

- Bonnet L. Kystes et trophophase chez *Plagiopyxis minuta* Bonnet (Thécamoebiens). — Bull. Soc. Zool. France, 1960, 85, p. 43—52.
- Bonnet L. Le peuplement thécamoebien des sols. — Rev. Écol. Biol. sol., 1964, 1, № 2, p. 123—408.
- Bonnet L. Types morphologiques, écologie et evolution de la theque chez les Thécamoebiens. — Protistologica, 1975, 11, f. 3, p. 363—378.
- Bonnet L., Thomas R. Etude sur les Thécamoebiens du sol (I). — Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 1955, 90, № 3—4, p. 411—428.

УДК 595.7-14:632.7:635

## ПОЛИМОРФИЗМ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КОЛОРАДСКОГО ЖУКА *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

С. Р. Фасулати

В различных природных популяциях колорадского жука на территории европейской части СССР сравнивались частоты встречаемости девять выделенных автором форм рисунка переднеспинки имаго. Установлены две основные группы популяций этого вида — северо-западная и юго-восточная, с примерной границей по среднеиюльской изотерме  $+20^{\circ}\text{C}$  и границе лесостепной и степной зон. Соотношение форм имаго в любой популяции зависит также от погодных условий конкретного летнего сезона и условий питания (например, сортовых особенностей картофеля).

Изучение популяционной структуры, направлений и темпов микроэволюции вредных видов насекомых имеет большое значение для совершенствования систем защиты растений и разработки рекомендаций по селекции сортов, устойчивых к вредителям, поскольку микроэволюционные процессы в популяциях вредных организмов приводят к возникновению разнообразных внутривидовых форм (биотипов, рас), различающихся экологически и физиологически, в том числе по пищевой специализации на сортовом уровне (Жуковский, 1971; Памужак, 1976; Вилкова и др., 1979; Gallup a. o., 1975).

Распространенным методом изучения популяционной структуры видов является анализ проявлений полиморфизма, обычно отражающего генетики контролируемую эколого-физиологическую разнокачественность особей вида и в той или иной степени присущего большинству видов (Вавилов, 1926; Новоженев, 1975, 1982; Яблоков, 1980). Чаще всего с помощью полиморфизма изучается географическая изменчивость организмов (Новоженев, 1975, 1982 и др.). Ее роль в становлении популяционной структуры видов велика, но не единственна: важная роль принадлежит также действию пищевого (в качестве которого выступает и сорт кормового растения) и других средообразующих факторов, создающих разнообразие и непостоянство экологических условий в био- и агробиоценозах (Шмальгаузен, 1968; Шапиро, 1976; Вилкова и др., 1979). В условиях современного сельскохозяйственного производства именно сорта и их непрерывная смена стали в значительной степени определять различия условий в агробиоценозах, а с ними и направления адаптивной микроэволюции вредителей. Поэтому при изучении изменчивости и популяционной структуры вредных насекомых влияние пищевого фактора необходимо обязательно учитывать (Жуковский, 1971; Шапиро, 1976; Вилкова и др., 1979).

Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) — один из наиболее хорошо изученных видов вредителей сельского хозяйства. Его широкая экологическая пластичность связана

с эколого-физиологическим полиморфизмом, который, в свою очередь, складывается на основе генетической разнокачественности особей (Ушатинская, 1981). Известен и его внешний полиморфизм по рисунку переднеспинки и надкрылий имаго, цвету яиц и личинок (Яковлев, 1960; Ушатинская, 1981; Tower, 1906). При этом каких-либо возрастных изменений рисунка на теле имаго в течение индивидуальной жизни особи, аналогичных таковым, например, у имаго крестоцветных клопов рода *Eurydema* семейства Pentatomidae (Фасулати, 1979, и др.), у колорадского жука не наблюдается. Как и у подавляющего большинства насекомых, у имаго колорадского жука тот или иной рисунок, сформировавшийся при метаморфозе, остается неизменным до конца жизни данной особи.

