

УДК 595.7.082:632.937.32

ОПЫТ ДЛИТЕЛЬНОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ КАПУСТНОЙ СОВКИ (MAMESTRA BRASSICAE L.) НА ИСКУССТВЕННЫХ ПИТАТЕЛЬНЫХ СРЕДАХ

Ю. А. ЗАХВАТКИН, А. Л. МОНАСТЫРСКИЙ
(Кафедра энтомологии)

Культура капустной совки поддерживается нами в лабораторных условиях с августа 1978 г. с целью круглогодичного обеспечения насекомыми опытного производства вирусного энтомопатогенного препарата ВИРИН-ЭКС. За этот период исследовалось влияние способа скрещивания имаго и питания гусениц совки на жизнеспособность и плодовитость особей при длительном непрерывном культивировании. В литературе неоднократно указывалось, что эти факторы являются лимитирующими при разведении многих видов насекомых-фитофагов [10, 13, 15, 16 и др.]. Однако нет единого мнения, какой из названных факторов оказывает большее влияние на постепенное снижение жизнеспособности (вырождение, элиминация) культуры в ряду последовательных поколений.

В наших экспериментах на протяжении 14 поколений в условиях жесткого инбридинга не наблюдалось так называемого «вырождения» культуры капустной совки. Постепенное снижение жизнеспособности лабораторной колонии, образованной одной родительской парой, определялось не влиянием близкородственного скрещивания, а характером питания насекомых. Длительное питание гусениц на одной искусственной питательной среде (ИПС) сопровождалось снижением биологических параметров, обуславливающих приспособление особей культуры к условиям разведения (плодовитость самок, выживаемость преимагинальных стадий, продолжительность развития). Преодоление депрессии достигалось заменой одних ИПС другими [5, 6]. Однако дальнейшие исследования, в течение которых получено более 30 поколений культуры, показали, что перемена корма не является главным фактором преодоления депрессии. Как правило, это позволяло лишь на 1—2 поколения продлить жизнь колонии. Ниже будет показано, что смена ИПС, наоборот, влечет за собой нежелательные последствия.

В настоящей статье дан анализ результатов, полученных в течение более чем 6-летней работы с культурой. Сравнивались параметры приспособления особей на двух этапах культивирования: I — с 6-й по 12-ю генерацию и II с 23-й по 29-ю. Такое изложение материала, по нашему мнению, позволяет наглядно показать, как и в каком направлении изменялись свойства инбредной экспериментальной популяции капустной совки.

Материалы и методы исследований

Методика содержания различных стадий капустной совки в лабораторных условиях достаточно подробно изложена в предыдущих публикациях [5—7].

Формирование маточника проводили следующим образом:

— отбирали яйцекладки, содержащие минимум 150 яиц, из которых не менее 90 % были фертильными (отрождение гусениц из яиц не ниже 90 %);

— рассаживали гусениц II—III возраста

по 25 особей в чашки Петри, при этом отбирали насекомых, опережающих по развитию своих собратьев (повторность 4—5-кратная);

— рассаживали гусениц V возраста в ячейки для индивидуального содержания по 25 особей с более высокими темпами развития (повторность 2—3-кратная);

— формировали пары из вылетевших накануне насекомых без каких-либо внешних

морфологических дефектов (деформация крыльев и др.).

Разведение проводилось в условиях жесткого инбридинга. На I этапе культивирования наряду с инбридингом изучалось влияние других способов скрещивания. Здесь приведены данные, полученные в результате близкородственного скрещивания, поскольку начиная с 11-го поколения скрещивали только полных сибсов.

Для питания гусениц на I этапе использовали среду ИПС-1 [11] и модифицированные на основании рецептов диет,

известных из литературы, ИПС-2, ИПС-3 [17]. Гусениц II этапа выращивали на ИПС-4 [8] и на безагаровой ИПС-5.

Для характеристики состояния культуры капустной совки наряду с перечисленными выше параметрами, определяющими приспособленность организма к условиям среды, использовали показатели половой и репродуктивной активности имаго.

Полученные результаты сравнивали при помощи методов статистической обработки по непараметрическим критериям Уилкоксона и Уилкоксона — Манна — Уитни [1].

