

УДК 632.911.4:595.768.23:634.75

**МЕТОДИКА СОСТАВЛЕНИЯ ТАБЛИЦ ВЫЖИВАНИЯ
ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ НА ПРИМЕРЕ
МАЛИННО-ЗЕМЛЯНИЧНОГО ДОЛГОНОСИКА ANTHONOMUS RUBI HBST.**

С. Я. ПОПОВ

(Кафедра энтомологии)

Таблицы выживания (Life tables)¹, составленные по факторам смертности, представляют собой компактные и очень ин-

¹ В переводной литературе это словосочетание нередко одинаково обозначает таблицы выживания двух родов. Для их разграничения следовало бы оставить данное наименование применительно к рассматриваемому здесь роду таблиц, а те, из которых рассчитываются чистая величина репродукции (R_0) и биотический потенциал (r_m), называть репродуктивными таблицами.

формативные сводки причин изменения численности популяции в течение одного поколения. Несмотря на присущие им ограничения, отмеченные в работах некоторых авторов [7, 15, 16], они обладают рядом ценных свойств. Использование таблиц, во-первых, позволяет довольно точно определить степень влияния на динамику популяций тех или иных факторов, во-вторых, после обработки методом K -факторного анализа выделять так называемый ключевой фактор изменения численности и, в-третьих, моделировать состояния популяций в разных условиях. Следует отме-

тить, что таблицы выживания можно использовать не для всех популяций, а в основном для тех из них, у которых перекрывающиеся поколения и малая миграционная активность особей. В частности, их применение более целесообразно при изучении таких групп насекомых, как минеры, щитовки, плодожорки, стеблевые пилильщики, галлообразователи, т. е. всех тех, кто оставляет хорошо заметные следы пребывания и за кем легко наблюдать на протяжении большинства фаз развития.

Способы сбора информации для составления таблицы выживания определяются биологией исследуемого объекта. Для чешуекрылых используется чаще всего метод суммарного отбора проб (с помощью различных ловушек), для малоподвижных насекомых — метод последовательного отбора проб. В конечном счете способ учета планируется так, чтобы знать число особей, умирающих при переходе от одной фазы развития (или возраста) к другой, а также причины гибели. При этом численность популяции представляется в виде плотности, т. е. числа особей на определенной площади, на растении и т. п. В обзорах ряда авторов [2, 12] обозначены правила, которых следует придерживаться при составлении подобных таблиц выживания.

Несмотря на то, что в последнее время метод составления таблиц выживания по факторам смертности и их последующий анализ начинает применяться все более широко [1, 2, 8, 9, 11, 17], во многих работах методики сбора и обсчета данных отражены явно недостаточно, что затрудняет планирование экспериментов другими исследователями. Поэтому мы сочли целесообразным привести в данном сообщении модифицированную методику последовательного отбора проб для таблиц выживания насекомых на примере малинно-земляничного долгоносика *Anthonomus rubi* Hbst., являющегося идеальным объектом для этих целей.

Жизненный цикл *A. rubi*

Перезимовавшие жуки начинают заселять землянику при устойчивом переходе среднесуточных температур воздуха через 9—10°. Жуки питаются отрастающими нежными листочками и черешками, оставляя мелкие сквозные отверстия. Как правило, созревание половой продукции заканчивается к началу фазы бутонизации земляники. При откладке яиц самка выбирает вполне сформировавшийся, но еще не раскрытый бутон, выгрызает сбоку ячейку, помещает на дно ячейки яйцо, закупоривает отверстие экскрементами и, наконец, подгрызает цветоножку бутона; все эти операции занимают 10—15 мин, а нередко и более. Подгрызенный бутон засыхает на растении или опадает. Отродившаяся личинка, постепенно готовя камеру с довольно прочными стенками, где и окукливается. Наблюдения, проводимые нами с 1977 г., показывают, что в полевых условиях самки *A. rubi* откладывают в бутон по одному,

реже — по два яйца (в 5—20 % случаев) и еще более редко — по три и по четыре яйца. Иногда самка, отложив яйцо, по тем или иным причинам не подгрызает цветоножку бутона, и отродившаяся личинка впоследствии выталкивается растущим плодом. Наоборот, иногда в свежеподгрызенных бутонах яйцо отсутствует. Отметим, что самцы никогда бутоны не подгрызают.