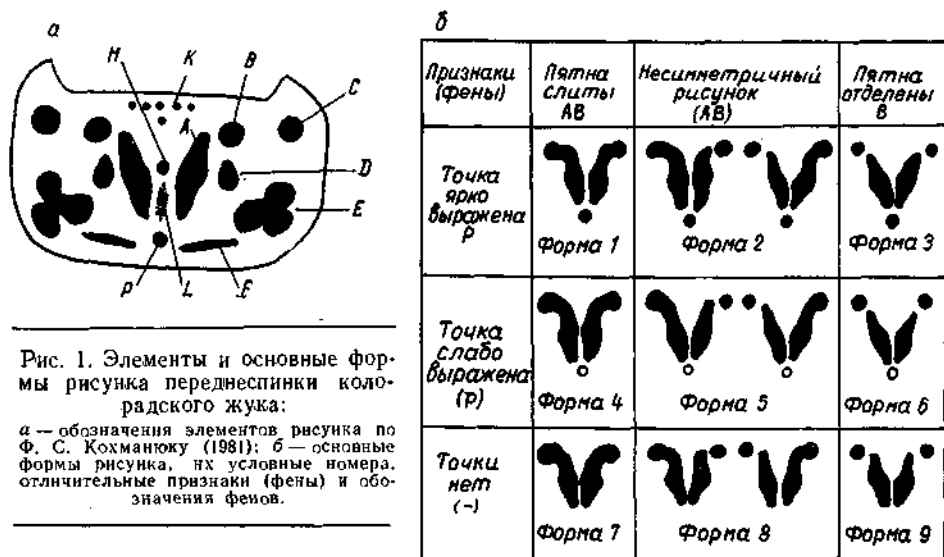


Рис. 1. Элементы и основные формы рисунка переднеспинки колорадского жука:

а — обозначения элементов рисунка по Ф. С. Кохманюку (1981); б — основные формы рисунка, их условные номера, отличительные признаки (фены) и обозначения фенов.

Популяционная структура колорадского жука с использованием признаков внешней морфологии стала интенсивно изучаться лишь в последние годы (Соколов, 1978; Кохманюк, 1981, 1982; Овчинникова, Маркелов, 1982). Показано, что ему свойственны широкий спектр внутривидовой изменчивости и сложная структура популяций, однако указанные работы, выполненные фенетическими методами, посвящены анализу только географической изменчивости данного вида без учета пищевого фактора, с которым, как отмечено выше, нужно считаться.

Задача нашей работы, проводимой в Отделе иммунитета растений к вредителям и экологической физиологии насекомых ВИЗР, — изучение популяционной структуры колорадского жука в СССР с целью совершенствования методов оценки и селекции картофеля на устойчивость к данному вредителю.

А. М. Соколов (1978) выделил четыре популяции колорадского жука в европейской части СССР по степени разнообразия форм рисунка без учета частот их встречаемости в популяциях, а Ф. С. Кохманюк (1981, 1982) определял частоты встречаемости в популяциях отдельных признаков (фенов), связанных с различными состояниями любого из элементов рисунка переднеспинки имаго (рис. 1а). Мы выявляли различия между природными популяциями вредителя, учитывая не отдельные признаки-фены, а формы рисунка переднеспинки как совокупности фенов. Данный метод применялся Ю. И. Новоженковым (1975, 1982 и др.) при изучении уральских популяций изменчивых видов жуков: усачей, листоедов, кокцид и др. Суть метода состоит в следующем: из всего многообразия форм изменчивого вида выбираются 5—10 легко различимых форм и определяются частоты их встречаемости в сравниваемых популяциях в процентах от общего числа особей на примере выборок в несколько сотен экземпляров. Затем распределения частот форм в популяциях сравниваются с помощью критерия «хи-квадрат» (парно), и делается вывод о сходстве или различии

сравниваемых природных популяций данного вида по их фенотипической структуре (соотношению форм).