Прежде чем приступить к анализу количественных параметров, характеризующих жизнеспособность культуры капустной совки на I и II этапах культивирования, необходимо указать на выявленные в ходе эксперимента качественные различия между насекомыми данных этапов по отношению к корму. Перемена ИПС в период депрессии на I этапе способствовала увеличению жизнеспособности культуры. Однако положительное влияние было непродолжительным — одно-два поколения. Наблюдаемый вновь спад выживаемости преимагинальных стадий и плодovitости имаго указывал на необходимость снова изменить питательный субстрат. Попытки выкармливать гусениц совки на ИПС, при использовании которых ранее уже наблюдалась депрессия, заканчивались гибелью всей колонии. Например, при содержании гусениц II этапа на ИПС-2 и ИПС-3 отмечалось резкое замедление их развития, сопровождающееся массовой гибелью насекомых I и II возрастов. Среди контрольных насекомых (а ими были как потомки тех же родительских пар, выращиваемые на ИПС-4 и ИПС-5, так и гусеницы природной популяции, содержащиеся на ИПС-2 и ИПС-3) массовой гибели не наблюдалось. Это указывает, с одной стороны, на сохранение способности культуры к размножению, а с другой — на пригодность ИПС-2 и ИПС-3 для выкармливания гусениц капустной совки.

Репродуктивная способность культуры

Воспроизводство любой популяции, будь то природная или экспериментальная, определяется числом откладываемых самками фертильных яиц — так называемой реализуемой продуктивностью [4]. В нашем случае о реализуемой продуктивности судили по чистой величине репродукции (R_0), которая рассчитывалась по r -факторным таблицам выживания популяции имаго капустной совки [2]. Помимо числа фертильных яиц, откладываемых в среднем одной самкой (f), R_0 определяется суммой произведений числа отродившихся гусениц (e), доли самок в потомстве (n) и выживаемости самок (l_x). Произведение переменных f , e , n , рассчитанных для каждого дня жизни имаго, равно специфической рождаемости (m_x).

Значения R_0 , полученные в последовательном ряду поколений на I и II этапах, приведены на рис. 1. Поскольку распределение данного параметра в независимых выборках носит неопределенный характер, для установления существенности различий использовался непараметрический критерий Уилкоксона — Манна-Уитни. Анализ показал, что по способности к воспроизводству особи культуры I и II этапов существенно различаются ($u_{\text{экср}} = 2,08 > u_{0,025} = 1,96$; $P < 0,025$). Количество потомков у насекомых II этапа было значительно больше.

Следует отметить, что чистая величина репродукции несет в себе информацию о рождаемости и выживании популяции имаго каждого возрастного интервала, однако она не дает возможности судить о реальном вкладе в воспроизводство колонии выживаемости самок и рождаемости. Нами был проведен дополнительный анализ, суть которого заключалась в приведении значений l_x и m_x к форме, удобной для сравнения. Для этого были определены оптимальные значения l_x и m_x . Значение R_0 будет

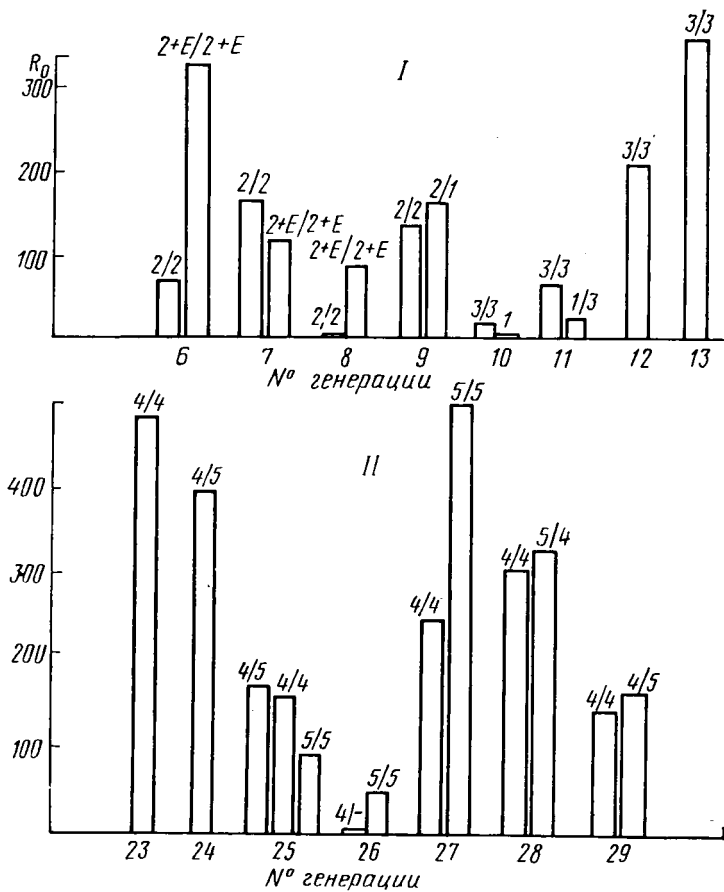


Рис. 1. Чистая величина репродукции R_0 популяции капустной совки на I и II этапах культивирования.

