoscelus* (а), чьи личинки (b) повреждают сахарный тростник. В — оса *Pleurotropis* (g) после ее интродукции на острова Фиджи обеспечила защиту от шипоноски *Promecotheca* (e), личинки которой (с) минируют листья кокосовой пальмы (а₁, b₁). Случайный ввоз клеща *Pyemotes* (f), который также питается на личинках (d), до этого мешал естественному подавлению шипоноски рядом других паразитических ос. С — калифорнийская щитовка на лимоне. Внизу: паразитическая оса *Aphytis* нападает на щитовку (увеличено).

известны, но теперь накоплен значительный опыт, который должен облегчить отбор более подходящих естественных врагов для интродукции.

Вероятно, там, где паразитам не удалось обосноваться, важнейшими причинами были неподходящие климатические условия, отличия в биологии хозяев в новых местах по сравнению с биологией прежних и неподходящая агротехника. Этому могло также способствовать недостаточное таксономическое определение популяций хозяев или паразита. Это, в частности, относится к случаю с калифорнийской щитовкой (рис. 67, С). Многие из паразитов, которые не смогли обосноваться, были собраны в странах востока со щитовок, неправильно определенных как калифорнийская щитовка. Ошибочное определение паразитов также затормозило программу. Де-Бах и др. [41] сообщали: «В самом начале столетия один из видов *Aphytis*, по всей вероятности *A. lingnanensis* был установлен как обычный паразит калифорнийской щитовки в Южном Китае, но не было сделано никакой попытки его интродукции вследствие неправильного определения его как вида, уже имеющегося в Калифорнии». Позже, когда калифорнийский вид оказался *A. chrysomphali*, *A. lingnanensis*, которого с ним путали, был ввезен и оказался очень эффективным естественным врагом щитовки, вытеснив *A. chrysomphali* из большей части его прежнего ареала.

Большая доля интродуцированных и обосновавшихся естественных врагов не могли сократить популяции своих хозяев настолько, чтобы они перестали представлять угрозу. Некоторые были частично эффективными, а часть совершенно неэффективными. Примеры, приводимые ниже, показывают некоторые из причин этого.

9.4.1 Климат

Выше мы упоминали, что *Aphytis lingnanensis* был весьма эффективен против калифорнийской щитовки. Однако это было верно только для прибрежных районов Калифорнии. Дальше, в глубь страны, где климатические условия были более суровыми, паразит оказался гораздо менее эффективным. Де-Бах [40] доказал, что очень высокие температуры и низкая влажность воздуха вдали от побережья летом и низкие зимние температуры в этих районах приводили к высокой смертности личинок, сни-

жению плодовитости и изменчивому соотношению полов по сравнению с прибрежными районами. Паразиты в этих глубинных районах не исчезли, потому что некоторые особи генетически были более устойчивы к климатическим условиям и их выживаемость была выше. Рентабельное подавление калифорнийской щитовки было достигнуто с помощью *A. melinus*, интродуцированного из Индии и Пакистана.

9.4.2 Географические расы

Успешность программы биологической борьбы может полностью зависеть от достаточно раннего выявления каких-либо биологических рас среди интродуцированных паразитов или каких-нибудь различий между популяциями вредителей и их популяциями на родине паразита.

Биологическая борьба с маслинной щитовкой в Калифорнии очень хорошо показывает важность различения разных биологических рас паразитов. Маслинная щитовка обосновалась в Калифорнии в 1930-х годах и в течение следующих 30 лет распространилась в центральных районах выращивания маслин этого штата. Программа биологической борьбы была начата в 1949 г. с интродукции *Aphytis maculicornis* из Египта. В течение следующих нескольких лет было ввезено несколько партий этого вида из стран Среднего Востока. Среди них было обнаружено четыре «биологических линии», которые хотя и были неразличимы морфологически, но имели различные биологические свойства [46]. Только одна из них, «персидская линия», обеспечивала какую-то степень подавления в полевых опытах. Последующее размножение и выпуск этой формы *Aphytis* были подробно описаны Хаффейкером и др. [75, 77], которые нашли, что сезонные изменения климатических условий сильно отражались на эффективности паразитов. Весеннее поколение маслинной щитовки заражается паразитами на 95%, но в очень жарких и засушливых условиях летом паразиты были неэффективны против летнего поколения щитовки.

Теперь ситуация значительно улучшилась благодаря обоснованию второго паразита из семейства хальцид *Scolecophagoides utilis*, заражающего от 20 до 60% хозяев в каждом из двух поколений щитовки. Таким образом, он предотвращает сильное увеличение численности маслинной щитовки в летние месяцы.

9.4.3 Доступность хозяев

Преимущество паразитов с более коротким жизненным циклом, чем у хозяев, в том, что их численность может возрастать быстрее, чем у паразитов с синхронизированным циклом. Однако если поколения хозяина не полностью перекрываются, то всегда имеется опасность, что такие несинхронизированные паразиты станут взрослыми и будут нуждаться в хозяевах в то время, когда имеется слишком мало хозяев в подходящей стадии.

Важность этого для биологической борьбы впервые была установлена в случае с пальмовой минирующей шипоносой. *Promecotheca reichei* [136]. В естественных условиях шипоноска имеет много перекрывающихся поколений, и личинки сильно заражаются рядом хальцид с гораздо более короткими жизненными циклами. В этих условиях пальмы повреждались мало. Но ситуация резко изменилась, когда случайно был завезен хищный клещ (*Pyemotes-Pediculoides*) (рис. 67, В). Эти клещи питались на личинках и куколках шипоноски, но не трогали взрослых жуков и их яйца, в результате чего у вредителя, ранее имевшего перекрывающиеся поколения, все стадии стали более или менее синхронизированными. Затем численность и клещей и их естественных местных паразитов снизилась, потому что они не были синхронизированы со своим хозяином. Сезон дождей неблагоприятен для клещей, численность которых в это время еще более снижалась, поэтому жуки-шипоноски, теперь освобожденные от клещей и паразитов, быстро размножились до пределов наличия пищи и уничтожили все листья на деревьях. В конце концов биологического подавления удалось достигнуть путем интродукции паразита *Pleurotropis* (рис. 67, В) с Явы, где он паразитирует на жуке с таким же жизненным циклом, как у *Promecotheca*.

9.4.4 Устойчивость хозяев

В последнее время много внимания уделялось частому приобретению вредителями устойчивости к различным инсектицидным соединениям. Однако развитие устойчивости хозяев к паразитическим видам, по-видимому, редко при биологической борьбе и все же один хорошо документированный пример показывает, насколько важно при биологической борьбе отбирать подходящие генетические линии естественных врагов,

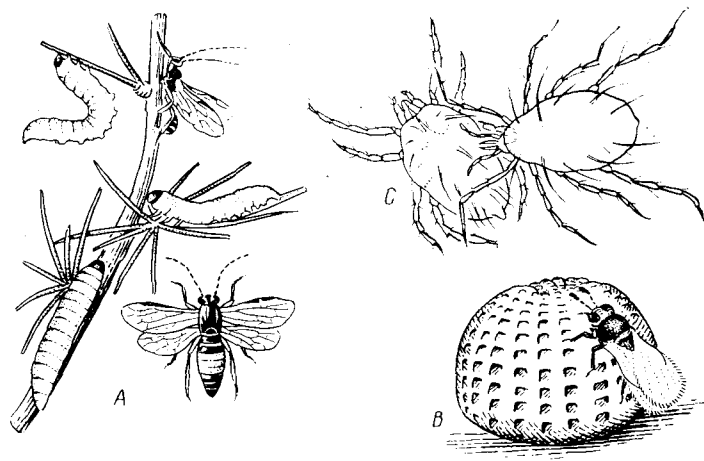


Рис. 68.

А — наездник *Mesoleius* (вверху) был интродуцирован из Англии для борьбы с пилильщиком *Pristiphora*, личинки которого питаются на лиственнице. Через некоторое время личинки пилильщика стали устойчивыми к этому паразиту. В — попытки использовать для борьбы с чешуекрылыми виды *Trichogramma*, паразитирующие на яйцах бабочек, были в основном безуспешными. С — хищный клещ *Phytoseiulus* был успешно использован для борьбы с красным паутинным клещиком — вредителем телличных огурцов.

Большой лиственничный пилильщик, *Pristiphora erichsonii* (рис. 68, А), был в Канаде серьезным вредителем лиственниц с прошлого столетия. В 1910 и 1911 гг. из Англии в провинцию Манитоба был ввезен наездник *Mesoleius tenthredinis* в попытке биологического подавления пилильщика. Эта интродукция была очень успешной, и в последующие годы было зарегистрировано 88%-ное паразитирование. Но в 1940-х годах вспышки размножения пилильщика участились. Мелдрю [106] показал, что в Манитобе многие паразитированные личинки пилильщика выживали, потому что яйца паразита были инкапсулированы и убиты своим хозяином. Эта устойчивая линия хозяев, конечно, имела большое преимущество в естественном отборе и вскоре была обнаружена на всем континенте, от северо-востока Британской Колумбии до Новой Скотии. Недавние исследования позволяют думать, что устойчивость хозяина можно преодолеть интродукцией «баварской линии» паразита, иммунной к гемоцитарной реакции пилильщика и потомство которой остается иммунным, даже после скрещивания с восприимчивой «канадской линией» [143, 145].

Проводилось очень много, обычно безуспешных программ биологической борьбы с использованием видов рода *Trichogramma*, паразитирующих яйца очень широкого круга чешуекрылых (рис. 68, В). Эти паразиты использовались в попытках подавления ряда видов и, в частности, тростниковой огневки в Америке и в Вест-Индии [101]. Регулярные массовые выпуски *Trichogramma* были впервые испытаны в 1921 г. в Гайане, а затем применялись более широко, причем паразиты разводились на яйцах зерновых молей, таких, как *Sitotroga cerealella*. Мы можем только гадать о причинах неуспеха *Trichogramma* в биологической борьбе. Может быть, отсутствие синхронизации и слишком широкий круг хозяев не позволяют поддерживать очень высокий уровень популяций паразита на плантациях сахарного тростника или, возможно, метод разведения привел к отбору лабораторной расы, особенно приспособленной к *Sitotroga*.

Однако вполне возможно также, что основные поисковые особенности трихограммы мешают ей стать пригодным агентом биологической борьбы. Эволюция не обязательно ведет отбор на паразитов, которые удерживают численность своих хозяев на очень низких уровнях. Паразиты, изобилирующие из года в год, должны иметь большой запас хозяев, чтобы поддерживать свою высокую численность. Такие паразиты скорее всего будут иметь низкую поисковую эффективность. Все теории взаимодействия системы хозяин—паразит, выдвинутые до настоящего времени, сходятся по меньшей мере в следующем: при условии, что сам паразит не страдает от какой-либо большой специфичной смертности, то чем выше поисковая эффективность, тем ниже средняя плотность популяций как хозяина, так и паразита. Таким образом, паразиты, наиболее перспективные для биологической борьбы,— это вероятнее всего паразиты с высокой поисковой эффективностью, обычно удерживающие своих хозяев при очень низкой плотности популяций и сами сравнительно немногочисленные*.

* Как показывает многолетний опыт использования трихограммы в СССР, эти препятствия, вероятно, можно устранить, применяя метод «наводнения», при котором численность паразита поддерживается на достаточно высоком уровне путем периодических массовых выпусков паразита в агробиоценозы. В этом случае приемлемость

В начале этой главы мы обрисовали типичную последовательность событий вслед за успешным обоснованием одного или нескольких иноземных естественных врагов для подавления конкретного вредителя. Теперь мы рассмотрим, могут ли особенности поведения паразитов, описанные в главе 4, послужить полезной теоретической основой для биологической борьбы. Хотя каждая из описанных теоретических моделей, вероятно, дает удовлетворительное описание конкретных этапов взаимодействия системы хозяин—паразит, ни одна из них не способна описать всю последовательность событий, приводящих к успеху биологической борьбы.

Модели Томпсона [138, 139] основаны на допущении, что среднее число яиц на одного паразита постоянно для данного вида паразитов (т. е. не зависит от плотности популяций хозяина и паразита). Может быть, это приблизительно верно, когда немногие паразиты сталкиваются со сверхизобилием хозяев в первое время после интродукции. В этих условиях модели могут достаточно верно предсказать первоначальную скорость роста популяции паразитов, но они неудовлетворительны, поскольку они предсказывают конечное исчезновение популяций хозяина и паразита, что противоречит наблюдениям.

Теория Николсона [108] (уравнение 3 в гл. 4) тоже непригодна, потому что исходит из допущения постоянства поисковой эффективности данного вида паразита. Холлинг [71] доказал, что поисковая эффективность паразита или хищника должна зависеть от плотности хозяев, а Хасселл и Варли [68] и Хасселл и Роджерс [67] показали, как поисковая эффективность может зависеть от плотности паразитов. Постоянство поисковой эффективности делает модели Николсона неустойчивыми и не позволяют двум или нескольким специфичным синхронизированным паразитам сосуществовать на одном виде хозяина [157]. Из полевых наблюдений мы знаем, что взаимодействия хозяина и паразита гораздо более устойчивы, чем думал Николсон, и что нередко на одном виде хозяина сосуществует ряд видов паразитов.

метода определяется уже чисто экономическими соображениями. Созданные в СССР автоматизированные биофабрики по производству трихограммы позволяют решать эту задачу с приемлемой технической и экономической эффективностью.— *Прим. ред.*

Теория поисков Хасселла и Варли [68] основана на экспериментальном наблюдении снижения поисковой эффективности паразитов по мере увеличения плотности популяции паразита главным образом потому, что взаимные помехи увеличивают потери времени на непроизводительную деятельность и рассейвание популяции. Эти взаимные помехи паразитов, обозначенные в уравнениях 10—12 (гл. 4) через m , наблюдаются в одном месте просто как сокращение видимой поисковой площади по мере увеличения популяции паразита. В поведении паразита это проявляется в виде эмиграции. Виды, успешно интродуцированные для биологической борьбы, распространяются самопроизвольно. По оценке Таунса [140], наездник *Pucnocyptus director* после нескольких лет увеличения численности в месте первоначального выпуска распространялся со скоростью около 240 км в год.