Нами выделены девять основных форм рисунка центральной части переднеспинки имаго колорадского жука в зависимости, по обозначениям Ф. С. Кохманюка (1981, 1982), от трех состояний точки  $P$  у основания полос  $A$  и трех состояний пятен  $B$  по отношению к полосам  $A$ . К этим девяти формам, обозначаемым нами условными номерами (рис. 1б), можно свести все фактическое разнообразие рисунка на переднеспинке жуков. Определение частот их встречаемости в выборках из природных популяций (как правило, не менее 200 особей) и сравнение распределений частот попарно между всеми выборками мы вели описанным выше методом (стандартное значение  $\chi^2 = 15,51$  для восьми степеней свободы при 5%-ном уровне значимости). При сборе материала для фенотипического анализа, кроме времени и места сбора, мы учитывали и сорт растения, проводя в одном районе в одно и то же время дифференцированный сбор жуков с посевов нескольких сортов картофеля. Фенотипический анализ имаго проводился либо на живом, либо на высушенном материале после фиксации в морилках с помощью ацетона, который лучше, чем эфир и хлороформ, сохраняет окраску насекомых. Рассматриваемые нами формы 1—9 при дневном освещении легко различимы невооруженным глазом. При достаточной тренированности для идентификации принадлежности жука к той или иной феноформе требуется 2—3 с.

Таким способом нами проанализировано более 150 выборок из природных популяций колорадского жука, собранных в разных поколениях с посевов более 30 сортов картофеля и баклажана в 15 районах европейской части СССР, охватывающих различные агроклиматические зоны, причем для 11 районов имеются данные за два—четыре сезона.

Все девять рассматриваемых феноформ имаго встречаются во всех проанализированных популяциях колорадского жука, но с неодинаковой частотой, о чем мы уже предварительно сообщали (Фасулати, 1981). В настоящее время установлено, что фенотипическая структура популяций колорадского жука зависит от географических, погодных и пищевых факторов, а также подвержена сезонной динамике (рис. 2); о последнем упоминается и в литературе (Соколов, 1978; Кохманюк, 1981, 1982).

Результаты анализа закономерностей территориального расположения взаимно сходных и взаимно различающихся по соотношениям частот феноформ 1—9 природных популяций колорадского жука показали, что на территории европейской части СССР обитают две основные группы популяций, или две суперпопуляции данного вида: северо-западная и юго-восточная. Граница между ними проходит севернее линии Кишинев—Днепропетровск—Куйбышев, приблизительно соответствующая границе лесостепной и степной зон, среднеиюльской изотерме  $+20^\circ\text{C}$  и примерной границе территорий с числом генераций вредителя не более и не менее двух в год (рис. 3).

Для северо-западной группы популяций в целом характерны высокие частоты встречаемости феноформ 1—6, т. е. резкое преобладание фенотипов  $P$  и  $(p)$  над фенотипом  $(-)$  и высокая частота признака «слияния пятен», т. е. фена  $AB$  (рис. 1б). Обозначения признаков «слабой выраженности» и «отсутствия» точки  $P$  соответственно символами  $(p)$  и  $(-)$  в работах Ф. С. Кохманюка (1981, 1982) не встречаются и предлагаются нами впервые. Наиболее массовыми феноформами в популяциях этой группы могут быть: 1 (чаще всего), 3 или 6 (в 1982 г. в Московской области на картофеле сорта Домодедовский самой многочисленной являлась форма 4), однако резкое преобладание в популяции какой-либо одной феноформы наблюдается нечасто. Такой может быть форма 1, причем обычно на посевах устойчивых к колорадскому жуку сортов картофеля, проявляющих антибиотическое воздействие на вредителя. Например, в 1982 г. в первом летнем поколении колорадского жука на посевах устойчивых сортов Зарево и Чаривница в Киевской области и сорта Раменский в Московской области на долю формы 1 приходилось до 40% жуков.

Для юго-восточной группы популяций характерны высокие частоты прежде всего форм 6 и 3 (форма 1 в числе массовых редка), в том чис-

ле резкое преобладание в жаркие и засушливые годы формы 6, на долю которой может приходиться 50—60% всех особей. Это наблюдалось в краснодарской и северо-осетинской равнинной популяциях в 1979 г., в молдавской и куйбышевской популяциях в засушливом 1981 г. Нередко с высокой частотой (10—15%) встречается форма 9. В целом в этой группе популяций фены ( $\rho$ ), (—) и  $B$  значительно преобладают над фенами  $P$  и  $AB$ . В отдельных случаях популяция фактически оказывается представленной четырьмя феноформами (3, 5, 6 и 9), а остальные присутствуют в незначительных количествах.