1-5 — номера ИПС, используемых для выращивания гусениц (в числителе — текущей, в знаменателе — следующей генерации) 2+E — ИПС № 2 с витамином E.

оптимальным при выполнении следующих условий: $l_x=1$ (отсутствие случаев гибели самок в течение репродуктивного периода); $e=1$ (100%-ное вылупление гусениц из яиц); $n=0,5$ (соотношение полов в потомстве 1 : 1). Если оптимальные значения l_x и e сомнений не вызывают, то выбор $n=0,5$ требует дополнительных разъяснений. Поскольку капустная совка принадлежит к видам с многократной копуляцией имаго (один самец может успешно оплодотворить несколько самок), то оптимальное соотношение полов находится в интервале $0,5 < n < 1$. Но по условиям нашего эксперимента (жесткий инбридинг) соотношение полов при спаривании равнялось 1 : 1 и недостаток самцов или самок не регулировался переносом особей от одних к другим, чтобы не нарушать поведения при спаривании. Поэтому если доля самок была больше 0,5, это рассматривалось как отклонение от оптимума в противоположную сторону и искомая величина определялась как $1-n$, где $n > 0,5$. В данном случае важно, что эмпирическое значение n указывает не на долю самок в потомстве, а на долю возможных пар для спаривания при фактическом соотношении полов.

Вычисление долевых значений компонент, составляющих R_0 , проводилось по формуле $\bar{l} = R_0 / \sum m_x$, где \bar{l}_x — средневзвешенная выживаемость самок за возрастной интервал. Она показывает вклад выживания в чистую величину репродукции. Вклад рождаемости $m = m_x / m_{x \text{ opt}}$, где оптимальная рождаемость $m_{x \text{ opt}} = f \cdot 0,5 \cdot 1 = f/2$. Очевидно, что верхним пределом для \bar{l}_x и m является единица.

Результаты соответствующих расчетов представлены на рис. 2. Статистическая обработка их показала, что для каждого этапа культивирования капустной совки в отдельности вклад выживания имаго в чистую величину репродукции был значительно выше, чем вклад рождаемости ($P < 0,01$). Сравнения по каждой составляющей R_0 между I и II этапами не выявили существенных различий ($P > 0,05$).

Таким образом, увеличение воспроизводства культуры капустной совки на II этапе определялась в первую очередь возросшей плодовитостью самок в каждом возрастном интервале, что подтверждает данные [4, 11].

**Выживаемость преимагинальных стадий капустной совки.
Продолжительность развития гусениц,
продолжительность жизни имаго.**

Статистическая обработка данных о выживаемости преимагинальных стадий культуры, представленных в табл. 1, показала, что различия между флуктуирующими значениями этого показателя на I и II этапах культивирования недостоверны ($P > 0,05$). Не было выявлено различий и в продолжительности развития гусениц и длительности репродуктивного периода у самок. В то же время общая продолжительность жизни самок на II этапе культивирования значительно сократилась ($P < 0,01$).

Таблица 1

**Выживаемость преимагинальных стадий капустной совки,
продолжительность развития гусениц и продолжительность жизни имаго
на I и II этапах культивирования**

№ генерации	ИПС	Выживаемость преимагинальных стадий до имаго, %	Продолжительность развития гусениц, сут	Продолжительность жизни самок, сут	
				общая	репродуктивная
I этап культивирования					
6	2	70,46	26,3±0,49	10,0	9,1
7	2	45,05	39,5±1,18	12,6	8,8
8	2	16,85	33,9±2,03	9,3	8,1
9	2	20,70	26,4±0,39	10,2	8,2
10	2	45,66	27,2±0,36	11,7	10,2
10	1	21,30	32,2±0,31	9,0	2,5
10	3	63,64	30,1±0,51		
11	1	63,24	31,4±0,77	12,2	5,8
11	2	61,54	27,9±0,39	14,9	11,3
11	3	69,86	26,02±0,51	12,1	10,4
12	3	45,09	26,7±0,22	12,9	12,2
13	1	65,16	42,2±0,52		
13	2	35,00	33,9±0,82		
13	3	43,82	34,4±3,58		
II этап культивирования					
24	4	46,5	23,8±0,33	9,3	8,6
24	2	17,8	31,3±5,12	8,9	8,3
25	4	57,6	28,4±0,34	9,2	7,0
25	5	73,8	30,2±0,18	10,2	7,8
25	3	27,0	50,6±1,72	—	—
26	4	42,8	28,0±0,49		
26	5	79,8	26,7±0,27	9,2	8,4
27	4	53,13	28,0±0,10	8,7	8,1
27	5	34,4	25,2±0,10	8,0	7,4
28	4	43,15	28,3±0,1	7,3	6,8
28	5	33,92	28,6±0,20	10,8	9,4
$U_{\text{эксп}}$		0,18	0,79	$U_{\text{эксп}}$	28,5
$U_{\text{табл}}$		1,96	1,96	$U_{\text{табл}}$	21
P		>0,05	>0,05	<0,01	>0,05