В условиях Московской области личинки 2-го и 3-го возрастов, а также куколок *A. rubi* могут поражать эктопаразитоидные наездники *Bracon epitriptus* Marsh. и *Pteromalus grandis* Walker, а также галлица *Lestodiplosis* sp., кроме того, опавшие бутоны могут разгрызаться хищными жуками и жуками. На отделившихся плантациях яйца уничтожаются хищными трипсами. Благополучно развившиеся жуки нового поколения прогрызают в камере отверстие и, попитавшись дней 10—15 отрастающими листьями, в конце июля — в августе уходят на зимовку.

Учеты и методика составления таблицы выживания *A. rubi*

Для учетов, проводившихся в 1979 г. на плантации земляники 2-го года жизни в совхозе «Матвеевский» (окрестности г. Одинцово Московской области), был выбран модельный участок размером 2400 м². Определяли плотность популяции *A. rubi*, численность генеративных органов земляники на единицу площади, поврежденность соцветий *A. rubi*, исследовали потенциальную и реальную плодовитость популяции насекомого, а также смертность на отдельных фазах развития. Все показатели пересчитывали на 1 пог. м ряда земляники. Результаты расчета репродуктивных характеристик и факторов смертности популяции *A. rubi* приведены в таблице.

Потенциальная плодовитость *A. rubi* определялась путем вскрытия около 200 особей через равные промежутки времени в течение всего 25-дневного периода откладки яиц. На основании динамики развития яичников было выяснено, что она не превышала 200 яиц в расчете на одну самку за весь период яйцекладки (см. подробнее в [3]).

Реальная (экологическая) плодовитость *A. rubi*. Плотность самок многократно определяли визуально. На 1 пог. м ряда земляники в среднем насчитывалось 0,5 особей. Из 138 бутонов на данном отрезке участка было повреждено 37. Считая поврежденный бутон эквивалентным одному яйцу *A. rubi*, мы должны были бы принять реальное число яиц на 1 пог. м равным 37. Однако в некоторых подгрызенных бутонах (8,8 %) находилось по два яйца, следовательно, реальное число яиц мы должны увеличить соответственно на 3,3. Кроме того, часть яиц (3,0 %) оказалась отложенной в бутоны без подгрызания цветоножки — это явление мы обозначили как нарушение стереотипа поведения самок при откладке яиц. В итоге первоначальное число яиц *A. rubi* на 1 пог. м принимаем равным

Таблица выживания популяции *A. gubi* на плантации земляники.
Окрестности г. Одинцово Московской области. 1979—1980 гг.

Факторы смертности и параметры популяции	% погибших	Плотность погибших	Плотность живых	lg числа живых	K $lg_n - lg_{n-1}$
		особей на 1 пог. м ряда земляники			
Период А (фаза яйца)					
Потенциальное число			100	2,0	
Реальное число			41,5	1,62	0,38
Нарушение стереотипа поведения самок при откладке яиц:					
в поле	3,0	1,2	40,3	1,61	0,01
(в лаборатории)	(4,8)	(2,0)	(39,5)	(1,60)	0,02
Стерильность	5,3	2,1	38,2	1,58	0,03
Другие факторы:					
в поле	10,0	3,8	34,4	1,54	0,04
(в лаборатории)	(10,1)	(3,9)	(34,3)	(1,54)	0,04
Период Б (фаза личинки)					
Каннибализм	3,3	1,1	33,3	1,52	0,02
Болезни	2,9	1,0	32,3	1,51	0,01
Паразитонды	5,0	1,6	30,7	1,49	0,02
Хищники	4,2	1,3	29,4	1,47	0,02
Неизвестные причины	3,1	0,9	28,5	1,45	0,02
Период В (фаза куколки)					
Болезни	2,3	0,7	27,8	1,44	0,01
Паразитонды	1,6	0,4	27,4	1,44	0,00
Хищники	1,4	0,4	27,0	1,43	0,01
Неизвестные причины	0,0	0,0	27,0	1,43	0,00
Гибель имаго в бутоне	0,0	0,0	27,0	1,43	0,00
Период Г (фаза имаго)					
Факторы, действующие в период предосеннего питания и перезимовки		26,2	0,8	—0,10	1,53

41,5 (таблица, графа «Плотность живых на 1 пог. м ряда земляники»). Данное число мы считаем исходным.