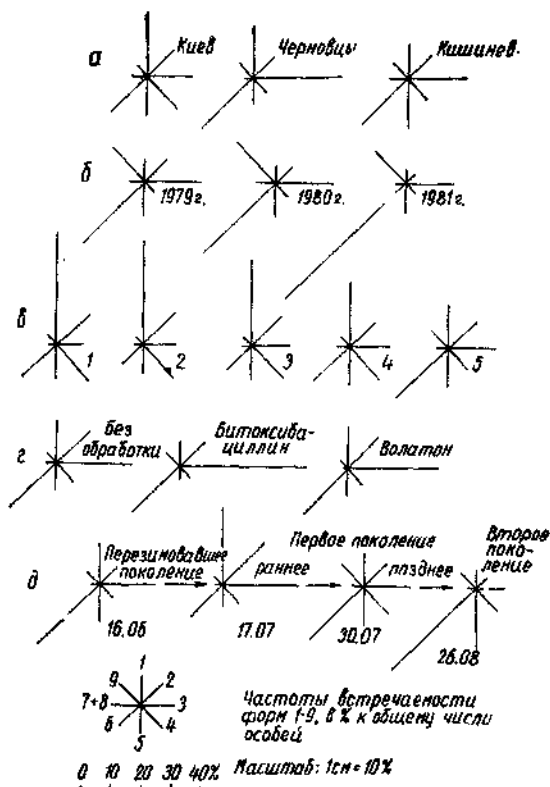


Рис. 2. Примеры фенотипической структуры популяций колорадского жука в различных условиях обитания:

а — в различных районах на посевах одного и того же сорта картофеля (сорт Темп, 1982 г., 1 поколение); б — в разные летние сезоны (Куйбышев, 1 поколение, картофель Ранняя роза); в — на посевах разных сортов картофеля (Киев, 1 поколение, 3 августа 1982 г.): 1 — Зарево, 2 — Чаривница, 3 — Незабудка, 4 — Темп, 5 — Полесский розовый; г — после различных химических обработок (Кишинев, картофель Темп, 1 раннее поколение, 16 июня 1983 г.); д — сезонная динамика фенотипической структуры популяции на картофеле Искра (Черновицкая область, 1981 г.).

Формы 7 и 8 являются редкими во всех случаях, их частоты обычно составляют 0,5—2,5%. Поэтому мы считаем удобным изображать фенотипическую структуру популяций колорадского жука восьмилучевыми диаграммами, показывая частоту форм 7 и 8 суммарно на одной оси (см. рис. 2, 3).

Относительно признака «несимметричности рисунка», или фена ( $AB$ ), наши данные в целом соответствуют данным Ф. С. Кохманюка (1981): суммарная частота этого фена, т.е. феноформ 2, 5 и 8, снижается с северо-запада на юго-восток. Однако и здесь заметно влияние пищевого фактора. Так, среди жуков перезимовавшего и первого поколений, собранных в 1981—1984 гг. в Молдавской ССР, Черновицкой, Киевской и Московской областях, суммарная частота форм 2, 5 и 8, и

прежде всего формы 2, на посевах картофеля сорта Гатчинский почти всегда была выше, чем на посевах других сортов.

Характер разграничения северо-западной и юго-восточной групп популяций колорадского жука в европейской части СССР дает основания считать, что качественный состав и связанные с ним особенности фенотипической структуры популяций этого вида определяются в основном условиями летнего, а не зимнего сезона, и становление его общей популяционной структуры, как и многих других видов (Шмальгаузен, 1968), происходит прежде всего на основе географической изменчивости (последняя в данном случае, возможно, является ступенчатой, а не клинальной). Однако структура любой местной популяции