В результате многолетних наблюдений за выживаемостью культуры, плодovitостью имаго, продолжительностью развития стадий капустной совки сделан вывод, что колебания значений этих показателей приспособленности носят случайный характер [7]. Однако специальные исследования, проведенные нами на насекомых II этапа культивирования, показали, что выживаемости и плодovitости в ряду последовательных поколений свойственна цикличность, которая обусловлена периодическим пребыванием особей в состоянии диапаузы. Выведенные из диапаузы насекомые первых 3—4 поколений характеризуются относительно высокими жизнеспособностью и способностью к воспроизводству. В последующие 1—2 генерации наблюдается резкое снижение этих показателей, увеличение периода развития гусениц. Возникающая депрессия завершается вымиранием культуры. Принимая во внимание, что переменна корма обеспечивает продление культивирования на 1—3 поколения, можно было бы воспользоваться этим приемом для поддержания культуры. Однако выяснилось следующее.

Если у насекомых до наступления депрессии инициировалась диапауза, то по ее завершении можно было вырастить те поколения, которые не смогли получить вследствие гибели колонии. При этом смена корма не требовалась. Постдиапаузные гусеницы хорошо развивались на ИПС, используемых до диапаузы. Через 3—4 поколения опять наблюдался спад выживаемости и плодovitости, но диапауза вновь способствовала репарации возможностей к размножению.

Положительная роль диапаузы в поддержании жизнеспособности длительно культивируемых лабораторных популяций капустной совки отмечалась ранее [3, 14]. Однако в этих случаях осуществлялось скрещивание особей вырождающейся культуры с постдиапаузными насекомыми более ранних линий (регенерация культуры), которое давало определенный непродолжительный эффект, хотя и не всегда. В нашем случае скрещивание физиологически разнокачественных особей не имело места. Диапауза сама способствовала восстановлению жизнеспособности, утрачиваемой при бездиапаузном разведении. Вероятно, диапауза является необходимым и достаточным условием длительного культивирования капустной совки. Потребность в диапаузе, по-видимому, является настолько консервативным свойством данного вида (или конкретной популяции вида), что ее не удастся компенсировать ни переменной корма, ни созданием благоприятных для бездиапаузного развития фотопериодических условий. Не исключено и то, что известные из литературы многочисленные случаи массового вымирания культур уже через 4—6 поколений являются результатом бездиапаузного культивирования, к которому не могут приспособиться даже насекомые с факультативной диапаузой, в том числе капустная совка.

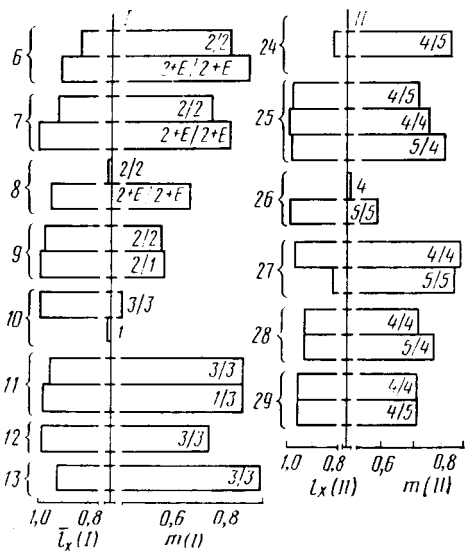


Рис. 2. Вклады рождаемости m и выживаемости имаго \bar{l}_x в чистую величину репродукции R_0 на I и II этапах культивирования капустной совки.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

\bar{l}_x/m (I) для $U_{\text{эксп}}$ и $U_{\text{табл}}$ соответственно равно 1 и 2; \bar{l}_x/m (II) — 4 и 4 (в обоих случаях $P < 0,001$); $\bar{l}_x(1)/\bar{l}_x(II)$ для $U_{\text{эксп}}$ и $U_{\text{табл}}$ соответственно равно 0,82 и 1,96; $m(I)/m(II)$ — 0,11 и 1,96 (в обоих случаях $P > 0,05$).