Взаимные помехи паразитов склонны стабилизировать взаимодействия и позволяют сосуществовать на данном виде хозяина не одному виду паразитов. Однако эта модель имеет два недостатка: во-первых, наблюдаемое увеличение поисковой эффективности по мере снижения плотности паразитов нельзя экстраполировать бесконечно; во-вторых, деятельность паразитов когда-то должна существенно лимитироваться недостатком яиц или влиянием времени обработки, так что поисковая эффективность не может быть полностью независимой от плотности популяции хозяина. Поэтому такая модель предсказывает слишком быстрое увеличение популяции паразита после его интродукции.

Мы нашли, что только путем объединения некоторых деталей разных моделей можно удовлетворительно описать последовательность событий в биологической борьбе. На рисунке 69 показан результат модели, начинающейся с интродукции немногих паразитов для подавления популяции вредителя. Такая модель в общих чертах описывает ожидаемый результат от успешной программы биологической борьбы. Поисковая эффективность паразита зависит как от плотности популяции хозяев (путем включения времени обработки), так и от плотности популяции паразита (путем включения взаимных помех). Включение времени обработки склонно ограничивать число нападений, когда хозяева очень обильны. Это уменьшает первоначальную скорость роста популяции паразита. Быстрая стабилизация популяций на низких

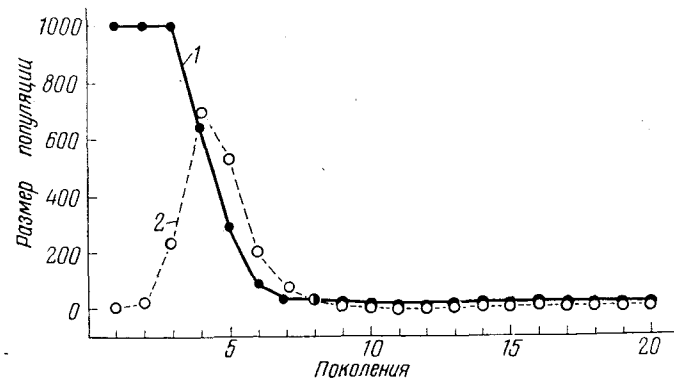


Рис. 69. Математическая модель, имитирующая успешную интродукцию паразита для борьбы с вредителем.

Формулы, использованные при расчете, выведены из расширенной формулы 5 (гл. 4) и включают поправку на взаимные помехи у паразитов и на время обработки:

$$N_{n+1} = FN_n \exp\left(-\frac{N_a}{N_n}\right),$$

где число зараженных хозяев:

$$N_a = \frac{a' T N_n P_n^{1-m}}{1 + a' T_h N_n P_n^{-m}},$$

а численность взрослых паразитов в следующем поколении:

$$P_{n+1} = N_n \left[1 - \exp\left(-\frac{N_a}{N_n}\right) \right].$$

В модели были приняты величины: скорость репродукции $F=2$, коэффициент нападения $a'=0,005$, общее время $T=100$, время обработки $T_h=5$ и константа взаимных помех $m=0,8$. 1 — хозяева; 2 — паразиты.

уровнях определяется заметной степенью взаимных помех, включенных в модель. Более сложные модели [65] показывают, что при отборе естественных врагов для биологической борьбы должны быть оптимизированы по крайней мере четыре поисковые особенности. Они перечислены в таблице 19 и включают свойства, которые будут склонны сокращать среднюю плотность популяции хозяина (главным образом присущая паразиту поисковая эффективность), и другие, способствующие стабильности, такие, как тенденция скапливаться в местах с наибольшей плотностью хозяина и изменение поведения активных естественных врагов в случае взаимных помех.

Таблица 19. Некоторые поисковые свойства естественных врагов насекомых, влияющие на устойчивость и средний уровень популяций [65]

Поисковые свойства	Оптимум для биологической борьбы	Результат
Приущая виду поисковая эффективность	Высокий	Сниженный средний уровень популяции
Время обработки (доля от общего времени поисков)	Малое	Незначительное снижение устойчивости и лишь очень слабое повышение среднего уровня популяций
Взаимные помехи	Константа взаимных помех (m) от 0 до 1	Повышение устойчивости. Некоторое повышение среднего уровня популяций
Способность быстро скапливаться	Высокая	Увеличение устойчивости (зависит также от распределения хозяев). Некоторое повышение среднего уровня популяций

Хотя такие модели могут дать нам представление об основных поисковых особенностях, требующихся паразиту для успешной биологической борьбы, они не предопределяют результата той или иной программы. Как много специфичной информации требуется нам для прогностической модели? Возьмем как пример случай с зимней пяденицей в Канаде, так как мы имеем больше информации из Европы и Канады о зимней пяденице и ее паразитах, чем для каких-либо других опытов биологической борьбы. После случайной интродукции в восточную Канаду зимняя пяденица быстро стала серьезным вредителем, оголяющим листовые леса, затеняющие деревья и плодовые насаждения. В 1954 г. была начата программа биологической борьбы с использованием двух паразитов гусениц пяденицы — тахины *Cyzenis albicans* и наездника *Agrypon flaveolatum*. Оба паразита быстро распространились из мест выпуска и сильно размножились [49—51]. На рисунке 70 показано, как сокращались популяции зимней пяденицы в течение шести лет после появления *Cyzenis*. *Adripon* появился позже, чем *Cyzenis*, и достиг высоких уровней паразитирования только после первоначального

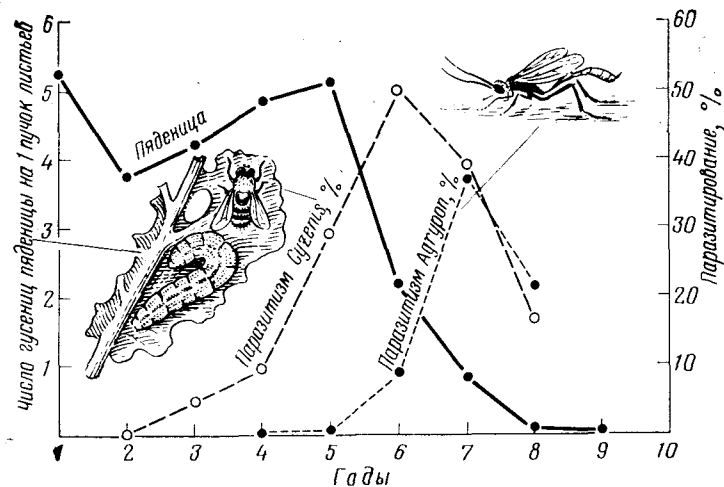


Рис. 70. После обоснования в Новой Шотландии интродуцированные паразиты *Cyzenis* и *Agrypon* популяция зимней пяденицы сокращалась по мере повышения процента паразитирования [50].

На графиках — средние данные для семи пунктов. Шкала времени для каждого пункта начиналась с момента первого обнаружения *Cyzenis*. В большинстве пунктов это был 1954 г. Показаны: (слева) *Cyzenis albicans* и гусеницы зимней пяденицы, справа интродуцированный наездник *Agrypon flaveolatum*

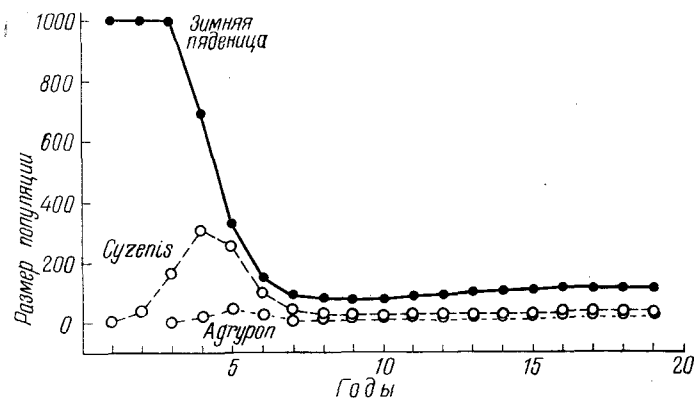


Рис. 71. Модель системы хозяин — паразит, имитирующая биологическую борьбу с зимней пяденицей с помощью *Cyzenis* и *Agrypon* в Новой Шотландии.

Зимняя пяденица: $\log N_{n+1} = \log N_n - k_2 - k_3 - k_4 - k_1 + \log F$; *Cyzenis*: $\log P_{n+1} = \log [N_n (1 - \exp(-QP_n^{1-m}))] - k_4$; *Agrypon*: $\log P_{n+1} = \log [N_s (1 - \exp(-QP_n^{1-m}))] - k_4$. (N_s — число хозяев, уцелевших от паразитизма *Cyzenis*, остальные обозначения, как выше. Значения различных констант в тексте).

снижения численности зимней пяденицы. После резкого сокращения численности зимней пяденицы вслед за выпуском *Cyzenis* не было сообщений о серьезных вспышках ее размножения.

На основании исследований зимней пяденицы в Англии Варли и Градуэлл [156] предсказали, что в Канаде будут «периодические вспышки размножения зимней пяденицы, сопровождаемые дефолиацией деревьев с интервалами в 9 или 10 лет». Это предсказание было основано на модели, в которой делалось допущение, что *Cyzenis* будет вести себя в соответствии с моделью Николсона. Новая модель для описания скорее канадской ситуации, чем сложившейся в Англии, дает иной прогноз. Эта модель показана на рисунке 71 и основана на данных Эмбри [49] и Варли и Градуэлл [156, 159]. Эта модель основана на следующих допущениях:

1) каждая самка зимней пяденицы откладывает в среднем 89 яиц ($F=89$), как это было найдено Эмбри;

2) соотношение полов равно 1 : 1;

3) для роста популяции зимней пяденицы существует предел, выше которого ее увеличение невозможно;

4) на популяцию зимней пяденицы воздействуют четыре главные формы смертности, $k_1—k_4$.

k_1 — это смертность яиц и гусениц без участия паразитов. Предполагается, что она постоянна ($k_1=1,6$) и равна среднему от величин, наблюдавшихся Эмбри [49].

k_2 — смертность, обусловленная паразитированием со стороны *Cyzenis*. Она определялась по субмодели, описанной в разделе 7.9 (см. формулу 12 в главе 4):

$$k_2=(0,056 P^{1-0,52}) : (2,3).$$

Время обработки у *Cyzenis* крайне невелико, а число яиц хозяина очень велико. Поэтому в модель не включено никаких влияний плотности популяции хозяев на поисковую эффективность.

k_3 — смертность, обусловленная паразитированием со стороны *Agrypus*. О поведении *Agrypus* известно мало, и поэтому субмодель для описания паразитизма *Agrypus* не может быть основана на измерениях. Поэтому мы произвольно предположили, что он действует так же, как и *Cyzenis*, но откладывает не больше 100 яиц на одну самку.

k_4 — смертность куколок. Информация Эмбри [49] указывает, что смертность куколок зимней пяденицы

в Новой Скотии гораздо ниже, чем сильно зависящая от плотности смертность в популяции, изученной Варли и Градуэллом. С 1954 по 1959 г. смертность куколок выражалась значением k около 0,2 или меньше. Мы приняли для этой модели постоянную величину 0,2.

Все остальные компоненты в модели относятся к паразитам. Так как они одинаково подвержены смертности от хищников, находясь в почве в течение поздней личиночной и куколочной стадий, предполагалось, что их смертность такова же, как и куколок зимней пяденицы.

Из рисунка 71 можно видеть, что, согласно модели, интродукция двух паразитов должна привести к устойчивому взаимодействию при сильно сокращенной популяции зимней пяденицы, как это и наблюдалось до сих пор. Конечно, более точное описание различных параметров может изменить этот результат. Возможно, самый важный аспект этой модели в том, что она показывает, сколько требуется предварительных исследований, чтобы получить модель, которая могла бы предсказать результат программы биологической борьбы с достаточной степенью надежности. Параметры поисковой деятельности паразитов можно получить в тщательно поставленных лабораторных опытах, однако неизвестно, насколько эти параметры будут соответствовать поискам в полевых условиях.

Однако адекватной субмодели для паразитизма недостаточно. Пример зимней пяденицы показывает, насколько важными могут быть другие компоненты. В данном случае именно отсутствие смертности куколок, сильно зависящей от плотности, в значительной степени объясняло высокие плотности популяции зимней пяденицы в Канаде и затем позволило популяции *Cyzenis* увеличиться до очень высокого уровня. Такую информацию лучше всего получить путем детального учета, преобразованного в таблицы выживания, но этот процесс может оказаться слишком долгим, особенно если насекомое-хозяин дает только одно поколение в год. Только если факторы, воздействующие на выживание и хозяина, и паразита, в полевых условиях количественно определены достаточно точно, мы можем разработать удовлетворительные прогностические модели для использования в биологической борьбе.

9.6 Некоторые современные тенденции в биологической борьбе

Данные таблиц 17 и 18 показывают, что биологическая борьба была гораздо менее успешной против вредителей полевых и овощных культур, чем против вредителей лесных, плодовых и декоративных деревьев. В США до 1950 г. удалось полностью подавить с помощью естественных врагов только двух из 42 вредителей полевых и декоративных культур (около 5%), несмотря на то, что удалось интродуцировать 20 полезных видов. За то же время подавлено биологическими средствами 36% вредителей плодовых культур и 25% вредителей лесных и декоративных деревьев. Многие из успехов в борьбе с вредителями плодовых культур относятся к различным щитовкам. На них приходится около половины всех программ биологической борьбы, в которых была достигнута некоторая степень успеха [41].

Главное препятствие для биологической борьбы с вредителями однолетних полевых культур создается агротехникой, производящей последовательный ряд экологических сдвигов в искусственно упрощенной среде. Успешная биологическая борьба всегда связана с тесным взаимодействием между вредителем и его естественными врагами. Во всех случаях, описанных в этой главе, речь шла о специфичных паразитах, или хищниках, или по крайней мере о таких, у которых обнаружено сильное предпочтение к хозяевам, и всегда между популяциями хозяина и паразита было непрерывное воспроизводимое взаимодействие.

В случае однолетних полевых культур налицо регулярное следование высева, выращивания, уборки и вспашки. Часто это означает, что популяции вредителей и их паразитов или других естественных врагов к началу вегетационного периода имеют очень низкую плотность, погибая или мигрируя в период между уборкой урожая и появлением новой культуры. Новая популяция может состоять из особей, выживших в этот неблагоприятный период, или из особей, переселившихся с соседних площадей, или же из тех и других. В типичном случае смертность первоначальной популяции вредителей от естественных врагов невелика и за одно или два поколения эта популяция может быстро достичь большой численности. Популяция естественных врагов достигает высокой численности толь-

ко после того, как популяция хозяина или жертвы сильно возрастает, и поэтому вызывает действительно высокую смертность только когда хозяин или жертва достигает экономически опасного уровня.