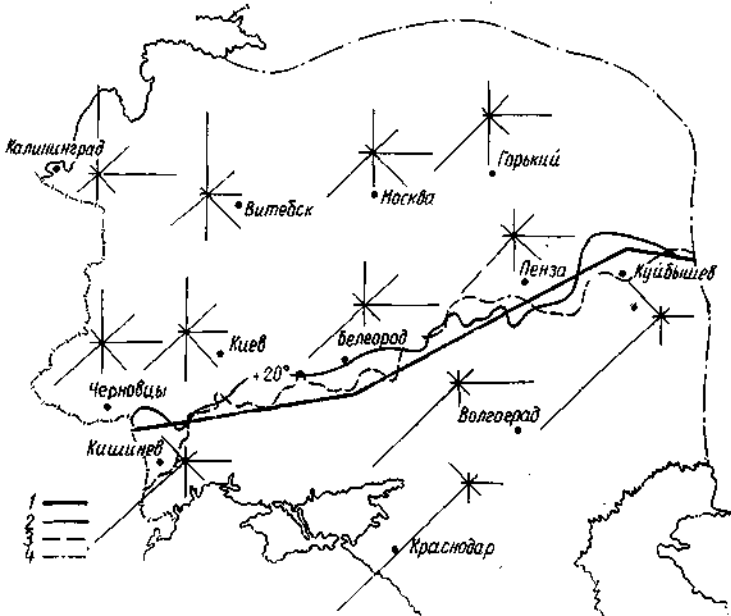


Рис. 3. Ареал и популяционная структура колорадского жука на территории европейской части СССР:

1 — граница северо-западной и юго-восточной групп популяций; 2 — среднелинейная изотерма  $+20^{\circ}$ ; 3 — граница лесостепной и степной зон; 4 — граница ареала колорадского жука на 1977 г. (Ушатинская, 1981). Обозначения диаграмм см. на рис. 2.

вредителя существенно корректируется условиями питания и другими средообразующими факторами (см. рис. 2). При этом мы имеем в виду не изменения рисунка имаго под прямым воздействием тех или иных средообразующих факторов в период жизни имаго (возрастных изменений рисунка имаго у колорадского жука не происходит), а следующие два момента.

С одной стороны, соотношение феноформ в конкретной популяции, очевидно, складывается за счет преимущественного выживания на всех фазах развития в данных условиях обитания определенных, адаптированных именно к этим условиям, реальных внутривидовых форм вредителя (статус которых пока неизвестен). Такие генетически детерминированные реальные внутривидовые формы, очевидно, и могут обладать эколого-физиологическими, а в имагинальной фазе — также и внешними различиями.

С другой стороны, на формирование фенооблика популяции будет влиять некоторое перераспределение таких внутривидовых форм (уже в фазе имаго, со сформировавшимся рисунком) по сортовым посевам картофеля в соответствии с возможными различиями своей пищевой

специализации на сортовом уровне — разумеется, при наличии возможности выбора. Иными словами, здесь подтверждается важная роль как естественного отбора, так и дрейфа генов в формировании оптимального фенотипа популяции (Новожинов, 1970).

Таким образом, все особенности проявления полиморфизма колорадского жука в его природных (в том числе — пищевых) популяциях дополнительно подтверждают известный эколого-физиологический полиморфизм данного вида (Ушатинская, 1981), предполагаемую связь отдельных внешних признаков жуков с их экологическими требованиями (Соколов, 1978; Кохманюк, 1981, 1982) и общие положения об адаптивности фена и полиморфизма (Новожинов, 1970, 1975, 1982; Яблоков, 1980). О первых результатах сравнительного лабораторного изучения рассматриваемых фенотипов колорадского жука, полученных нами в подтверждение их эколого-физиологической разнокачественности, уже сообщалось (Фасулати, 1981); в настоящее время исследования продолжаются.