Методика сбора данных для оценки факторов смертности в период преимагинального развития *A. gubi* на 1 пог. м. Можно было бы просуммировать все собранные за сезон бутончики и, приняв их сумму за первоначальное число яиц, провести соответственные вычисления, как это сделано в [2] для галлицы васильковой пестрокрылки, однако предлагаемый нами способ представляется более точным и, главное, — простым.

Рассмотрим далее факторы смертности в присущей их действию последовательности.

Период А (фаза яйца):

Нарушение стереотипа поведения самок при откладке яиц. Как уже указывалось, иногда самка после откладывания яйца не подгрызала цветоножку. Тогда быстро формирующийся плод выталкивал личинку, и она погибала. Всего для учета «обреченных» личинок анализировали более 200 бутонов с посещенных самками соцветий на плантации и 1697 бутонов из лабораторных экспериментов, проведенных при 16 и 20°.

Стерильность яиц была определена стандартным методом путем выведения личинок. Всего анализировали 247 бутонов.

Другие факторы. При анализе свежеподгрызенных бутонов было обнаружено, что в некоторых из них не было яиц. Яйца либо уничтожались хищными насекомыми, например трипсами, либо повреждались при откладке, либо вообще не были отложены. О пустых свежеподгрызенных бутончиках упоминается также в [16]. Рассмотрено 757 бутонов с плантации и 1615 бутонов из лабораторных экспериментов.

Период Б (фаза личинки):

Каннибализм личинок. Имеются сведения, что развитие в одном бутоне

может завершить только одна из нескольких особей *A. gubii* — гибель остальных относятся за счет случайного каннибализма личинок при постройке камеры [13]. Как отмечалось, в фазу яйца в 8,8 % всех подгрызенных бутонов находилось по две особи *A. gubii* (анализировалось 545 бутонов). До фазы куколки и имаго дожили 1,8 % двойников, сделавших персональные камеры (анализировалось 342 бутон). Мы не можем утверждать, что причина отмеченной разницы — каннибализм, так как не исключена вероятность стерильности некоторой части яиц. В 0,4 % случаев она действительно могла быть. Гибель вследствие каннибализма была $(8,8 - 0,4 - 1,8) : 2 = 3,3$ %. Мы исходили из того, что подавляющее большинство остальных факторов одинаково действовало на обеих находящихся в бутоне особей. Добавим, что мы неоднократно наблюдали случаи борьбы двух личинок в бутоне.

Гибель личинок от болезней и паразитоидов (анализ соответственно 714 и 764 особей начиная с момента первого поражения) устанавливали прямым наблюдением. Больные особи выделяли по характерной мягкости тела и последующему потемнению покровов. Подавляющее число личинок паразитоидов воспитывалось до имаго.

Гибель личинок от хищников определяли по наличию в камере остатков тела, кроме личинок шкурки. Всего обследовали 969 бутонов. В специальных опытах выявляли гибель от хищных жукелиц. На период личиночной фазы в 10 изоляторах с почвой и растениями земляники содержали жукелиц *Pterostychus melanarius* Ill., *Brosicus cephalotes* L., *Ophonus rufipres* Deg., которым время от времени подкладывали бутоны (100 шт.) с личинками *A. gubii*. Часть бутонов жукелицы разгрызали и личинки погибали. Аналогичные опыты, в которых бутоны подкладывали в рядки земляники, проводили и на промышленной плантации. В этих условиях также отмечены случаи разгрызания бутонов.

При невозможности установить точную причину гибели личинок их относили к погибшим от неизвестных причин.