Последние работы позволяют думать, что при этих условиях биологическая борьба зависит от создания высокого уровня паразитизма или хищничества к началу вегетационного периода. Работа Хасси и Парра [78] показывает один из способов, как этого добиться. Они нашли, что с красным паутинным клещиком (рис. 68, С), вредящим тепличной культуре огурцов, можно успешно бороться с помощью хищного клеща *Phytoseiulus persimilis*, если паутинных клещей «преднамеренно интродуцировать на каждое растение огурца через несколько дней после посадки, поместив на каждое растение кусочек листа фасоли с 10—20 самками клеща. Паутинным клещам дают размножаться, пока средний лист не будет поврежден на 0,4... после чего на каждое второе растение высаживаются два клопа-хищника» [79]. Таким образом, только увеличивая популяцию жертв в начале сезона и обеспечивая их более или менее равномерное распределение, создают условия для достаточно быстрого размножения хищников и эффективного взаимодействия в течение лета без каких-либо дальнейших мероприятий.

Аналогичный метод был разработан Паркером [113] для борьбы с белянкой репной (*Pieris rapae*), гусеницы которой повреждают все капустные культуры (рис. 72, А). Паркер выяснил, что весенние популяции бракониды *Apanteles glomeratus*, паразита репной белянки, становятся активными примерно за две недели до появления белянок и что первые два поколения белянки слишком малочисленны, чтобы паразиты могли размножиться достаточно и подавлять последующие популяции *Pieris* в том же сезоне. Путем выпуска и хозяев, и паразитов в начале каждого сезона было достигнуто эффективное подавление репной белянки в течение всего сезона.

Эти примеры биологической борьбы показывают, насколько важно изучать возможности повышения эффективности местных или интродуцированных паразитов после их обоснования. Обеспечение дополнительной пищи для взрослых особей естественных врагов может помочь быстрому росту их популяций. Хейген и др. [57] убедительно показали, что опрыскивание люцерны искусственной подкормкой для таких хищников, как журчалки, кок-

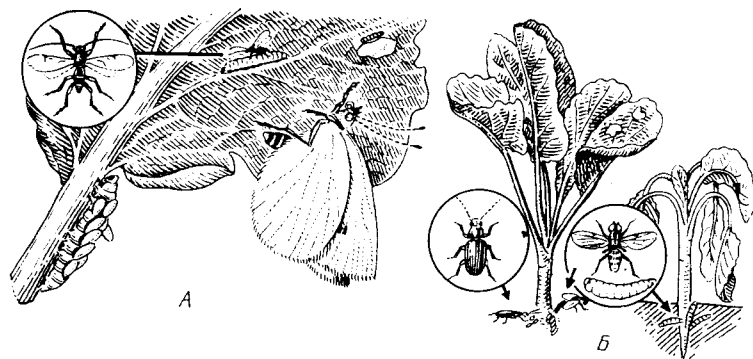


Рис. 72.

А — репная белянка (*Pieris rapae*), откладывающая яйцо на лист капусты. Над ней две маленьких гусеницы: на одной из них паразит *Apanteles glomeratus* (увеличен слева). Внизу слева — коконы *Apanteles* на большой умирающей гусенице. В — здоровая и увядающая рассада капусты. Капустная муха откладывает яйца (слева) и ее личинки на корнях увядающего растения (справа). В кружках: жужельница *Bembidion lampros* и *Erioischia brassicae* — муха и личинка.

циннеллиды (жуки-коровки) и златоглазки, повышало их эффективность против тлей. Эти питательные субстраты не только привлекали хищников с соседних территорий, но и повышали их плодовитость.

Изменение агротехники может оказаться важным средством предотвращения высокой смертности или эмиграции полезных насекомых, часто наблюдаемых после уборки люцерны. Люцерновая тля (*Therioaphis maculata*) — важный вредитель в Калифорнии. На эту тлю нападает большое число естественных врагов, эффективность которых можно повысить, тщательно планируя размещение полей и сроки уборки люцерны. Данные таблицы 20 показывают, как скашивание люцерны чередующимися полосами способствует повышению численности естественных врагов.

В этой главе мы стремились подчеркнуть, что при некоторых условиях классические формы биологической борьбы могут оставаться очень эффективным средством борьбы с вредителями. Неудачи происходили по столь различным причинам, что интродукция конкретного паразита это единственная реальная проверка его эффективности. Мы не согласны с Тернбуллом и Чантом [142] и Тернбуллом [141], что множественная интродукция естественных врагов может создать угрозу биологической

Таблица 20 [123]

Группы естественных врагов	Плотность популяции естественных врагов на 1 м ² люцернового поля	
	обычная агротехника	полосные посевы
Жуки-коровки:		
{ взрослые жуки	11	51
{ личинки	3	57
Личинки златоглазок	48	51
Паразиты тлей	17	71
Хищные клопы	49	99
Клещи, питающиеся тлями	26	270
Всего	154	599

борьбе. Их мнение не подтверждается ни теоретически (см. гл. 4), ни практическим опытом. Модели системы хо-зяин — паразит теперь достигли такой зрелости, когда они могут указать, какие поисковые свойства наиболее вероятно приведут к устойчивым и сильно сокращенным популяциям. Мы надеемся, что такие модели помогут в выборе наиболее подходящих паразитов (в том что касается их поисковой способности) для конкретных программ биологической борьбы. Текущие работы по использованию популяций местных естественных врагов указывают на то, что эта форма биологической борьбы тоже может приобрести большое значение, особенно в программах интегрированной борьбы.

Местные популяции паразитов и хищников часто могли бы быть более важной причиной смертности вредителей, если бы их не подавляли инсектицидами при попытках добиться «химической защиты». Примерно один из каждых 10 видов животных — это паразитическое насекомое. Сюда относятся как паразиты, так и паразитоиды, но не включено большое число хищных видов. Вероятно, мы не ошибемся, если скажем, что почти половина всех видов насекомых питается другими насекомыми. Мы приводим эти грубые оценки, чтобы подчеркнуть, насколько важными могут быть естественные враги как факторы смертности, помогающие удерживать другие виды насекомых на относительно низких уровнях численности. Лучшее доказательство этого — косвенное — это многие хорошо документированные случаи, когда применение инсектицидов приводило к усиленному размножению вре-

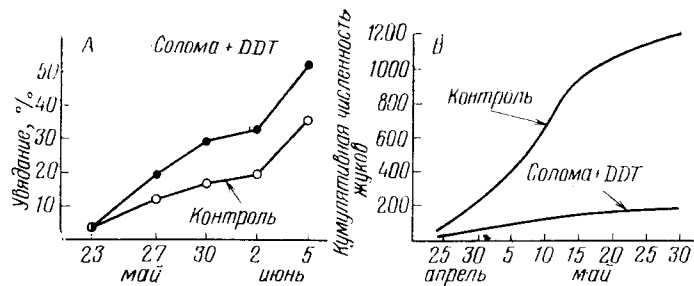


Рис. 73. Влияние ограждения растений цветной капусты валиком соломы, пропитанной ДДТ:

А — на обработанной делянке большая доля растений увяла от повреждения личинками капустной мухи (*Erioischia*); Б — на обработанной делянке в ловушках найдено меньше жуков *Bembidion*, питающихся яйцами капустной мухи [170].

дителей или к появлению новых вредителей вследствие уничтожения местных естественных врагов. Хороший пример этого рода приводят Райт и др. [170] (рис. 73, А). Они окружили делянку цветной капусты, которая подвергалась нападению капустной весенней мухи (*Erioischia brassicae*), соломенным жгутом, пропитанным ДДТ. Процент растений, увядших от повреждения корней, был выше, чем на контрольной необработанной делянке. Рисунок 73, Б показывает, что это обусловлено сравнительно сильным действием такой обработки инсектицидом на бегунчиков из семейства жуков *Bembidion lampros*), которые поедают много яиц капустной весенней мухи. Это пример увеличения численности вредителя после экспериментальной обработки инсектицидом. Есть также много случаев, когда уничтожение естественных врагов приводило к появлению новых видов вредителей. Так, Конуэй [30] доказал, что появление новых вредителей деревьев какао в Малайзии коррелировало с периодами применения инсектицидов. Вуд [168, 169] сообщал, как применение стойких инсектицидов против второстепенных вредителей привело к нескольким серьезным вспышкам размножения листоедов масляной пальмы в Малайзии. «Лечение» оказалось хуже болезни. Смит [130] описал почти аналогичный случай с хлопчатником в долине Канете в Перу. В обеих странах проблемы борьбы с вредителями были в основном преодолены таким применением пестицидов, чтобы оказывать минимальное действие на популяции естественных врагов.

До середины этого столетия широко было распространено мнение, что инсектициды будут наиболее эффективным долговременным решением проблем вредных насекомых, но постепенно это мнение изменилось [99]. Для этого имелись четыре главные причины.

1. У многих основных вредителей возникла устойчивость к целому спектру соединений, причем воздействию некоторых из них эти насекомые никогда не подвергались.

2. Увеличенные дозы инсектицидов, необходимые для удовлетворительного истребления насекомых, обходятся дорого и могут привести к прямому повреждению культур или к проблеме увеличения остатков химикатов в товарной продукции.

3. Установлено, что стойкие инсектициды, вроде хлорированных углеводородов (например, ДДТ), накапливаются в животных в конце пищевых цепей в районах, очень удаленных от мест применения инсектицидов. Хлорированные углеводороды были найдены в пресноводных животных, в океанических рыбах и даже в птицах и тюленях на Антарктическом континенте. Первые из применявшихся методов анализа оставляли некоторые сомнения в отношении природы и происхождения обнаруженных хлорированных соединений — из инсектицидов или из аналогичных хлорированных соединений, используемых в красках, и т. п.

4. Доля инсектицида, используемая в обычных программах опрыскивания, фактически проникающая в организм видов, против которых они применялись, исключительно мала.

Были срочно изучены новые и более специфичные методы решения проблемы. Вот некоторые из них: специфические половые аттрактанты, привлекающие насекомых в ловушки, где они могут быть убиты небольшим количеством инсектицида; репелленты, которые не позволяют самкам насекомых откладывать яйца на культурные растения или делают эти растения неприемлемыми для личинок; синтетические гормоны, аналоги ювенильных и личиночных гормонов насекомых, нарушающие развитие насекомого, и химикаты или облучение рентгеновскими или гамма-лучами для стерилизации насекомых.

Во многих случаях успешно применялась стерилизация самцов. Мясная муха *Cochliomyia hominivorax* откладывает яйца в небольшие ранки крупного рогатого скота (или человека), и последствия этого очень сходны с по-

следствиями нападения зеленой мясной мухи на овец (главы 2 и 3). Экономический ущерб от этого вредителя в южных штатах США достигал примерно 120 млн. долл. в год. В качестве предварительного опыта эти мухи были искусственно размножены в больших количествах, самцы были стерилизованы облучением и затем выпущены на небольшом острове Кюрасао в Карибском море. Стерилизованные самцы должны были численно превосходить местных самцов и спариваться с дикими самками, яйца которых в этом случае были бы бесплодными. Через несколько поколений этот опыт привел к полному искоренению вредителя на острове. Тот же метод был применен в США, где эта муха была уничтожена в южных штатах при затрате в 60 млн. долл. Поскольку эта муха все еще обитает в Мексике, выпуск стерилизованных самцов вдоль границы США и Мексики продолжается для предотвращения повторной инвазии. Текущие затраты на поддержание такого «санитарного барьера» составляют около 6 млн. долл. в год. По некоторым сообщениям [2], немногие мухи преодолевают этот барьер, но даже если бы всю программу пришлось повторить, экономический выигрыш от этого метода борьбы с вредителем весьма значителен.

Подобно инсектицидам, все эти методы имеют один недостаток, ограничивающий их полезность. Если вредителя не искоренить полностью, как это было с *Cochliomyia hominivorax* на острове Кюрасао, то после любого сокращения численности она может очень быстро возрасти до первоначального уровня [153]; скорость восстановления зависит от того, насколько мощными были зависящие от плотности влияния, первоначально регулировавшие популяцию вредителя (см. гл. 2). Чтобы предотвратить это восстановление, искусственные ограничители должны действовать в каждом поколении, заменяя факторы смертности, действие которых прекратилось. Можно привести пример, основанный на методе стерилизации самцов: рассмотрим модель популяции, в которой при низких плотностях популяции численность вредителя может за одно поколение возрасти в 10 раз. Тогда для сокращения популяции стерилизованные самцы должны численно превосходить диких фертильных самцов в отношении не менее 9 : 1, а если спаривание происходит многократно, то в еще большем отношении. Если невозможно обеспечить массовое разведение этого вредителя простым

и дешевым способом, то такая программа разведения может оказаться слишком дорогой.

Очевидно, преимущество обычной биологической борьбы состоит в том, что затраты нужны только на тщательную проверку и довольно небольшую первоначальную интродукцию. После этого всю работу делают насекомые, не требуя дальнейших расходов.

Чтобы в будущем борьба с вредителями велась на разумной научной основе, биологическая система, в которую мы хотим вмешаться, должна быть достаточно хорошо понята, чтобы смоделировать ее математически и иметь возможность предсказать, какой метод даст наилучшие результаты. Если эта книга поможет найти способы сделать это так, чтобы мы могли разумно регулировать популяции, то она выполнит свое назначение.