Частота и сроки копуляций имаго капустной совки на разных этапах культивирования

№ генерации	Число пар	Копулировавшие пары		Копуляции, зарегистрированные в каждый день после начала спаривания, %						Копуляции в среднем на самку
		всего	%	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й и позже	
I этап культивирования										
6	22	14	63,6	17,6	11,7	29,4	17,6	5,9	17,7	1,21
7	43	29	67,4	32,1	21,4	10,7	17,9	14,3	3,6	0,96
8	76	37	61,8	31,1	4,00	15,6	4,4	4,4	4,6	1,22
9	79	51	64,6	19,4	22,4	14,9	11,9	9,0	22,5	1,31
10	43	30	72,1	18,6	27,9	16,3	9,3	2,3	25,4	1,43
11	48	23	54,2	43,4	13,3	23,3	6,7	6,7	6,8	1,30
12	44	33	75,0	18,6	37,2	20,9	14,0	2,3	7,2	1,30
II этап культивирования										
23	32	28	87,5	28,3	39,1	15,2	6,6	10,9	0,0	1,64
24	37	34	91,9	37,5	34,4	18,8	7,8	1,6	0,0	1,88
25	30	26	86,7	55,0	37,5	5,0	2,5	0,0	0,0	1,53
26	85	83	97,6	50,5	25,2	14,4	4,5	4,5	0,9	1,33
27	108	100	92,5	39,0	32,4	13,2	4,4	2,2	8,7	1,36
28	58	50	86,2	24,6	39,7	17,8	8,2	4,1	5,5	1,46
29	38	33	86,8	36,9	39,1	13,0	4,4	6,5	0,0	1,21
U _{ксп}	0	9	11	12	7	14	6	7,5		
U _{табл}	1	11	11	11	8	11	8	8		
P	<0,001<0,05>0,05>0,05 <0,025>0,05 <0,025<0,025									

Половая активность имаго капустной совки

Капустная совка принадлежит к тем видам семейства Noctuidae, которые являются хорошей моделью для изучения половой жизни имаго. Эти виды обладают характерным поведением в период, предшествующий копуляции [12]; период копуляции у них продолжительный (несколько часов) и легко фиксируется в дневное время суток.

Термин «половая активность» — собирательный и включает разные стороны репродуктивной жизни имаго. Наше внимание было сосредоточено на изучении частоты и сроков копуляций, эффективности спариваний и некоторых других признаков.

Основные результаты представлены в табл. 2. Копулировавших пар на II этапе культивирования было на 37,16 % больше, чем на I этапе ($P < 0,0005$). Между номером генерации и соответствующей каждому поколению долей копулировавших пар установлена положительная корреляция ($r = 0,852$; $P < 0,01$). Уравнение регрессии $y = 1,39x + 53,94$ показывает, что доля копулирующих пар за одно поколение увеличивается на 1,39 %. Согласно расчету по этому уравнению, количество копулирующих особей с 12-го до 23-го поколения должно увеличиться на 15,3 %. Фактическое увеличение находилось в пределах теоретического расчета ($P > 0,05$).

Среднее время копуляций для имаго I этапа составило $3,11 \pm 0,17$ сут после их вылета, тогда как для насекомых II этапа — $2,10 \pm 0,13$ сут после вылета ($P < 0,1$). В первый день жизни имаго I этапа копулировавших особей было на 13,4 % меньше, чем II ($P < 0,05$). Во второй день число спариваний на обоих этапах оказалось одинаковым ($P > 0,05$). Однако сравнение суммарных данных за эти дни показало, что разница 22,8 % (на столько меньше копулировало бабочек на I этапе культивирования) существенна ($P < 0,01$). В последующие дни, особенно с 5-го по 10-й, для имаго II этапа зарегистрировано значительно меньше копуляций.

Выявленные различия в числе копулировавших особей и сроках копуляций, вероятно, связаны с методикой культивирования. Пары каж-

Эффективность спаривания имаго
капустной совки

№ генерации	Число пар	Копулировавшие пары, %	Копулировавшие пары, отложившие фертильные яйца	
			% к анализируемым	% к копулировавшим
I этап культивирования				
6	22	63,6	63,6	100
7	43	67,4	55,8	82,8
8	76	61,8	30,3	48,9
9	79	64,6	56,9	88,2
10	43	72,1	51,2	73,3
11	48	54,2	31,3	65,2
12	44	75,0	65,9	87,9
II этап культивирования				
23	32	87,5	68,5	71,4
24	37	91,9	83,8	91,2
25	30	86,7	70,0	80,8
26	85	97,6	84,7	86,8
27	108	92,5	76,9	83,0
28	58	86,2	75,9	88,0
29	38	86,8	52,6	60,6
U _{эксп}		0	6	24
U _{табл}		1	6	8
P		<0,001	<0,02	>0,05