Период В (фаза куколки):

Гибель на стадии куколки и имаго в бутоне. Методика определения факторов смертности была аналогична описанной выше.

Период Г (фаза имаго):

Гибель во время перезимовки. С $\frac{1}{5}$ части исследуемого участка бутоны с *A. gubii* не брали для промежуточных анализов, что дало возможность более точно определить гибель жуков во время предосеннего питания и перезимовки. Ее рассчитывали как разницу между плотностью вышедших из бутонов молодых жуков и плотностью перезимовавших. Последнюю регистрировали перед началом фазы бутонизации земляники в 1980 г.

По данным [14], жукам *A. gubii* не свойственны циклические миграции с ранних сортов земляники на поздние, но они мо-

гут передвигаться на небольшие расстояния, чаще всего не далее 10 м. Тем не менее некоторая часть эмигрантов может попасть в число погибших во время перезимовки.

Для оценки каждого фактора целесообразно анализировать не менее 500 особей.

В таблице приведены логарифмы плотности популяции насекомого и значения K , представляющие собой их разность до и после действия фактора смертности, или так называемую остаточную смертность. Значения остаточной смертности, по мнению [2 и др.], являются более важными характеристиками, нежели натуральные значения факторов; они удобны при математических расчетах, так как позволяют интерпретировать реализацию некоторых биологических параметров (например, сокращение плодовитости как фактор смертности), к тому же значения K легко вводить в математические модели популяций.

Обсуждение результатов

По мнению Варли и др. [2], «...достаточно всего одной полной таблицы выживания, чтобы можно было начать выяснение, насколько чувствителен равновесный уровень популяции к различным факторам смертности...». Представленная нами таблица, избранная в качестве примера из девяти подобных, полученных нами, позволяет приступить к анализу (хотя и предварительному) воздействия факторов среды на насекомое.

Выживаемость популяции малинно-земляничного долгоносика на преимагинальных фазах развития чрезвычайно высока для насекомых — около 65 %. Она достигается за счет весьма совершенной заботы о потомстве, выражающейся в относительно сложной подготовке самками субстрата для питания личинки и защите молодых стадий от внешних факторов среды. Наибольшая гибель отмечается в период предосеннего питания и перезимовки ($K=1,53$). Ущерб непосредственные факторы смертности в это время довольно трудно, так как гибель жуков связывают с хищничеством жукелиц, активно проявляющимся при сравнительно низких положительных температурах [4], с характером зимы и высотой снежного покрова [10], физиологическим состоянием самой популяции насекомого [5]. Гибель, определяемая остальными природными факторами, очень невелика ($K \leq 0,04$). Тем не менее их изучение крайне важно, поскольку, правильно воздействуя на отдельные звенья регулирующего механизма, мы можем повысить эффективность данных факторов. В этом плане целесообразно определение условий, при которых происходят эпизоотии (их локальное проявление на личинках долгоносика со стороны бактерий рода *Pseudomonas* было зарегистрировано нами в подобном агроценозе). Детальное изучение биологии и фенологии паразитоидных наездников, поражающих вредителя, может вскрыть интересные особенности их деятельности. В частности, как нами уста-

новлено, некоторая часть коконов наездника *Braco epitriptus* Marsh., находившихся в камере погибшей личинки или куколки жука, могла поражаться паразитом *Pteromalus grandis* Walker. В то же время и сама личинка *P. grandis* могла питаться личинкой и куколкой долгоносика. Определенные специализации наездников, формы их взаимоотношений, механизма поисков жертвы, фенологии поможет выявить их сравнительную ценность и в конечном счете наметить пути для повышения их эффективности.

В перспективе заслуживает внимания изучение такого явления, как нарушение стереотипа поведения самок при откладке яиц, выражающегося в неподгрызании соцветий при откладке яиц. Искусственная стимуляция этого нарушения может явиться радикальным способом борьбы с вредителем.