1. Andrewartha H. G., Birch L. C. (1954). The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.
2. Anon. (1973). The screw worm strikes back. *Nature, Lond.*, **242**, 493—4.
3. Auer C. (1968). Erste Ergebnisse einfacher Modelluntersuchungen über die Ursachen der Populationsbewegung des grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* Gn. (= *Z. griseana* Hb.) im Oberengadin, 1949/66. *Z. angew. Ent.*, **62**, 202—235.
4. Avala F. J. (1969). Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature, Lond.*, **224**, 1076—1079.
5. Avala F. J. (1970). Invalidation of principle of competitive exclusion defended. *Nature, Lond.*, **227**, 89—90.
6. Bakker K. (1961). An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*. *Archs neerl. Zool.*, **14**, 200—281.
7. Bakker K. (1964). Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies. *Z. angew. Ent.*, **53**, 187—208.
8. Bakker K. (1969). Selection for rate of growth and its influence on competitive ability of larvae of *Drosophila melanogaster* (Dipt., Drosophilidae). *Neth. J. Zool.*, **19**, 541—595.
9. Baltensweiler W. (1964). *Zeiraphera griseana* Hubner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles. *Can. Ent.*, **96**, 792—800.
10. Baltensweiler W. (1968). The cyclic population dynamics of the grey larch tortrix, *Zeiraphera griseana* Hubner (= *Semiasia diniana* Guenée) (Lepidoptera: Tortricidae). In Southwood, T. R. E. (Ed.) *Insect Abundance. Symp. R. ent. Soc. Lond.*, **4**, 88—97.
11. Baron S. (1972). The desert locust. Eyre Methuen, London.
12. Bartlett M. S. (1949). Fitting a straight line when both variables are subject to error. *Biometrics* **5**, 207—212.
13. Beaver R. A. (1966). The development and expression of population tables for the bark beetle *Scolytus scolytus* (F.). *J. Anim. Ecol.*, **35**, 27—41.
14. Bess H. A., Bosch R. van den, Haramoto F. H. (1961). Fruit fly parasites and their activities in Hawaii. *Proc. Hawaii ent. Soc.*, **17**, 367—378.
15. Birch L. C. (1953). Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects. I. The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. *Ecology*, **34**, 608—711.
16. Birch L. C. (1957). The role of weather in determining the distribution and abundance of animals. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, **22**, 203—218.
17. Birch L. C., Park T., Frank M. B. (1951). The effect of intraspecies and interspecies competition on the fecundity of two species of flour beetles. *Evolution*, Lancaster, Pa., **5**, 116—132.
18. Blais J. R. (1965). Spruce budworm outbreaks in the past three centuries in the Laurentide Park, Quebec. *Forest Sci.*, **11**, 130—138.
19. Blank T. H., Southwood T. R. E., Cross D. J. (1967). The ecology of the partridge. I. Outline of population processes with particular reference to chick mortality and nest density. *J. Anim. Ecol.*, **36**, 549—556.
20. Broadhead E., Wapshere A. J. (1966). *Mesopsocus* populations on larch in England—the distribution and dynamics of two closely-related coexisting species of Psocoptera sharing the same food resource. *Ecol. Monogr.*, **36**, 327—388.
21. Buchner C. H. (1969). The common shrew (*Sorex araneus*) as a predator of the winter moth (*Operophtera brumata*) near Oxford, England. *Can. Ent.*, **101**, 370—375.
22. Burnett T. (1956). Effects of natural temperatures on oviposition of various numbers of an insect parasite (Hymenoptera, Chalcididae, Tenthredinidae). *Ann. ent. Soc. Am.*, **49**, 55—59.
23. Burnett T. (1958). A model of host—parasite interaction. *Proc. 10th Int. Congr. Ent.*, **2**, 679—686.
24. Buxton P. A., Lewis D. J. (1934). Climate and tsetse flies: laboratory studies upon *Glossina submorsitans* and *G. tachinoides*. *Phil. Trans. R. Soc.*, (B) **224**, 175—240.
25. Campbell R. W. (1967). The analysis of numerical change in gypsy moth populations. *Forest Sci. Monogr.*, **15**, 1—33.
26. Canning E. U. (1960). Two new microsporidian parasites of the winter moth, *Operophtera brumata* (L.) *J. Parasit.*, **46**, 755—763.
27. Cheng L. (1970). Timing of attack by *Lypha dubia* Fall. (Diptera: Tachinidae) on the winter moth *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera: Geometridae) as a factor affecting parasite success. *J. Anim. Ecol.*, **39**, 313—320.
28. Clark L. R., Geier P. W., Hughes R. D., Morris R. F. (1967). The ecology of insect populations in theory and practice. Methuen, London.
29. Clausen C. P. (1956). Biological control of insect pests in the continental United States. *Tech. Bull. U. S. Dep. Agric.*, **1139**, i-vi, 1—151.
30. Conway G. (1972). Ecological aspects of control in Malaysia. In Farrar M. T. and Milton J. P. (Eds) *Careless Technology: Ecology and International Development*.
31. Cook L. M. (1971). Coefficients of natural selection. Hutchinson University Library, London, pp. 207.
32. Coope G. R. (1970). Interpretations of quaternary insect fossils. *A. Rev. Ent.*, **15**, 97—120.
33. Corbet P. S. (1956). Environmental factors influencing the induction and termination of diapause in the Emperor Dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *J. exp. Biol.*, **33**, 1—14.
34. Corbet P. S. (1962). A biology of dragonflies. Witherby Ltd., London.
35. Crombie A. C. (1945). On competition between different species of graminivorous insects. *Proc. R. Soc. (B.)*, **132**, 362—395.
36. Crombie A. C. (1946). Further experiments on insect competition. *Proc. R. Soc. (B.)*, **133**, 76—109.

37. Davidson J. (1944). On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *J. Anim. Ecol.*, **13**, 26—38.
38. Davidson J., Andrewartha H. G. (1948a) Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera). *J. Anim. Ecol.*, **17**, 193—199.
39. Davidson J., Andrewartha H. G. (1948b). The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuations in the size of a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera). *J. Anim. Ecol.*, **17**, 200—222.
40. DeBach P. (1965) Weather and the success of parasites in population regulation. *Can. Ent.*, **97**, 848—863.
41. DeBach P. (1971) The use of imported natural enemies in insect pest management ecology. *Proc. Tall Timbers Conf. on Ecol. Anim. Control by Habitat Management*, No 3, 1971, pp. 211—233. Tallahassee, Florida.
42. DeBach P., Smith H. S. (1941) The effect of host density on the rate of reproduction of entomophagous parasites. *J. econ. Ent.*, **34**, 741—745.
43. DeBach P., Rosen D., Kennett C. E. (1971). Biological control of coccids by introduced natural enemies. In Huffaker C. B. (Ed.) *Biological Control*, pp. 165—194. Plenum Press, New York.
44. DeBach P., Sundby P. A. (1963) Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia* **34**, 105—166.
45. Doxon A. F. G. (1958) The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid beetle *Adalia decempunctata* (L.). *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **110**, 319—334.
46. Doult R. L. (1954) An evaluation of some natural enemies of the olive scale. *J. econ. Ent.*, **47**, 39—43.
47. Duncan D. P., Hodson A. C. (1958) Influence of the forest tent caterpillar upon the Aspen forests of Minnesota. *Forest Sci.*, **4**, 71—93.
48. East R. (1974) Predation on the soil-dwelling stages of the winter moth at Wytham Woods, Berkshire. *J. Anim. Ecol.* **43**, 611—626.
49. Embree D. G. (1965) The population dynamics of the winter moth in Nova Scotia, 1954—1962. *Mem. ent. Soc. Can.*, **46**, 1—57.
50. Embree D. G. (1966). The role of introduced parasites in the control of the winter moth in Nova Scotia. *Can. Ent.*, **98**, 1159—1168.
51. Embree D. G. (1971). The biological control of the winter moth in eastern Canada by introduced parasites. In Huffaker C. B. (Ed.) *Biological Control*, pp. 217—226. Plenum Press, New York.
52. Frank J. H. (1967) The effect of pupal predators on a population of winter moth, *Operophtera brumata* (L.) (Hydriomenidae). *J. Anim. Ecol.*, **36**, 611—621.
53. Fuller M. E. (1934) The insect inhabitants of carrion: a study in animal ecology. *Bull. Coun. scient. Ind. Rés. Melb.*, **82**, 1—62.
54. Gause G. F. (1934) The struggle for existence. Hafner, New York (reprinted 1964).
55. Gause G. F., Witt A. A. (1935). Behavior of mixed populations and the problem of natural selection. *Am. Nat.*, **69**, 596—609.
56. Gilpin M. E., Justice K. E. (1972). Reinterpretation of the invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature, Lond.*, **236**, 273—301.
57. Hagen K. S., Sawall E. F., Tassan R. L. (1970) The use of food sprays to increase effectiveness of entomophagous insects. *Proc. Tall Timbers Conf. on Ecological Animal Control by Habitat Management*, **2**, 59—81.
58. Hardwick D. F. (1971) The «phenological date» as an indicator of the flight period of noctuid moths. *Can. Ent.*, **103**, 1207—1216.
59. Hassell M. P. (1966) Evaluation of parasite or predator responses. *J. Anim. Ecol.*, **35**, 65—75.
60. Hassell M. P. (1968) The behavioural response of a tachinid fly (*Cyzenis albicans* (Fall.) to its host, the winter moth (*Operophtera brumata* (L.)) *J. Anim. Ecol.*, **37**, 627—639.
61. Hassell M. P. (1969a) A study of the mortality factors acting upon *Cyzenis albicans* (Fall.), a tachinid parasite of the winter moth *Operophtera brumata* (L.). *J. Anim. Ecol.*, **38**, 329—339.
62. Hassell M. P. (1969b) A population model for the interaction between *Cyzenis albicans* (Fall.) (Tachinidae) and *Operophtera brumata* (L.) (Geometridae) at Wytham, Berk. *J. Anim. Ecol.*, **38**, 567—576.
63. Hassell M. P. (1971a) Mutual interference between searching insect parasites. *J. Anim. Ecol.*, **40**, 473—486.
64. Hassell M. P. (1971b) Parasite behaviour as a factor contributing to the stability of insect host-parasite interactions. In Boer, P. J. den, Gradwell G. R. (Eds.) *Dynamics of populations. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.* Österbeek, 1970, pp. 366—379, Wageningen.
65. Hassell M. P., May R. (1973) Stability in insect host-parasite models. *J. Anim. Ecol.*, **42**, 693—726.
66. Hassell M. P., May R. M. (1974) Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* **43**, 567—594.
67. Hassell M. P., Rogers D. J. (1972) Insect parasite in the development of population models. *J. Anim. Ecol.*, **41**, 661—676.
68. Hassell M. P., Varley G. C. (1969) New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature, Lond.*, **223**, 1133—1137.
69. Higgins L. G., Riley N. D. (1970) A field guide to the butterflies of Britain and Europe. Collins, London.
70. Hodson A. C. (1941) An ecological study of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hbn., in northern Minnesota. *Tech. Bull. Minn. agric. Exp. Sta.*, **148**, 1—55.
71. Holling C. S. (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.*, **91**, 385—398.
72. Holling C. S. (1966) The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. ent. Soc. Can.*, **48**, 1—86.
73. Hopkins A. D. (1918) Periodical events and natural law as a guide to agricultural research and practice. *Mon. Weath. Rev. U. S. Dep. Agric. Suppl.* **9**, 1—42.
74. Howard L. O., Fiske W. F. (1911) The importation into the United States of the parasites of the gipsy-moth and the brown-tail moth. *Bull. Bur. Ent. U. S. Dep. Agric.*, **91**, 1—312.

75. Huffaker C. B., Kennett C. E. (1966) Studies of two parasites of olive scale, *Parlatoria oleae* (Colvée). IV. Biological control of *Parlatoria oleae* (Colvée) through the compensatory action of two introduced parasites. *Hilgardia*, **37**, 283—335.
76. Huffaker C. B., Kennett C. E. (1969). Some aspects of assessing efficiency of natural enemies. *Can. Ent.*, **101**, 425—447.
77. Huffaker C. B., Kennett C. E., Finney G. L. (1962) Biological control of olive scale, *Parlatoria oleae* (Colvée), in California by imported *Aphytis maculicornis* (Masi) (Hymenoptera: Aphelinidae). *Hilgardia*, **32**, 541—636.
78. Hussey N. W., Parr W. J. (1963) The effect of glasshouse red spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) on the yield of cucumbers. *J. hort. Sci.*, **38**, 255—263.
79. Hussey N. W., Bravenboer L. (1971) Control of pests in glasshouse culture by the introduction of natural enemies. In Huffaker C. B. (Ed.) *Biological Control*, pp. 195—216. Plenum Press, New York.
80. Johnson C. G. (1969) Migration and dispersal of insects by flight. Methuen, London.
81. Key K. H. L. (1945) The general ecological characteristics of the outbreak areas and outbreak years of the Australian plague locust (*Chortoicetes terminifera* Walk.) *Bull. Counc. scient. ind. Res. Melb.*, **186**, 1—127.
82. Klomp H. (1962) The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations. *Archs neerl. Zool.*, **15**, 68—109.
83. Klomp H. (1966) The dynamics of a field population of the pine looper, *Bupalus piniarius* L. (Lep., Geom.). *Adv. ecol. Res.*, **3**, 207—305.
84. Koebele A. (1890) Report of a trip to Australia made under direction of the Entomologist to investigate the natural enemies of the Fluted Scale. *Bull. Bur. Ent. U. S. Dep. Agric.*, **21** (Rev. Ed.), 1—32.
85. Kowalski R. (1974) The biology and behaviour of solidwelling beetles which prey on winter moth. Thesis, Oxford University.
86. Krebs J. R. (1970a) Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. *Ecology*, **52**, 2—22.
87. Krebs J. R. (1970b) Regulation of numbers in the Great Tit (Aves: Passeriformes). *J. Zool., Lond.*, **162**, 317—333.
88. Kuenen D. J. (1958) Some sources of misunderstanding in the theories of regulation of animal numbers. *Archs neerl. Zool*, **13**, Suppl. 1, 335—341.
89. Lees A. D. (1955) The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge University Press, Cambridge.
90. Lloyd M. (1965) Laboratory studies with confined cannibalistic populations of flour beetles (*Tribolium castaneum*) in a cold-dry environment. I. Data for 24 unmanipulated populations. *Tribolium Info. Bull.*, **8**, 89—123.
91. Lloyd M. (1968) Self regulation of adult numbers by cannibalism in two laboratory strains of flour beetles (*Tribolium castaneum*). *Ecology*, **49**, 245—259.
92. Lloyd M., Dubas H. S. (1966) The periodical cicada problem. I. Population ecology. *Evolution, Lancaster, Pa.*, **20**, 133—149.
93. Lotka A. J. (1925) Elements of physical biology. Baltimore.
94. Lotka A. J. (1931) The structure of growing population. *Hum. Biol.*, **3**, 459—493.
95. Lotka A. J. (1932) The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *J. Wash. Acad. Sci.*, **22**, 461—469.
96. Luck R. F. (1971) An appraisal of two methods of analysing insect life tables. *Can. Ent.*, **103**, 1261—1271.
97. McNew G. L. (1971) The Boyce Thompson Institute programme in forest entomology that led to the discovery of pheromones in bark beetles: Symposium on Population Attractants. *Contr. Boyce Thompson Inst. Pl. Res.*, **24** (1970), 251—262.
98. Malthus T. R. (1798). An essay on the principle of population as it effects the future improvements of society. London. (Reprinted by Macmillan, New York.).
99. Mellanby K. (1967). Pesticides and pollution. Collins, London.
100. Mertz D. B., Davies R. B. (1968). Cannibalism of the pupal stage by adult flour beetles: an experiment and a stochastic model. *Biometrics*, **24**, 247—275.
101. Metcalfe J. R., Breniere J. (1969) Egg parasites (*Trichogramma* spp.) for control of sugar cane moth borers. In *Pests of sugar cane*, pp. 81—115. Elsevier.
102. Miller R. S. (1964) Larval competition in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Ecology*, **45**, 132—148.
103. Milne A. (1957) Theories of natural control of insect populations. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, **22**, 253—271.
104. Morris R. F. (1959) Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology*, **40**, 580—588.
105. Morris R. F. (1963). The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Mem. ent. Soc. Can.*, **31**, 1—332.
106. Muldrew J. A. (1953). The natural immunity of the larch sawfly (*Pristiphora erichsonii* (Htg.) to the introduced parasite *Mesoleius tenthredinis* Morley in Manitoba and Saskatchewan. *Can. J. Zool.*, **31**, 313—332.
107. Murdie G., Hassell M. P. (1973) Food distribution, searching success and predator-prey models. *Proc. Sump. Math. Theory Dynamics Biol. Popul.* 1972 (ed. M. S. Bartlett, R. W. Hiorns) pp. 87—101. Academic Press, London and New York.
108. Nicholson A. J. (1933) The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, **2**, 132—178.
109. Nicholson A. J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Aust J. Zool.*, **2**, 9—65.
110. Nicholson A. J., Bailey V. A. (1935) The balance of animal populations. Part I. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1935, 551—598.
111. Park T. (1948) Experimental studies of interspecies competition. I. Competition between populations of the flour beetles, *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecol. Monogr.*, **18**, 265—308.
112. Park T. (1954) Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiol. Zool.*, **27**, 177—238.
113. Parker F. D. (1971) Management of pest populations by manipulating densities of both hosts and parasites through periodic releases. In Huffaker C. B. (Ed.) *Biological Control*, pp. 365—376. Plenum Press, New York.