дого поколения формировались без учета каких-либо специфических морфологических и параметрических признаков. Непременным условием для спаривания являлось то, что партнеры были полными сибсами и имели нормально развитые части тела. Наблюдаемое увеличение числа копулирующих особей в ряде поколений можно рассматривать как результат искусственного отбора, направленного на получение жизнеспособного потомства от случайно образованных родительских пар. Рассматривая связь увеличения числа копуляций с отбором, нельзя не обратить внимания на показатель эффективности спаривания (доля пар, в которых самки откладывали фертильные яйца). Почти в каждом поколении встречались особи, которые нормально спаривались, однако самки откладывали яйца без каких-либо признаков эмбриогенеза. В табл. 3 представлены данные об эффективности спаривания имаго капустной совки. Статистическая обработка полученных результатов показала, что среди копулировавших особей I и II этапов культивирования доля самок, отложивших оплодотворенные яйца, одинаковая ($P > 0,05$). В то же время на фоне увеличивающегося в ряде поколений общего процента копулирующих партнеров эффективность спаривания относительно общего количества анализируемых пар также возрастала и на II этапе этот показатель был значительно выше ($P < 0,02$).

Смещение сроков копуляции на более ранние дни жизни бабочек капустной совки также можно рассматривать как результат отбора. Как правило, в первые 3 дня после копуляции яйцекладки были более крупными, в них было меньше нежизнеспособных яиц и именно они отбирались для формирования маточника. Если возможно предположение о существовании генетической связи между временем копуляции и сроком откладки яиц, то этим можно объяснить наблюдаемое смещение во времени данного признака. Что касается колебаний по срокам спариваний, сохранившихся и на II этапе культивирования (имеются в виду спаривания на 3, 4, 5-й и более поздние дни), то, по-видимому, это обусловлено тем, что среди оставленных для культивирования находились особи, полученные в более поздние сроки жизни имаго, когда первая копуляция происходила через 3—5 дней после вылета. Если бы отбор

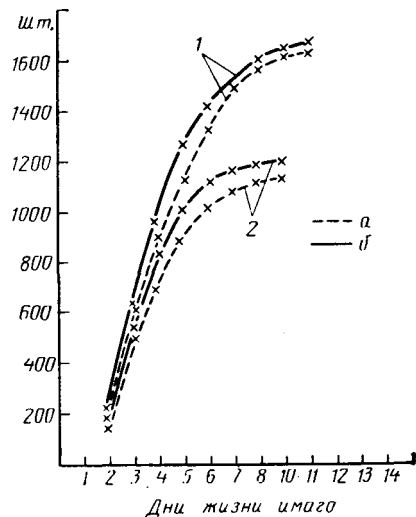


Рис. 3. Динамика откладывания яиц самками капустной совки после однократной копуляции (а) и неограниченного числа спариваний (б).

1 — общее количество отложенных яиц;
2 — количество фертильных яиц.

потомства осуществлялся после одной, самой первой и самой ранней копуляции, можно было, на наш взгляд, ожидать более существенных изменений рассматриваемого признака.

Из табл. 2 видно, что для бабочек II этапа культивирования характерно достоверно большее количество копуляций на одну пару, чем для бабочек I этапа ($U_{\text{эксII}}=7,5$ $U_{0,025}=8$). Рассматривая причины столь заметного изменения данного признака, следует учесть, что мы не руководствовались направленным отбором потомства от пар с большим количеством копуляций, поскольку существующие у капустной совки повторные спаривания, встречающиеся значительно реже, чем однократные, практически не влияют на количество откладываемых яиц и их фертильность. Это, в частности, показали специально проведенные эксперименты, в ходе которых всех самцов, однократно оплодотворивших самок, удаляли и следили за откладкой яиц и их качеством. Контрольным парам предоставляли возможность копулировать неограниченное число раз. Обработка полученных результатов, представленных на рис. 3, не выявила различий между сравниваемыми вариантами ни по общему количеству отложенных яиц, ни по количеству фертильных яиц ($P > 0,05$). Не было установлено также различий по числу откладываемых фертильных яиц в каждый из дней жизни самок и по продолжительности их репродуктивного периода. Кроме того, проведенное на 383 парах исследование зависимости количества откладываемых фертильных яиц от числа спариваний не показало положительной корреляции между этими признаками. Наличие повторных копуляций, по-видимому, играет страхующую роль в случае неудачных спариваний, и этот фактор может иметь определенное значение в процессе адаптации к изменившимся условиям среды.