Примененный метод сравнительного изучения популяций колорадского жука с помощью анализа проявлений полиморфизма позволил установить, что в европейской части СССР обитают две большие группы его популяций: северо-западная и юго-восточная, с примерной границей по среднеиюльской изотерме  $+20^{\circ}\text{C}$  и границе лесостепной и степной зон. Качественный состав любой местной популяции, внешним отражением которого является ее фенотипическая структура, определяется в основном условиями летнего развития жука, а не зимовки. Кроме климата местности, состав популяции зависит от условий питания (сорта картофеля), метеословий конкретного летнего сезона, а также изменяется в течение сезона. Эти результаты, в частности, показывают, что примененный метод пригоден для оценки роли не только географических, но и других средообразующих факторов в формировании популяционной структуры вида в пределах ареала. Широкая генетическая и биологическая разнокачественность особей колорадского жука в любой его популяции, проявляющаяся внешним полиморфизмом, может рассматриваться в качестве одной из причин хорошо известной экологической пластичности данного вида и его быстрой приспособляемости к новым условиям обитания.

Полученные данные о сложной популяционной структуре колорадского жука, специфике качественного состава его природных популяций в различных агроклиматических зонах страны указывают на важность разработки зональных систем мероприятий по защите картофеля, в том числе на необходимость оценки и селекции картофеля на устойчивость к вредителю применительно к местным условиям, в которых тот или иной новый сорт предполагается возделывать.

ВНИИ защиты растений

Поступила в редакцию  
18 января 1985 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. Л.: Всесоюзный ин-т прикл. ботаники и нов. культур и Гос. ин-т опытной агрономии, 1926, 248 с.
- Вилкова Н. А., Шапиро И. Д., Фролов А. Н. Направленность микрорволюционных процессов у фитофагов и их связь с научно-техническим прогрессом. — В кн.: Вопросы экологической физиологии насекомых и проблемы защиты растений. Л.: ВИЗР, 1979, с. 18—24.
- Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1971, 752 с.
- Кохманюк Ф. С. Колорадский жук как модель микрорволюции. — Природа, 1981, № 12, с. 86—87.
- Кохманюк Ф. С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука в пределах ареала. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 233—243.
- Новожинов Ю. И. Роль отбора и дрейфа генов в формировании оптимального фенотипического облика популяции. — ДАН СССР, 1970, 191, № 3, с. 693—695.

- Новоженков Ю. И. Изучение популяционной структуры вида у насекомых с помощью полиморфизма. — В кн.: Исследование продуктивности вида в ареале. Вильнюс: 1975, с. 87—105.
- Новоженков Ю. И. Географическая изменчивость и популяционная структура вида. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 78—90.
- Овчинникова Н. А., Маркелов Г. В. Внутривидовая изменчивость колорадского жука в Липецкой области. — НДВШ, Биол. науки, 1982, № 7, с. 63—67.
- Памужак Н. Г. Расы гессенской мухи (*Mayetiola destructor* Say). — Труды ВИЗР, 1976, вып. 48, с. 113—119.
- Соколов А. М. Изменчивость морфологических признаков колорадского жука. — В сб.: Вопросы экологии и охраны животного мира Нечерноземной зоны РСФСР. Иваново, 1978, с. 110—117.
- Ушатинская Р. С. (отв. ред.). Колорадский картофельный жук. Филогения, морфология, экология, физиология, адаптация, естественные враги. М.: Наука, 1981, 377 с.
- Фасулати С. Р. Фотопернодическая реакция и окраска рапсового клопа *Eurydema oleracea* L. (Heteroptera: Pentatomidae). — Энтомол. обозрение, 1979, 58, вып. 1, с. 15—22.
- Фасулати С. Р. О фенотипической структуре популяций колорадского жука и устойчивости картофеля к этому вредителю. — В кн.: VII Всесоюзное совещание по иммунитету сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям. Новосибирск, 1981, с. 308—309.
- Шапиро И. Д. Вопросы управления численностью вредных членистоногих в современных условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве. — Труды ВИЗР, 1976, вып. 48, с. 5—13.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. 2-е изд. М.: Наука, 1968, 447 с.
- Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980, 132 с.
- Яковлев Б. В. Колорадский картофельный жук. Рига, 1960, 151 с.
- Gallun R. L., Starks K. J., Guthrie W. D. Plant resistance to insects attacking cereals. — Ann. Rev. Entomol., 1975, 20, p. 337—357.
- Tower L. W. An investigation on evolution in Chrysometid beetles of the genus *Lepitotarsa*. — Publ. Carnegie Inst., Washington: 1906, 158 p.