114. Pearl R., Reed L. J. (1920) On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Pros nat. Acad. Sci., U. S. A.*, **6**, 175—188.
115. Pontin A. J. (1969) Experimental transplantation of nestmounds of the ant *Lasius flavus* (F.) in a habitat containing also *L. niger* (L.) and *Myrmica scabrinodis* Nyl. *J. Anim. Ecol.*, **38**, 747—754.
116. Reddingius J. (1971) Models as research tools. In Boer P. J. den, Gradwell G. R. (Eds.) Dynamics of Populations. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. Oosterbeek 1970*, pp. 64—76.
117. Richards O. W., Waloff N. (1954) Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-Locust Bull.*, **17**, 1—182.
118. Ricker W. E. (1954) Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **11**, 559—623.
119. Rogers D. J. (1972) Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.*, **41**, 369—383.
120. Rogers D. J., Hassell M. P. (1974) General models for insect parasite and predator searching behaviour: inference. *J. Anim. Ecol.*, **43**, 239—253.
121. Royama T. (1971) A comparative study of models for predation and parasitism. *Researches Popul. Ecol. Kyoto Univ. Suppl.*, **1**, 1—91.
122. Sang J. H. (1950) Population growth in *Drosophila* cultures. *Biol. Rev.*, **25**, 188—219.
123. Schlinger E. I., Dietrick E. J. (1960) Biological control of insect pests aided by strip-farming alfalfa in experimental program. *Calif. Agric.*, **14**, 8—9.
124. Schvester D. (1971) *Matsucoccus feytaudi* Dic. et «Dépérissement» du Pin maritime. In La lutte en forêt. *Ann. Zool.—Ecol. anim.*, Numéro hors série, pp. 139—151. (Institut National de la Recherche Agronomique Publ. 71—3).
125. Schwerdtfeger F. (1935) Studien über den Massenwechsel einiger Forstschädlinge. *Z. Forst- u. Jagdw.*, **67**, 15—38, 85—104, 449—482, 513—540.
126. Schwerdtfeger F. (1941) Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. *Z. angew. Ent.*, **28**, 254—303.
127. Shelford V. E. (1927) An experimental investigation of the relations of the codling moth to weather and climate. *Bull. Ill. St. nat. Hist. Surv.*, **16**, 311—440.
128. Smith F. E. (1961) Density dependence in the Australian Thrips. *Ecology*, **42**, 403—407.
129. Smith H. S. (1935) The role of biotic factors in the determination of population densities. *J. econ. Ent.*, **28**, 873—898.
130. Smith R. F. (1969) The new and the old in pest control. *Accademia Nazionale dei Lincei. Quaderno N. 128—Atti del Convegno internazionale sul tema: Nuove prospettive nella lotta contro gli insetti nocivi* (Roma, 16—18 settembre 1968) pp. 21—30.
131. Snedecor G. W., Cochran W. G. (1967) Statistical methods. (6th edition). Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
132. Solomon M. E. (1949) The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, **18**, 1—35.
133. Southern H. N. (1970) The natural control of a population of Tawny Owls (*Strix aluco*). *J. Zool., Lond.*, **162**, 197—285.
134. Southwood T. R. E. (1966) Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Methuen, London.
135. Springett B. P. (1968) Aspects of the relationship between burying beetles, *Necrophorus* spp. and the mite, *Poecilochirus necrophori* Vitz. *J. Anim. Ecol.*, **37**, 417—424.
136. Taylor T. H. C. (1937) The biological control of an insect in Fiji. An account of the coconut leaf mining beetle and its parasite complex. Imperial Institute of Entomology, London.
137. Thompson G. H., Skinner E. R. (1960) The alder wood-wasp and its insect enemies. (16 mm film in colour distributed by Oxford Scientific Films Ltd., Long Handborough, Oxon.).
138. Thompson W. R. (1924) La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hasard. *Anpls. Fac. Sci. Marseille*, **2**, 69—89.
139. Thompson W. R. (1930) The utility of mathematical methods in relation to work on biological control. *Ann. appl. Biol.*, **17**, 641—648.
140. Townes H. (1972) Ichneumonidae as biological control agents. *Proc. Tall Timbers Conf. on ecological animal control by habitat management*, **3**, 235—248.
141. Turnbull A. L. (1967) Population dynamics of exotic insects. *Bull. ent. Soc. Am.*, **13**, 333—337.
142. Turnbull A. L., Chant D. A. (1961) The practice and theory of biological control of insects in Canada, *Can. J. Zool.*, **39**, 697—753.
143. Turnock W. J. (1972) Geographical and historical variability in population patterns and life systems of the larch sawfly (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Can. Ent.*, **104**, 1883—1900.
144. Turnock W. J. (1973) Factors influencing the fall emergence of *Bessa harveyi* (Tachinidae: Diptera). *Can. Ent.*, **105**, 399—409.
145. Turnock W. J., Muldrew J. A. (1971) Parasites. From: Toward Integrated Control. U. S. D. A. Forest Service Research Paper NE-194, 59—87.
146. Uilyett G. C. (1947) Mortality factors in populations of *Plutella maculipennis* Curtis (Tineidae: Lep.), and their relation to the problem of control. *Ent. Mem. Dep. Agric. Un. S. Afr.*, **2**, 77—202.
147. Uvarov B. P. (1931) Insects and climate. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **79**, 1—247.
148. Varley G. C. (1947) The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). *J. Anim. Ecol.*, **16**, 139—187.
149. Varley G. C. (1949). Population changes in German forest pests. *J. Anim. Ecol.*, **18**, 117—122.
150. Varley G. C. (1959). The biological control of agricultural pests. *J. R. Soc. Arts*, **107**, 475—490.
151. Varley G. C. (1963). The interpretation of change and stability in insect populations. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (C.)*, **27**, 52—57.
152. Varley G. C. (1971) The effects of natural predators and parasites on winter moth populations in England. *Proc. Tall Timbers Conf. on Ecol. Anim. Control by Habitat Management*, No. 2. Tallahassee, Fla. 103—116.

153. Varley G. C. (1973) Population dynamics and pest control. In Price Jones D., Solomon M. E. (Eds) *Biology in pest and disease control*. Blackwell, Oxford.
154. Varley G. C., Edwards R. L. (1957) The bearing of parasite behaviour on the dynamics of insect host and parasite populations. *J. Anim. Ecol.*, **26**, 471—477.
155. Varley G. C., Gradwell G. R. (1963) Predatory insects as density dependent mortality factors. *Proc. 16 Int. Congr. Zool.*, **1**, 240.
156. Varley G. C., Gradwell G. R. (1968) Population models for the winter moth. In Southwood T. R. E. (Ed.) *Insect abundance. Symp. R. ent. Soc. Lond.*, **4**, 132—142.
157. Varley G. C., Gradwell G. R. (1970) Recent advances in insect population dynamics. *A. Rev. Ent.*, **15**, 1—24.
158. Varley G. C., Gradwell G. R. (1971a) Can parasites avoid competitive exclusion? *Proc. 13 Int. Congr. Ent. 1968*. **1**, 571—572.
159. Varley G. C., Gradwell G. R. (1971b) The use of models and life tables in assessing the role of natural enemies. In Huffaker C. B. (Ed.) *Biological Control*, pp. 93—112. Plenum Press, New York.
160. Verhulst P. F. (1838) Notice sur le loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.*, **10**, 113—121.
161. Volterra V. (1926) Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In Chaptman R. N., 1931, *Animal Ecology*, pp. 409—448. McGraw-Hill, New York.
162. Voûte A. D. (1946) Regulation of the density of the insect populations in virgin forests and cultivated woods. *Archs neerl. Zool.*, **7**, 435—470.
163. Voûte A. D. (1964) Harmonious control of forest insects. *Int. Rev. Forest. Res.*, **1**, 325—383.
164. Watson A. (1971) Key factor analysis, density dependence and population limitation in red grouse. In Boer P. J. den, Gradwell G. R. (Eds) *Dynamics in populations. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.* Oosterbeek, 1970, pp. 548—564. Wageningen.
165. Wellington W. G. (1957) The synoptic approach to studies of insects and climate. *A. Rev. Ent.*, **2**, 143—162.
166. White T. C. R. (1969) An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of Psyllids in Australia. *Ecology*, **50**, 905—909.
167. Witter J. A., Kulman H. M., Hodson A. C. (1972) Life tables for the forest tent caterpillar. *Ann. ent. Soc. Am.*, **65**, 25—31.
168. Wood B. J. (1968) Pests of oil palms in Malaysia and their control. The Incorporated Society of Planters, Kuala Lumpur, Malaysia.
169. Wood B. J. (1971) Development of integrated control programs for pests of tropical perennial crops in Malaysia. In Huffaker C. B. (Ed.) *Biological Control*, p. 422—457. Plenum Press, New York.
170. Wright D. W., Hughes R. D., Worrall J. (1960) The effect of certain predators on the numbers of cabbage root fly (*Ertotschia brassicae* (Bouché)) and on the subsequent damage caused by the pest. *Ann. appl. Biol.*, **48**, 756—763.

К главе 1

1. В таблице 1 изменения численности переданы многими способами. Вычертите график зависимости значения k (на оси ординат со шкалой от 0 до 2) от процента смертности (на оси абсцисс со шкалой от 0 до 100). Используйте цифры из таблицы 1 для расчета промежуточных точек. Проведите через них плавную линию.

2. Предположим, что последовательные учеты насекомого на протяжении жизни одного поколения были такими: 1000 яиц, 576 личинок первого возраста, 343 личинки второго возраста, 172 личинки третьего возраста, 93 личинки четвертого возраста, 51 предкуколка, 26 куколок и 11 взрослых особей. Выразите эти изменения, как это сделано в таблице 1.

Между какими последовательными стадиями:

- а) смертность максимальна?
- б) выживает наибольшая часть?
- в) погибает наибольшая часть?
- г) каково было значение k для (в) (с точностью до второго знака)?

Точность до третьего знака вполне достаточна для расчетов с помощью логарифмической линейки.

К главе 2

3. Опыт для демонстрации внутривидовой конкуренции. Наиболее подходящие насекомые — это такие, которых легко разводить и быстро завершающие развитие. Мы использовали комнатную муху или различных амбарных жуков. Пригодны также мясные мухи *Phormia*, а также *Drosophila*. Так же просты опыты с пресноводными ракообразными или с семенами цветковых растений. Поместите серии яиц (2, 4, 8, 16 и т. д.) на одинаковое количество субстрата. Анализ результатов нетруден, если закончить опыт, когда организмы завершили развитие, но еще не дали потомства (см. рис. 13 и табл. 3, строки А и В).

4. Перечертите линию P на рисунке 7, A на миллиметровую бумагу и разметьте шкалу для плотности популяции на оси абсцисс от 0 до 100 так, чтобы плотности популяции 100 соответствовала смертность 100%. Составьте таблицу смертности в процентах при плотностях популяции 1, 10, 20, 30, ..., 90, 99. Преобразуйте проценты смертности в значения k . Отложите их на ординате. Как далеко вы можете предугадать последствия смертности, зависящей от плотности, определенной таким образом?

5. Вычертите соответствующую кривую размножения, исходя из скорости размножения $F=2$. Пользуясь графиком на рисунке 8, C определите последовательные значения численности популяции для ряда поколений. Стабилизирует ли в этих условиях популяцию смертность, зависящая от плотности?

6. Вычертите на том же графике кривую размножения, принимая скорость размножения $F=3$. Опишите характер изменений по-

пуляции на протяжении ряда поколений. Будут ли популяции: а) устойчивыми, б) неустойчивыми в определенных границах, в) неопределенными, г) склонными к быстрому исчезновению?

7. На том же графике вычертите кривую для $F=5$. Какие из вышеперечисленных возможностей будут теперь правильными?

8. Вычертите для той же линии P на рисунке 7, A логарифмическую кривую размножения. Проведите диагонали, которые соответствуют скорости размножения $F=2, 3$ и 5 , и отметьте в соответствующих масштабах точки на оси ординат. Вы должны суметь найти графические конструкции, которые определяют: а) наивысшую величину F , при которой популяции склонны стабилизироваться; б) наименьшую величину F , при которой начинается исчезновение популяции.

9. Вычертите логарифмические кривые размножения, соответствующие зависящим от плотности соотношениям, определяемым кривыми Q, R и S на рисунке 7, A или какой-либо другой кривой по вашему выбору. По их форме определите пределы их способности стабилизировать модель популяции, в которой они являются единственной действующей формой смертности.