Обсуждение результатов

Таким образом, установлены значительные качественные и количественные различия в значениях признаков, характеризующих приспособленность капустной совки к разным условиям двух этапов культивирования.

На II этапе культивирования изменилось отношение гусениц к корму. ИПС, используемые для выращивания особей 6—12-го поколений, после перемены корма оказались непригодными. При изменении условий питания увеличилась репродуктивная способность культуры. Под влиянием отбора изменилась половая активность имаго капустной совки: увеличилось количество копулирующих пар в среднем на 37,16 % и число копуляций на одну пару на 19,2 %; сроки копуляций сместились в сторону более раннего периода жизни имаго; возросла эффективность спаривания. В то же время по ряду признаков существенных изменений не наблюдалось. Так остались на прежнем уровне среднее значение флуктуирующей во времени выживаемости преимагинальных стадий и продолжительности развития гусениц, продолжительность репродуктивного периода имаго и эффективность спаривания по отношению к числу копулирующих пар. Не было установлено различий по относительному вкладу выживаемости самок и рождаемости потомков в чистую величину репродукции.

Заслуживает внимания тот факт, что различия и сходства признаков, характеризующих приспособленность популяции к условиям среды, были выявлены при жестком инбридинге, введенном в программу разведения на I этапе культивирования и продолжавшемся на II этапе. Полученные результаты свидетельствуют о том, что создание культуры, способной к длительному воспроизводству, возможно при близкородственном скрещивании. При этом для длительного поддержания жизнеспособности культуры капустной совки на одном питательном субстрате требуется периодическое иницирование диапаузы. Использование перемены корма для продления жизни колонии приводит к тому, что в

дальнейшем реадаптация насекомых к прежним ИПС становится невозможной.

Принимая во внимание полученные нами результаты, необходимо критически отнестись к оценке явления, которое обычно называют вырождением культуры. Сам по себе термин «вырождение» (elimination) неточно отражает действительные процессы в изолированных экспериментальных популяциях. В данном случае мы сталкиваемся не с вырождением культуры, под которым подразумевается неизбежная гибель колонии от инбридинга, а с удалением из популяции в ходе естественного и искусственного отбора генотипов, менее приспособленных к заданным условиям. Если в процессе размножения за счет обеспечения благоприятных фотогигротермических условий, соблюдения определенной структуры скрещивания, сведения до минимума или полного исключения естественных факторов смертности удастся приблизить рост численности экспериментальной популяции к экспоненциальному и тем самым добиться проявления многообразия различных признаков, в том числе скрытых форм их изменчивости, можно надеяться на получение адаптированной культуры. На первый взгляд, в нашем случае создалась именно такая ситуация, однако утверждать о том, что культура достигла состояния адаптированности, трудно. Дело в том, что в ряде поколений организмы приспособляются не только к новому, далекому от естественного пищевому субстрату, но также к более или менее постоянному гигротермическому режиму, длинному фотопериоду, препятствующему возникновению диапаузы. Насекомым приходится адаптироваться и к ограниченному жизненному пространству, когда в результате сокращения локомоторных функций значительные энергетические резервы остаются нереализованными [6]. Вероятно и то, что насекомые адаптируются и к несвойственному для капустной совки в природе инбредному скрещиванию. Успех отбора в данном случае во многом будет зависеть от количества пар. Их увеличение должно повысить вероятность получения жизнеспособного потомства, а следовательно, эффективность искусственного отбора.

Тот факт, что исследователи сталкиваются не со скоротечным вымиранием насекомых (в том числе и капустной совки), вводимых в культуру, а с постепенным в ряду последовательных поколений, нельзя объяснить только следствием инбредной депрессии. Как показали наши эксперименты, если для депрессирующей культуры изменить условия (сменить корм, ввести в цикл непрерывного размножения диапаузу), то, несмотря на близкородственное скрещивание, она сохраняет способность к воспроизводству. Поэтому исследователь должен не ждать, приспособится ли культура к предложенным условиям или нет, а сам способствовать этому путем поиска приемлемого режима на определенном этапе культивирования. Почему на определенном этапе? Потому что процесс поиска оптимального режима может длиться крайне долго, и не исключено, что подобрать такой режим вообще не удастся (успех во многом зависит от возможностей вида, его пластичности, нормы реакции и т. д.). Адаптация — процесс длительный, происходит в течение многих поколений; «это процесс, о котором практически никогда нельзя без сомнений заключить, что он завершен, но то, что он происходит, можно определить путем сравнения организмов, стоящих на разных уровнях приспособленности» [11]. Необходимо также помнить, что при проведении такого поиска культура подвергается отбору, и если при заданном режиме наступает депрессия, экспериментатор вынужден для сохранения жизни колонии изменять условия; в этом случае возвращение к прежнему режиму может быть сопряжено уже не с постепенным «вырождением» колонии, а с быстрой, массовой гибелью всех особей. Продемонстрировав это явление на примере длительного культивирования капустной совки на ИПС, мы тем самым подтвердили тезис популяционной генетики, что если признаки определяются не одним, а несколькими генами, то может существовать несколько альтернативных устойчивых состояний равновесия генетического состава. В каждом случае кон-