Многие авторы, и в первую очередь Варли и др. [2], первичной и нередко основной задачей анализа таблиц выживания считают выделение ключевых факторов. Однако, видимо, больший интерес представляет дисперсия малозначимых факторов, по-

скольку ее анализ дает возможность выявить условия, при которых повышается действие этих факторов, и обосновать приемы, усиливающие его. Предлагаемый подход предопределен тем, что чаще всего ключевые факторы, как, например, определяющие гибель во время перезимовки, являются трудноуправляемыми, а агроценозы в связи с ротацией культур недолговечны. Для его реализации представляется оптимальным параллельное накопление таблиц выживания популяций разных агроценозов, что позволит существенно уменьшить время исследований, определяемое одним из авторов *K*-факторного анализа [2], не менее чем десятью годами, а также выявить более широкий круг связей вредителя.

Дальнейший анализ десяти—пятнадцати таблиц выживания малинно-земляничного долгоносика поможет определить многообразие природных регуляторных механизмов его популяций и усовершенствовать системы защиты земляники. В последующих публикациях мы рассчитываем обсудить данные вопросы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баташева З. Н. Малинная стеблевая галлица.— Защита растений, 1982, № 3, с. 28—29.— 2. Варли Дж. К., Градуэлл Дж. Р., Хассел М. П. Экология популяций насекомых (Аналит. подход). М.: Колос, 1978.— 3. Захваткин Ю. А., Попов С. Я., Калабеков А. Л. Потенциальная и экологическая плодовитость малинно-земляничного долгоносика *Anthonomus rubi* Hbst. (Coleoptera: Curculionidae).— Биол. науки, 1981, № 3, с. 35—40.— 4. Исаичев В. В. Пути рационального сочетания биологического и химического методов борьбы с главнейшими вредителями земляники.— Автореф. канд. дис. М., 1969.— 5. Мигулин А. А., Кудрявцев В. С. Биологические параметры особей популяций насекомых и динамика их численности.— Вестн. зоологии, 1970, № 1, с. 78—83.— 6. Савздарг Э. Э. Малинный долгоносик *Anthonomus rubi* Hbst. на землянике и малине и его хозяйственное значение.— Сад и огород, 1929, № 5, с. 17—27.— 7. Семейский Ф. Н. Методика количественного изучения динамики численности лесных насекомых.— В сб.: Вопр. лесной энтомологии. М., 1969, вып. 26, с. 42—75.— 8. Сергеев Г. Е., Макеев Г. И. Имитацион-

ное моделирование природной популяции колорадского жука на основе таблиц выживания.— В сб.: Колич. методы в экологии животных. Л.: Изд-во АН СССР, 1980, с. 124—126.— 9. Харченко Н. Н., Буныкин В. П. Таблицы выживания капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) в Белоруссии.— Защита растений. Минск, 1981, № 6, с. 45—52.— 10. Чэнь Чжун-Мэй. Землянично-малинный долгоносик как вредитель земляники в условиях Ленинградской области.— Автореф. канд. дис. Л., 1960.— 11. Aeschlimann J.-P., — J. of Appl. Ecol., 1979, vol. 16, p. 405—415.— 12. Harkourt D. G. — Ann. rev. Ent., 1969, vol. 14, p. 175—196.— 13. Lekic M. — Zastita Bilja, 1963, Br 71, s. 59—73.— 14. Leska W. — Polskie Pismo Entomologiczne, 1965, ser. B, Z. 1—2 (37—38), N 4, s. 81—142.— 15. Morris R. F. — Canad. ent., 1965, vol. 97, p. 1173—1184.— 16. Murdoch W. W. — J. anim. ecol., 1966, vol. 35, N 1, p. 127—156.— 17. Scott R. R., Harrison R. A. — N. Z. J. Zool. 1980, vol. 7, N 4, p. 585—595.

Статья поступила 18 августа 1982 г.

SUMMARY

As an example of utilization of methods suggested the article provides a life table of raspberry-srawberry root weevil *Anthonomus rubi* Hbst. (Coleoptera: Curculionidae). Ways of registration of separate stages of insect development for revealing death factors are discussed. *K*-factor analysis of the population has been carried out. It is underlined that dispersion of low-relevant factors is of more interest for agricultural ecologists than marking out of key factors. the latter being often difficult to regulate in the programmes of pest control.