10. В таблице 3 строки A и B показывают численность взрослого потомства от различного числа жуков *Cathartus* и *Cryptolestes* в родительском поколении. Составьте для каждого вида таблицу численности потомства, деленной на численность родительской популяции. Составьте график, откладывая по оси абсцисс численность родительской популяции, а по оси ординат — численность потомства в расчете на 1 жука. Перестройте график, откладывая первоначальную численность на логарифмической шкале. Какой будет формула наиболее близкой прямой линии, проходящей через точки, найденные для каждого вида? (Достаточно точность до двух значащих цифр.)

11. В нижеприведенной таблице приведены результаты опыта, в котором разное число гусениц сухофруктовой огневки (*Ephestia cautella*), отрождающихся из считанного числа яиц, конкурировало за 25 г пищи (пшеничной муки грубого помола) (данные Д. Дж. Роджерса).

Первоначальное число яиц	10	20	50	100	200	400	800	1600	3200	5000
Число куколок	7,7	15	37	74	137	279	477	392	380	321

Вычислите значения k для смертности и составьте график значений k в зависимости от логарифма первоначального числа яиц. прокомментируйте полученные зависимости.

Вопросы: а) можно ли назвать конкуренцию между гусеницами «соперничеством» или «жесточкой конкуренцией»? б) описывается ли наклон линии для первых семи точек наилучшим образом коэффициентом $b=0,05, 0,2$ или $0,6$? в) будет ли для последних четырех точек b равно $0,4, 0,8$ или $1,2$? г) каково минимальное количество пищи, необходимое для получения одной куколки?

К главе 3

12. Опыты для демонстрации внутривидовой конкуренции. Взяв за основу план таблицы 3, проведите собственный опыт с различным числом особей двух конкурирующих видов. Можно начать либо с яиц, либо с взрослых особей. Можно взять пары таких конкурирующих видов, как *Drosophila melanogaster* и *D. subobscura* — светлые и тем-

ные плодовые мушки; виды *Tribolium*, которых использовал Парк (рис. 17) и др.; зеленые и синие мясные мухи (*Lucilia* и *Calliphora*). Это летний опыт, который лучше всего проводить на открытом воздухе из-за неприятного запаха. В этом случае можно очень быстро подсчитать пупарии или мух. Аналогичные опыты можно поставить с пресноводными ракообразными, с конкурирующими проростками и т. д. Для простоты анализа опыт нужно прекратить, когда первое поколение закончит свой рост и легче всего провести учет. Можно поставить более сложные опыты, когда одному виду предоставляется доступ к ограниченному количеству пищи раньше, чем второму.

13. Воспользуйтесь цифрами из таблицы 3, чтобы определить влияние на среднюю скорость размножения 16 *Cathartus* или 16 *Cryptolestes* добавления лишней особей того же или другого вида. Подумайте, как построить график влияний, который дал бы хорошую линейную зависимость.

Вопросы: а) Подтверждают ли полученные результаты уравнение 4? б) Какое отрицательное влияние сильнее — *Cryptolestes* на *Cathartus* или *Cathartus* на *Cryptolestes*?

К главе 4

14. Опыты по поисковому поведению. Если вы имеете запас паразитических или хищных насекомых, поставьте опыты, чтобы показать, как они обнаруживают своего хозяина или жертву. Если насекомых нет, то для демонстрации тех же принципов можно использовать поведение голодных комнатных или мясных мух, ищущих мелкие капельки сахарного раствора. Мух можно заставить ходить, склеив их крылья. Можно сделать площадку размером 40×40 см из двух стекол, разделенных деревянными рейками. Начертите на листе бумаги 64 квадрата 4×4 см. В 32 квадратах сделайте по середине одну четкую метку, на каждом из 16 квадратов по 2 метки, на 8 квадратах по 4 метки и на 4 квадратах группы из 8 меток. Положите на бумагу лист стекла, а на стекло над каждой меткой нанесите очень маленькую капельку сахарного раствора так, чтобы голодная муха не могла насытиться даже тридцатью такими капельками. Быстро уложите на края деревянные реечки, накройте другим стеклом и впустите муху. На верхнем стекле следите за ее движениями карандашом «стеклограф». Помощник может следить за часами и называть время, которое тоже можно отмечать. (Если воздух очень сух, то по краям площадки положите полоски влажной фильтровальной бумаги.)

а) Беспорядочны ли движения мухи?

б) Меняется ли частота поворотов при обнаружении пищи?

в) Имеется ли вероятность обнаружения капельки мухой независимо от близости других капелек?

Если муха прекращает движение, протрите стекло влажной тряпкой и нанесите свежие капельки раствора для другой мухи.

15. Данные о плотности хозяев и паразитов в таблице 21 взяты из серии опытов Де-Баха и Смита [42]. Хальцида *Nasonia vitripennis* искала в течение суток пупарии комнатной мухи, смешанные с определенным объемом пшеничных зерен. Для каждого сочетания плотности хозяина и паразита вычислите число хозяев, найденных одним паразитом, и поисковую площадь с помощью преобразованной формулы 4:

$$a = \frac{2,3}{P} \log \frac{N}{S}.$$

Таблица 21. Паразит *Nasonia* ищет в течение 1 суток пупарии комнатной мухи в определенном объеме пшеничных зерен

Плотность паразита	Плотность хозяина	
	в начале опыта (N)	в конце опыта (S)
Опыт А 18	36	15,4
21	31	12,9
18	26	11,0
15	22	11,3
11	23	14,3
9	29	18,3
11	37	23,5
Опыт Б 40	1	0,111
40	5	1,00
40	25	7,43
40	50	18,5
40	100	51,7
40	200	146,0
40	300	238,0

Для каждой из 14 групп цифр рассчитайте число хозяев, найденных одним паразитом, и вычислите поисковую площадь.

а) Определите характер функциональной реакции паразита на плотность хозяина.

б) Какими факторами можно объяснить различия в этих реакциях и в поисковых площадях в обоих опытах?

16. По таблице 22 вычислите «поисковую площадь» для каждой плотности паразита *Nemeritis canescens*, ищущего амбарную огневку (*Ephestia cautella*) при постоянной плотности ее популяции.

Составьте графики зависимости: а) a от P ; б) $\log a$ от $\log P$. Какая формула описывает эту зависимость?

Таблица 22. Паразит *Nemeritis* ищет гусениц амбарной огневки (*Ephestia*) [63]

Плотность паразита (P)	Плотность хозяина	
	начальная (N)	конечная (S)
1	532	449,6
2	532	439,5
4	532	410,4
8	532	376,9
16	532	355,5
32	532	311,8

17. Воспользуйтесь этой формулой для вычисления изменений в популяциях паразита и хозяина в следующей модели:

$$\log N_{n+1} = \log N_n - \frac{aP}{2,3} + \log F,$$

где первоначальная плотность хозяина (N_n) = 120, скорость роста популяции хозяина (F) = 2 и начальная плотность паразитов (P) = 50.

К главе 5

18. Данные таблицы 23 показывают результат использования модели популяции, иллюстрируя, как смертность, зависящая от плотности, влияет на корреляции. Эти данные описывают гипотетическую популяцию на протяжении 15 поколений. На популяцию действуют две формы смертности: 1) не зависящая от плотности смертность яиц (k_1), взятая из произвольных таблиц, которая представляет изменчивое влияние погоды, и 2) сильно зависящая от плотности смертность личинок (k_2).

Составьте кривые поколений для личинок и взрослых особей в логарифмическом масштабе и графики смертности яиц и личинок (используя значения k).

Вопросы: а) Какой формулой описывается k_2 в этой модели?

б) Почему не зависящее от плотности значение k_1 , которое было введено как случайный фактор, отрицательно коррелирует и с k_2 и с логарифмом плотности личинок?

Таблица 23. Модель популяции для упражнения 18

Поколение	Логарифм плотности яиц $\log N_E$	Смертность яиц k_1	Логарифм смертности личинок $\log N_L$	Смертность личинок k_2	Логарифм плотности взрослых особей $\log N_A$
1	2,00	...	1,50	...	0,30
2	2,00	...	1,09	...	0,21
3	1,91	...	1,61	...	0,32
4	2,02	...	1,92	...	0,38
5	2,08	...	1,18	...	0,23
6	1,93	...	1,03	...	0,20
7	1,90	...	1,40	...	0,28
8	1,98	...	1,38	...	0,27
9	1,97	...	1,27	...	0,25
10	1,95	...	1,85	...	0,37
11	2,06	...	2,06	...	0,41
12	2,11	...	1,81	...	0,36
13	2,06	...	1,46	...	0,29
14	1,99	...	1,69	...	0,33
15	2,03	...	1,23	...	0,24

К главе 6

19. Практическое упражнение. Возьмите пробу галлов василька *Centaurea nemoralis*. В них можно подсчитать выживших личинок и определить причины гибели остальных, определить личинок различных

паразитов, подсчитать и определить оболочки яиц различных эктопаразитов, таких, как *Torymus*, *Habrocytus*, *Eurytoma robusta* и др. Результаты можно свести в таблицу, подобную таблице 6, и перевести в соответствующую часть таблицы выживания для хозяина и паразитов. Можно использовать и какой-либо другой подходящий материал.

20. Если нет свежего материала, используйте выделенные цифры из таблиц 7 или 8. Вычислите для себя остальные цифры этих таблиц.

21. Последствия теории Николсона. Приняв скорость роста популяции галловой пестрокрылки (*Urophora*) равным 18 и поисковую площадь ее паразита *Eurytoma* $a=0,25$, рассчитайте устойчивые плотности хозяина и паразита при следующих вариантах:

1) *Eurytoma* является единственной причиной смертности *Urophora*, т. е.

$$P = \frac{2,3}{0,25} \log \frac{N}{S} = ?$$

и

$$P = 17N, N = ?;$$

2) 90% личинок *Urophora* погибает еще до нападения *Eurytoma*;
3) 90% личинок *Urophora*, уцелевших после нападения *Eurytoma*, погибает;

4) 90% личинок *Eurytoma* погибает;
5) 90% *Urophora*, уцелевших после нападения *Eurytoma*, и 90% личинок *Eurytoma* погибает.

22. Проведите расчеты для 8 последовательных поколений по условиям варианта 5 (90%-ная смертность уцелевших личинок *Urophora* и личинок *Eurytoma*), приняв за исходные плотности 6 взрослых *Urophora* и двух взрослых *Eurytoma*. а) В каком поколении популяция *Urophora* достигнет своего первого минимума? б) После скольких поколений популяция паразита сокращается до менее $1/10$ исходной численности?

К главе 7

В главах 7 и 8 рассмотрены в основном аналогичные проблемы, касающиеся насекомых с одним поколением в год. В более элементарных упражнениях для главы 7 использованы цифры, выведенные из моделей, чтобы показать, насколько хорошо действуют методы, когда мы знаем ответ. Более сложные упражнения для главы 8 логически продолжают их, и в некоторых из них используются полевые данные. При пользовании логарифмической линейкой анализ будет медленным, но если имеется небольшая счетно-решающая машина, он будет очень быстрым.

23. Составление простой таблицы выживания по данным учетов требует умеренного объема арифметических расчетов.

В таблице 24 приведены численности популяций, по которым можно составить таблицы выживания для хозяина и для паразита.

Данные для хозяина. Просмотр таблицы показывает, что скорость роста популяции от взрослых особей до личинок всегда гораздо меньше 100, так что 100 — удобное число, которое можно принять за потенциальную скорость роста популяции. Вычислите и запишите в виде таблицы следующее:

1) Численность яиц хозяина N_E , предполагая 100 яиц на взрослую особь; составьте таблицу $\log N_E = \log N_A + 2$.

Таблица 24. Числа в каждом столбце — последовательные подсчеты численности популяций. Первыми подсчитывают взрослых паразитов. После того как они нападут на личинок хозяина, личинок подсчитывают и отмечают, сколько из них содержат одного паразита. Численность взрослых особей хозяина, которые выходят в конце сезона, — это последнее число для каждого года.

Числа соответствуют плотности популяций на 1 м².

Год	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Взрослые паразиты P_A	—	1	1	3	6	15	47	41	4
Личинки хозяина N_L	—	53	532	296	377	796	322	11	11
Личинки паразита P_L	—	3	24	45	121	491	306	10	3
Взрослые особи хозяина N_A	15	12	56	34	32	29	2	0,4	—

2) Численность личинок хозяина с переводом ее в логарифм ($\log N_L$).

3) Смертность от стадии яйца до личинки $k_1 = \log N_E - \log N_L$.

4) Численность личинок хозяина, уцелевших после нападения паразитов $N_L - P_L$, и впишите в таблицу $\log (N_L - P_L) = \log S$.

5) Смертность хозяина от паразитизма $k_2 = \log N_L - \log S$.

6) Смертность личинок, выживших после нападения паразитов до взрослой стадии, $k_3 = \log S - \log N_{A2}$, где N_{A2} — популяция взрослых хозяев, дающих следующее поколение.

7) Найдите смертность за поколение $K = k_1 + k_2 + k_3$. Целесообразно проверить полученные результаты. Убедитесь, что $N_{A1} + 2 - K = \log N_{A2}$.

Анализ ключевых факторов: составьте графики K , k_1 , k_2 и k_3 по поколениям.

Вопросы: а) Является ли ключевым фактором k_1 , k_2 или k_3 ?

б) Видны ли в этих графиках какие-либо признаки зависимости от плотности? Изменяется ли какое-либо из значений k в направлении, обратном действию ключевого фактора?

Проверка на зависимость от плотности: составьте для k_1 , k_2 и k_3 графики зависимости каждой формы смертности от плотности хозяина, на которую она действовала.

Вопросы: в) Какое из значений k зависит от плотности?

г) Какая формула лучше всего описывает значение k ?

Примечание. Для конечного испытания какой-либо кажущейся зависимости значения k от плотности должны применяться статистические методы, описанные в упражнении 31.

Данные для паразитов.

8) Вычислите поисковую площадь: $a = \frac{2,3}{P} k_2$.

Вопрос: д) Какая форма модели (см. гл. 4) описывает поведение паразита?

9) Определите смертность между личиночной стадией P_L и конечным числом взрослых особей P_A в следующем году: $k_P = \log P_L - \log P_A$.

Вопрос: е) С чем лучше коррелирует k_P — с P_L или N_L ?