кретное состояние равновесия будет во многом зависеть и от случайных событий (для природных популяций), имевших место в начале отбора, и от деятельности экспериментатора (для доместизируемых популяций).

Резюмируя вышеизложенное, можно заключить, что процесс создания культуры следует рассматривать не только как необходимость обеспечения наиболее благоприятных условий среды, соответствующих особенностям вида и требованиям экспериментатора, но и как отбор наиболее приспособленных индивидов к предлагаемым условиям.

ЛИТЕРАТУРА

1. Глотов Н. В. и др. Биометрия. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982, — 2. Захваткин Ю. А., Монастырский А. Л. Таблицы выживания — для сравнения и оценки искусственных сред. — Защита растений, 1981, № 4, с. 18—19. — 3. Кондратов Е. С. Разработка методики массового разведения капустной совки (*Varathra brassicae* L.) на искусственных питательных средах. — Автореф. канд. дис. М., 1977. — 4. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. — 5. Монастырский А. Л. Способы массового разведения капустной совки (*Mamestra brassicae* L.) для получения вирусного препарата ВИРИН-ЭКС. — Автореф. канд. дис. М., 1983. — 6. Монастырский А. Л. Роль жировых резервов капустной совки (*Mamestra brassicae* L.) в воспроизводстве культуры и накоплении вирусной биомассы для получения препарата ВИРИН-ЭКС. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 1, с. 153—159. — 7. Монастырский А. Л., Соломатин В. М. Влияние структуры скрещивания на жизнеспособность капустной совки (*Mamestra brassicae* L.) при длительном ее выращивании на различных искусственных питательных средах. — Изв. ТСХА, 1981, вып. 6, с. 126—132. — 8. Старец В. А. Усовершенствованный метод разведения капустной совки. — Защита растений, 1978, № 8, с. 41. — 9. Цветаева И. А. Искусственные среды. — Защита растений, 1976, № 3, с. 27. — 10. Цветаева И. А. Пути повышения жизнеспособности и репродуктивной активности капустной совки (*Varathra brassicae* L.) бездиапаузных линий. — В кн. Микробиол. средства защиты растений и бактер. препараты. М.: ОРИСО, Главмикробиопром, 1980, с. 37. — 11. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. — Избр. тр. М.: Наука, 1983. — 12. Сьбчев М. А. Экология, 1980, № 7, с. 33—38. — 13. David W. A., Ellaby S. — Entomol. Exp. et Appl., 1975, vol. 18, N 3, p. 269—280. — 14. Dusaussoy G. — Ann. Epiphyt., 1964, vol. 15, N 12, p. 171—192. — 15. Kamano S., Jap. J. — Appl. Entomol. a. Zool., 1973, vol. 8, N 4, p. 340—342. — 16. Poitout S. — Ann. Zool. Ecol. Anim., 1969, vol. I, N 3, p. 245—264. — 17. Poitout S., Bues R. — Ann. Zool. Ecol. Anim., 1974, vol. 6, N 3, p. 431—441. — 18. Southwood — Ecological methods. — L.: Chapman a. Hall, 1978.

Статья поступила 12 июня 1985 г.

SUMMARY

This investigation was carried out with an inbred culture of Cabbage looper qualitative and quantitative differences of the insects to the adaptation parameters of two periods i. e. from 6 to 12 and from 23 to 29 generations were revealed. The results showed that the insects changed their attitude towards their diet and increased their reproductive ability for rearing and changed the sex activity under the influence of selection. Further the number of copulated pairs and the average number of copulation per female were increased. The survival period of preimaginal stages and the developmental time remained unchanged.

These studies however, have shown that the food changing habits for the prolonged life culture of Cabbage looper involved impossible readaptation to those insects which reared on artificial diet used earlier. Periodic inducing of diapause recovered the survival of culture of Cabbage looper, rearing on the same diet for a long period of time.