24. В этом упражнении таблица 25 уже содержит данные для таблицы выживания хозяина. Основной анализ данных можно про-

Таблица 25. Хозяин с синхронизированным паразитом и три других фактора смертности, действующие последовательно

Пикопение	1	2	3	4	5	6	7	8
Логарифм числа яиц $\log N_E$	3,80	3,86	3,89	3,40	3,82	3,75	3,86	3,35
Ранняя смертность k_1	0,5	0,3	1,2	0,3	0,8	0,4	1,4	0,2
Логарифм числа личинок младшего возраста $\log N_{L_1}$	3,30	3,56	2,69	3,10	3,02	3,35	2,46	3,15
Взрослые паразиты P_A	250	292	473	115	173	168	279	70
Смертность личинок хозяина от паразитизма k_2	0,47	0,51	0,65	0,32	0,39	0,39	0,5	0,25
Логарифм числа выживших личинок хозяина $\log N_{L_2}$	2,83	3,05	2,04	2,78	2,63	2,96	1,96	2,90
Смертность личинок k_3	0,73	0,82	0,42	0,71	0,65	0,78	0,38	0,76
Логарифм числа куколок хозяина $\log N_P$	2,10	2,23	1,62	2,07	1,98	2,18	1,58	2,14
Смертность куколок k_4	0,04	0,14	0,02	0,05	0,03	0,12	0,03	0,08
Логарифм числа взрослых особей хозяина $\log N_A$	2,06	2,09	1,60	2,02	1,95	2,06	1,55	2,06
Смертность за поколение K	1,74	1,77	2,29	1,38	1,87	1,69	2,21	1,29

вести графически всего за несколько минут, потому что популяций хозяина преобразованы в логарифмы и вычислены последовательные значения k для различных факторов смертности.

1) Отложите значения k по ординате против номера поколения на оси абсцисс. Соедините точки K, k_1, k_2, k_3 и k_4 .

Вопрос: а) Что является ключевым фактором?

2) Проверка на зависимость от плотности.

А. Составьте диаграммы рассеивания k_1, k_2, k_3 и k_4 в зависимости от логарифма плотности популяции, на которую они воздействовали.

Вопрос: б) Какие значения k выглядят зависящими от плотности? Заметьте, что, так как значения k измеряются разницей между логарифмами двух последовательных оценок популяции, это испытание может дать неверный результат: k_1 в действительности введен в модель в виде серии произвольно выбранных чисел, средняя величина которых составляет 0,5. И все же регрессия k_1 по логарифму N_E имеет наклон, близкий к $b=1$, позволяющий предполагать полную компенсацию. Ошибочные результаты, подобные этому, могут возникнуть по ряду причин: например, в короткой серии произвольных чисел последовательные значения могут случайно оказаться отрицательно коррелирующими. Другие трудности проверки на зависимость от плотности обсуждаются в упражнении 31, и метод, указанный там, следует применять для проверки любой зависимости значений k от логарифма N , который кажется зависящим от плотности.

Вопрос: в) Какая формула описывает зависимость между k_3 и логарифмом плотности популяции, на которую она действовала?

Проведите проверку на зависимость от плотности, описанную в упражнении 30.

Вопросы: г) Какая формула описывает зависимость между $\log S$ и $\log N$, между которыми действует k_3 ?

д) Указывает ли какой-нибудь другой из этих графиков на наличие простой зависимости?

Из данных таблицы 25 выведите размеры поисковой площади паразита. Воспользуйтесь формулой, выведенной из формулы 4 (гл. 4):

$$a = \frac{2,3k_2}{P}.$$

Составьте график зависимости $\log a$ от $\log P$.

Вопрос: е) Какая формула лучше всего описывает зависимость между $\log a$ и $\log P$?

Заметьте, что принятие этой зависимости как статистически достоверной связано с трудностями. Для каждой подобной кажущейся зависимости должны применяться способы проверки, описанные в упражнении 31.

К главе 8

25. В главе 8 мы пытались сделать некоторые выводы из данных учета, неполных во многих отношениях. Чтобы продемонстрировать, как ухудшается наше понимание экологических процессов, если нет полных таблиц выживания, повторно проанализируйте модель в упражнении 23, используя только часть данных.

Вопросы: а) В большинстве полевых исследований нет величин P_A . Что теряется в упражнении 23, если измерено k_2 , но недостает сведений о P_A ?

б) Как могла бы измениться наша интерпретация, если бы мы не имели данных о паразитизме, т. е. если бы последовательные измерения были бы N_L и N_{A2} , так что смертность между этими стадиями была равна $k_2 + k_3$?

Более сложное упражнение в анализе реальных данных жизненных таблиц.

Таблица 26 содержит данные таблиц выживания зимней пяденицы с 1950 по 1968 г. Числа округлены до второй (иногда третьей) цифры после запятой. Воспользуйтесь этими данными для упражнений 26—31.

26. Рассчитайте плотности отрождающихся взрослых особей зимней пяденицы (логарифм взрослых особей = логарифму гусениц минус сумма k_2 до k_6) и воспользуйтесь этими числами для вычисления плотностей яиц, предполагая, что: 1) отношение полов равно 1:1, 2) $\frac{3}{4}$ самок минуют ловушки и откладывают яйца и 3) каждая самка откладывает 150 яиц.

Проще предположить, что каждая взрослая особь откладывает $3:8 \times 150$ яиц. Логарифм этого числа плюс логарифм взрослых особей равен логарифму яиц. Для проверки: логарифм числа гусениц + k_1 = логарифму числа яиц.

Составьте график k_1 в зависимости от плотности яиц для 1956—1968 гг.

Вопрос: Будет ли все еще верным вывод из анализа данных за 1950—1962 гг., что эта смертность не зависит от плотности?

27. Составьте график значения k_5 в зависимости от логарифма плотности гусениц, попадавших в ловушки в 1963—1968 гг., и таким образом продолжите график на рисунке 52.

Вопросы: а) Остается ли линия регрессии все еще хорошим описанием этих данных?

б) Все ли еще очевиден запаздывающий компонент, показанный на рисунке 54?

28. В таблице указаны логарифмы плотностей взрослых *Cyzenis*, выходящих, чтобы нападать на гусениц зимней пяденицы, и смертность (k_2), которую они вызывают. Точно так же в ней содержатся логарифмы плотностей взрослых *Cratichneumon* и значения k_6 . Используйте формулу 4 (гл. 4), где значение k для паразитизма равно

поисковой площади \times плотность популяции паразита

2,3

для вычисления поисковой площади этих паразитов для каждого года:

Вопрос: С чем лучше согласуется результат — с николсоновской теорией действий паразита или с теорией поисков, описанной в главе 4?

29. Число гусениц зимней пяденицы на 1 м², паразитированных *Cyzenis*, можно найти путем вычитания числа гусениц, переживших нападение *Cyzenis*, из числа гусениц зимней пяденицы до этого нападения (эти числа можно найти по логарифмам). Вычислите значения k для смертности *Cyzenis* между личиночной и взрослой стадиями.

Вопросы: а) Связана ли эта смертность с плотностью гусениц зимней пяденицы?

б) Связана ли она с плотностью личинок *Cyzenis*?

30. Вопросы, связанные со статистической проверкой зависимости от плотности.

Таблица 26. Сводка таблиц выживания для зимней пяденицы

	1950	1951	1952	1953	1954	1955	
k_1	1,59	0,56	1,14	1,33	0,24	1,16	
Логарифм гусениц	2,05	2,07	1,74	1,26	2,20	1,89	
k_2	0,11	0,01	0,003	0,01	0,004	0,003	
k_3	0,04	0,02	0,06	0,02	0,03	0,03	
k_4	0,05	0,03	0,05	0,04	0,06	0,04	
k_5	0,69	0,77	0,75	0,34	0,73	0,65	
k_6	0,29	0,10	0,03	0,16	0,07	0,09	
Логарифм выплодившихся взрослых <i>Cyzenis</i>	0,86	0,20	1,0	1,0	1,0	1,48	
Логарифм выплодившихся взрослых <i>Cratichneumon</i>	0,94	0,86	0,56	1,78	0,34	0,56	
Продолжение							
	1956	1957	1958	1959	1960	1961	
k_1	0,83	0,48	0,83	1,15	1,21	0,91	
Логарифм гусениц	1,98	2,44	2,28	1,76	1,33	0,88	
k_2	0,03	0,02	0,07	0,10	0,02	—	
k_3	0,01	0,01	0,02	0,04	0,06	0,06	
k_4	0,02	0,05	0,04	0,02	0,03	0,04	
k_5	0,47	0,79	0,82	0,66	0,72	0,22	
k_6	0,28	0,20	0,16	0,15	0,45	0,08	
Логарифм выплодившихся взрослых <i>Cyzenis</i>	1,48	1,90	0,15	0,40	1,90	1,0	
Логарифм выплодившихся взрослых <i>Cratichneumon</i>	0,42	1,13	1,14	0,81	0,41	0,30	
Продолжение							
	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968
k_1	1,09	0,85	0,66	0,52	1,42	1,20	1,19
Логарифм гусениц	1,13	1,61	2,12	2,43	1,71	0,99	1,00
k_2	0,02	—	0,005	0,03	0,04	0,01	—
k_3	0,06	0,04	0,01	0,01	0,005	0,03	0,01
k_4	0,03	0,01	0,01	0,01	0,02	—	0,03
k_5	0,24	0,40	0,74	0,87	0,86	0,50	0,48
k_6	0,06	0,12	0,14	0,13	0,33	—	—
Логарифм выплодившихся взрослых <i>Cyzenis</i>	1,0	1,0	—	1,0	—	—	—
Логарифм выплодившихся взрослых <i>Cratichneumon</i>	1,78	1,90	0,56	0,92	0,50	—	—

Сущность проблемы:

Чтобы регрессионный анализ был значащим, необходимо использовать независимые измерения. Мы должны пользоваться логарифмами плотностей до действия смертности (N) и после нее (S). Однако в нормальных методах регрессии предполагается, что N точно известно и что все ошибки падают на S ; однако это неверно для большинства полевых измерений плотности, где N также содержит ошибку выборки. Когда можно сделать некоторые оценки или предположения относительного размера ошибок в N и S , то имеются некоторые статистические методы для решения проблем такого рода [12, 131]. Если же эти ошибки неизвестны или не поддаются оценке, то методика, описанная ниже, позволяет обойти трудности, пользуясь методами, изложенными в большинстве учебниках статистики. Взяв данные о плотности зимней пяденицы до и после действия k_5 , проведите две проверки.

1) Проведите корреляционный и регрессионный анализ $\log S$ по $\log N$. Вычислите коэффициент корреляции r .

Вопрос: а) Достоверна ли зависимость? Если да, вычислите коэффициент регрессии b .

2) Теперь, предполагая, что все ошибки содержатся в N и их нет в S , вычислите коэффициент регрессии b для регрессии $\log N$ по $\log S$. Коэффициент корреляции будет таким же.

Вопросы: б) Находятся ли обе линии регрессии по разные стороны линии $b=1$? Если да, то отношение, зависящее от плотности, не доказано.

в) Находятся ли обе линии регрессии по одну сторону от линии $b=1$?

г) Достоверно ли обе линии отличаются от $b=1$? Если да, то формально доказана зависимость от плотности.

Заметьте, что когда кажущаяся зависящая от плотности связь очевидна из графика зависимости значения k от $\log N$, где эти величины получены из модели, как в упражнении 24, то полная проверка не требуется. Вопрос об ошибках при измерении $\log N$ не возникает. Единственная необходимая проверка состоит в том, чтобы показать, что регрессионный и корреляционный анализ $\log N$ по $\log S$ дает достоверный наклон, который также достоверно отличается от наклона $b=1$.

31. Проверка достоверности зависимости между $\log a$ и $\log P$.

Сущность проблемы:

Из формулы 3 (гл. 4), применяемой для вычисления поисковой площади,

$$a = \frac{1}{P} \log_e \frac{N}{S}$$

ясно, что для вычисления a используется P , и таким образом регрессионный анализ a по P неправилен, а для проверки зависимости нужно использовать независимые измерения. В этом случае независимыми измерениями будут плотность паразита и паразитизм, выраженный его значением k . Пользуясь значениями k_2 и плотности взрослых *Cyzenis* и (или) значениями k_6 и плотности *Cratichneumon*, проведите корреляционный и регрессионный анализ логарифма значения k по логарифму плотности паразита; вычислите r .

Вопрос: а) Достоверна ли корреляция? Если да, то вычислите b .

Так как оценка плотности паразита содержит ошибки, вычислите b для регрессии $\log P$ по $\log k$.

Вопрос: б) Находятся ли обе линии регрессии по одну сторону (ниже) линии $b=1$? Если да, то достоверно ли они обе отличаются от наклона $b=1$? Если да, то связь между $\log a$ и $\log P$ доказана. (Заметьте, что точки будут находиться на линии регрессии $b=1$, если поисковая площадь величина постоянная.)

Заметьте, что, как и в предыдущем упражнении, когда анализируется модель, то вопрос о влиянии ошибок при измерении P не возникает. Единственная необходимая проверка состоит в том, чтобы показать, что и корреляционный, и регрессионный анализы логарифма значения k для паразитизма по логарифму плотности паразита дают достоверный результат, достоверно отличающийся от наклона $b=1$.

32. Проанализируйте данные для листовертки *Acleris variana* из таблицы 16.

1) Преобразуйте числа в строке 2 в логарифмы и составьте таблицу $\log N$.

2) Превратите проценты паразитизма в соответствующие значения k_p .

3) Предположите 10-кратное потенциальное увеличение численности (прибавьте к $\log N$). Смертность за поколение $K=1+\log N_n - \log N_{n+1}$.

Впишите в таблицу значения k для вычисления остаточной смертности $k_r = K - k_p$.

4) Для анализа ключевого фактора составьте график K , k_p и k_r в последовательных поколениях. Ваш график должен совпадать с графиком на рисунке 63.

5) Составьте график зависимости k_p от $\log N$.

Вопрос: а) Будет ли это запаздывающая связь, зависящая от плотности?

б) Нанесите значения k_r для каждого поколения в зависимости от логарифма числа особей, уцелевших после паразитизма ($\log S = \log N - k_p$).

Вопрос: б) Будет ли это запаздывающая, зависящая от плотности смертность?

К главе 9

33. Изменения от поколения к поколению в популяции вредителя, подобного зимней пяденице, можно представить следующей моделью:

$$\log N_{L_{n+1}} = \log N_{L_n} - k_2 - k_3 + \log F - k_1,$$

где N_{L_n} и $N_{L_{n+1}}$ — популяции вредителя в последовательных поколениях. В этой конкретной модели потенциал увеличения численности $F=75$; k_1 — независимая от плотности смертность, которую можно принять за постоянную, равную 0,7;

$$k_2 = \frac{0,056 P_n^{1-0,52}}{2,3}$$

это смертность, вызванная P_n паразитов из формулы 12 (гл. 4), где $m=0,52$ и $Q=0,056$. Число паразитированных хозяев минус смертность, обусловленная k_3 , дает следующее поколение ищущих паразитов P_{n+1} .

Значение $k_3 = 0,35 \log N$ и является зависящей от плотности смертностью, вызванной хищниками, которые без разбора уничтожают как вредителя, так и паразита. Используйте вышеприведенные данные для вычисления численности последовательных поколений, пока не станут ясны ответы на нижеследующие вопросы; начните с плотности вредителя 1000 и популяции паразита 30.

Вопросы: а) Какова устойчивая плотность вредителя N_L ? Начиная с устойчивой плотности хозяина и паразита, как повлияли бы на популяцию вредителя N_L следующие варианты обработки инсектицидами:

б) уничтожение 70% вредителя в каждом поколении как раз перед началом деятельности паразитов;

в) уничтожение 70%, как в варианте б, причем уничтожается также 70% ищущих паразитов в каждом поколении, и

г) уничтожение 70%, как в варианте б, причем полностью уничтожаются хищники;

д) какую часть комплекса естественных врагов следует сохранять при любой программе борьбы?

ОТВЕТЫ НА ВОПРОСЫ В УПРАЖНЕНИЯХ

1. а) Яйца и личинки первого возраста; б) личинки 1-го и 2-го возрастов; в) куколки — взрослые особи; г) 0,37.
4. Последствий определить нельзя, пока не будет известна скорость роста популяции.
5. Да.
6. Правильно б.
7. Правильно г.
8. Между 2 и 3. б) Исчезновение произойдет, если F больше 4 или меньше 1.
10. Результат показан на рисунке 26.
11. а) При более высоких плотностях влияние более серьезно, чем при «соперничестве»; б) 0,05; в) 1,2; г) $25/477 = 0,052$.
13. а) Да; б) да.
14. а) Нет; б) да; в) да.
15. Поисковая площадь сокращается с увеличением N вследствие длительного времени обработки.
16. в) $\log a = -0,76 - 0,68 \log P$.
18. а) $k_2 = 0,8 \log N_L$; б) плотность яиц колеблется очень мало, потому что k_2 почти стабилизирует популяцию взрослых особей; поэтому переменная k_1 в большой степени определяет плотность личинок, которая, в свою очередь, определяет k_2 .

21.

	I	II	III	IV	V
P	11,6	2,36	2,36	11,6	2,36
N	0,68	0,295	0,295	6,8	2,95

22. а) 4; б) 6.
23. а) Сначала k_1 — явно ключевой фактор, но к шестому году паразитизм (k_2) еще более важен;
б) k_3 всегда изменяется противоположно изменению k_1 ;
в) k_3 увеличивается вместе с $\log N_L$;
г) фактически лучшее описание будет $k_3 = 0,4 \log S$. Это потому, что k_3 действует на всю популяцию личинок — как паразитированных, так и здоровых;
д) используя числа из таблицы, получаем колебания размеров поисковой площади от 0,5 до 0,7. В модель она была введена как постоянная, а изменения были введены, когда численность паразитов была округлена до целых чисел;
е) смертность паразита k_p связана с популяцией хозяина $\log N$ ($k_p = k_3$).
24. а) Ключевой фактор — k_1 ; б) k_3 ; в) $k_3 = 0,4 [(\log N_{L2}) - 1]$; г) наклон $b = 1$ минус наклон, найденный в (в); д) нет, но k_1 может содержать компонент, зависящий от плотности. Это необходимо проверить методами из упражнения 31; е) $\log a = -1,6 - 0,5 \log P$.

25. а) Запаздывающее зависящее от плотности влияние, все еще проявляется, если k_2 нанести в зависимости от $\log N$, но без знания значений P_A мы не можем моделировать k_2 ; б) k_3 зависит от плотности, но наклон линии регрессии для зависимости (k_2+k_3) от N недостоверен.
26. Это показывает запаздывающую, зависящую от плотности связь.
27. а) Да; б) да.
28. Теория поисков.
29. а) Нет; б) да.
30. а) Да; б) нет; в) да; г) да.
31. а) Достоверно в обоих случаях; б) нет.
32. а) Да: если соединить последовательные точки получится спираль; б) да.
33. а) $\log N_L=3,13$; б) $\log N_L=2,35$; в) $\log N_L=2,37$; г) популяция сначала возрастает и колеблется с уменьшающейся амплитудой; д) хищников, если они действуют как факторы, зависящие от плотности.

a	— поисковая площадь (area of discovery): общая площадь, эффективно обследованная паразитом (хищником) в течение его жизни в поисках хозяев (жертв).
d	— коэффициент нападения (coefficient of attack): мгновенная скорость обнаружения хозяев. При умножении на время поисков получают поисковую площадь.
α, β	— коэффициенты межвидовой конкуренции.
C	— средний запас яиц самки паразита.
F	— коэффициент (скорость) репродукции.
k	— значения k ($k=\log N-\log S$). Нижние индексы (например $k_0, k_1, k_2, \dots, k_n$) относятся к последовательным этапам действия соответствующих факторов смертности.
K	— смертность за поколение; представляет собой сумму значений k .
k	— емкость среды: равновесная плотность популяции, выведенная из логистического уравнения.
m	— константа взаимных помех: степень снижения эффективности поисков с увеличением плотности популяции паразитов.
N	— численность хозяев.
N_1, N_2	— плотности популяций видов 1 и 2.
N_a	— число хозяев, обнаруженных P -числом ищущих паразитов.
N_A	— число взрослых насекомых (имаго).
N_E	— число яиц.
N_{ha}	— число успешно паразитированных хозяев.
N_L	— число личинок.
N_n, N_{n+1}	— плотность популяций в поколениях n и $n+1$.
N_p	— число куколок.
N_s	— равновесная («устойчивая») плотность популяции хозяев.
N_0, N_t	— плотность популяции в нулевое время 0 и время t .
P	— число взрослых паразитов, ведущих поиск хозяев.
P_E	— число яиц, отложенных P -числом паразитов.
P_s	— равновесная («устойчивая») плотность популяции паразитов.
Q	— константа поисков: поисковая площадь при плотности популяции паразита, равной единице.
r_m	— присущая виду скорость естественного роста популяции.
S	— число хозяев, избежавших паразитирования.
T_h	— время обработки.
T	— общее время, первоначально имевшееся для поисков.

Порог (начальная точка) развития (developmental zero) — температура T_0 , при которой данный процесс развития прекратился бы, если бы его скорость была пропорциональна $(T - T_0)$.

Диапауза — физиологическое состояние, когда развитие приостанавливается, часто на определенной стадии, что помогает насекомому выживать в течение неблагоприятного времени года.

Жестокая конкуренция («scramble» competition) — когда ресурс на равных основаниях потребляется конкурентами (особями или видами).

Зависящий от плотности (density dependent) — пропорциональное увеличение смертности (или снижение плодовитости) по мере возрастания плотности популяции.

Запаздывающий, зависящий от плотности — паразит действует на хозяина как запаздывающий, зависящий от плотности фактор смертности, если скорость роста его популяции сильно коррелирует с плотностью хозяина в последовательных поколениях, как это предполагается в теории Николсона.

Конкурентное вытеснение — устранение всех, кроме одного из конкурирующих видов.

«Кривая конкуренции» — зависимость между процентом паразитирования и площадью, обследованной популяцией паразита Pa . По мере увеличения плотности популяции паразита кривая асимптотически приближается к 100%.

Кривая поколений — кривая изменений плотности популяции какой-либо стадии развития в ряде последовательных поколений.

Кривая размножения — зависимость между численностью особей данной стадии в поколении $n+1$ и численностью особей этой стадии в поколении n .

Логарифмическая кривая размножения — кривая размножения в логарифмических координатах.

Логистическое уравнение (уравнение Ферхюльста — Перла)

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \frac{k - N}{k}.$$

Обратно зависящий от плотности — пропорциональное снижение смертности (или увеличение плодовитости) по мере роста плотности популяции.

Осцилляции — регулярные циклические изменения популяции в результате действия запаздывающих, зависящих от плотности факторов, с пиками на кривой поколений, возникающими через пять или больше поколений.

Общая кривая популяции — кривая изменений плотности всей популяции (особей всех стадий развития) во времени.

Последовательная процентная смертность — смертность на каждой стадии развития в процентах от числа живых особей в начале этой стадии.

Соперничество («contest» competition) — конкуренция, при которой каждый успешный конкурент получает все, что ему необходимо для выживания или размножения; остальные конкуренты не получают ничего или получают недостаточно.

Таблица выживания (иногда «жизненная таблица») — описание специфически возрастного выживания групп особей по отношению к их возрасту или стадии развития.

Частичная кривая популяции — изменение плотности данной стадии развития во времени.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие к русскому изданию	3
Предисловие авторов	6
Предисловие ко второму изданию	6
Глава 1. Способы описания изменений популяции	7
1.1 Краткое содержание	7
1.2 Введение	7
1.3 Кривые динамики популяций	10
1.4 Гистограммы и кривые поколений	12
1.5 Линейная и логарифмическая шкалы	12
1.6 Смертность и выживание	13
1.7 Перекрывание поколений и непрерывное размножение	15
Глава 2. Зависящие от плотности процессы, воздействующие на культуры отдельного вида	16
2.1 Краткое содержание	16
2.2 Внутривидовая конкуренция	17
2.3 Теоретические основы	18
2.4 Определение зависимости от плотности	24
2.5 Свойства зависящих от плотности факторов, действующих в отдельности	27
2.5.1 Неполная компенсация ($0 < b < 1$)	29
2.5.2 Точная компенсация ($b = 1$)	30
2.5.3 Избыточная компенсация ($b > 1$)	30
2.6 Соперничество и жестокая конкуренция	31
Глава 3. Конкуренция между видами за ограниченный ресурс	39
3.1 Краткое содержание	39
3.2 Введение	40
3.3 Опыты с конкурирующими видами	40
3.4 Общая теория конкуренции	45
3.5 Результаты, противоречащие теории	48
3.6 Межвидовая конкуренция в полевых условиях	54
3.7 Конкуренция за падаль	56
3.8 Полевые наблюдения над конкурентным исключением	57
3.9 Обсуждение	58
Глава 4. Паразиты и хищники	60
4.1 Краткое содержание	60
4.2 Введение	60
4.3 Модели У. Р. Томпсона	62
4.4 Модели А. Дж. Николсона	64
4.5 Влияние плотности популяции хозяина	72
4.6 Влияние плотности популяции паразита	74
4.7 Взаимодействие в системе хищник — жертва	77
4.8 Целенаправленный поиск	79

Глава 5. Климат и погода	81
5.1 Краткое содержание	81
5.2 Введение	81
5.3 Климат	82
5.4 Погода и ее влияния	82
5.4.1 Влияние на эндокринную систему	83
5.4.2 Влияние на выживание	84
5.4.3 Влияние на развитие	85
5.4.4 Влияние на размножение	90
5.5 Доказательства решающего влияния погоды на изменения в популяциях в полевых условиях	92
Глава 6. Таблицы выживания и их использование в моделях популяций	100
6.1 Краткое содержание	100
6.2 Введение	100
6.3 Суммарный отлов	101
6.4 Последовательный отбор проб	102
6.5 Жизненный цикл васьольковой пестрокрылки	104
6.6 Таблицы выживания	105
6.7 Корректировка и дополнение таблиц выживания	109
6.8 Таблицы выживания для паразитов	112
6.9 Выводы из данных таблиц выживания	114
6.10 Обсуждение	117
Глава 7. Интерпретация таблиц выживания зимней пяденицы	119
7.1 Краткое содержание	119
7.2 Введение	119
7.3 Жизненный цикл зимней пяденицы и учеты	119
7.4 Компоненты таблицы выживания	123
7.4.1 Зимнее исчезновение	123
7.4.2 Смертность гусениц	124
7.4.3 Паразитизм <i>Cyzenis albicans</i>	124
7.4.4 Другие паразиты	125
7.4.5 Паразитирование микроспоридией	125
7.4.6 Смертность в куколочной стадии	126
7.5 Накопление таблиц выживания	127
7.6 Причины изменений в популяции	127
7.7 Причины регулирования популяций	129
7.8 Анализ паразитизма	133
7.9 Модель популяции зимней пяденицы	135
7.10 Прогнозирование с помощью модели	140
Глава 8. Изменения популяций некоторых лесных насекомых	144
8.1 Краткое содержание	144
8.2 Введение	144
8.3 Циклы популяций	148
8.4 Интродуцированные вредители леса	157
8.5 Скапливающиеся вредители	158
8.6 Перенос насекомыми возбудителей болезней деревьев	159
8.7 Обсуждение	159
Глава 9. Биологическая борьба	164
9.1 Краткое содержание	164
9.2 Введение	165

9.3	Примеры успешной борьбы с вредителями и сорняками	166
9.4	Успехи и неудачи	169
9.4.1	Климат	172
9.4.2	Географические расы	173
9.4.3	Доступность хозяев	174
9.4.4	Устойчивость хозяев	174
9.4.5	Поисковые свойства	176
9.5	Модели и биологическая борьба	177
9.6	Некоторые современные тенденции в биологической борьбе	184
	Литература	192
	Эксперименты и упражнения	201
	Ответы на вопросы в упражнениях	215
	Объяснение символов	217
	Словарь терминов	218

Дж. К. Варли, Дж. Р. Градуэлл, М. П. Хасселл
ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ

Редактор И. М. Спичкин
Художник С. В. Соколов
Художественный редактор З. П. Зубрилина
Технический редактор Н. В. Суржева
Корректор А. А. Радиевская

ИБ № 1740

Сдано в набор 30.03.78. Подписано к печати 24.10.78. Формат 84×108¹/₃₂. Бумага тип. № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл.-печ. л. 11,76. Уч.-изд. л. 13,81. Изд. № 323. Тираж 3500 экз. Заказ № 5829. Цена 1 р. 10 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Колос»,
103716 ГСП, Москва, К-31,
ул. Дзержинского, д. 1/19.

Типография изд-ва «Горьковская правда»,
г. Горький, ул. Фигнер, 32.