

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ РИСУНКА ПЕРЕДНЕСПИНКИ У КОЛОРАДСКОГО ЖУКА (*LEPTINOTARSA DECEMLINEATA*)

© 1998 г. В. В. Гриценко¹, Н. В. Глотов², Д. Б. Орлинский³

¹Московская сельскохозяйственная академия, Москва 127550

²Биологический научно-исследовательский институт Санкт-Петербургского университета, Санкт-Петербург, Старый Петергоф 198904

³Институт почвоведения и фотосинтеза РАН, Пушкино 142292

Поступила в редакцию 5.12.96 г.

Изменчивость рисунка переднеспинки колорадского жука проанализирована в эксперименте с учетом фенотипов родителей, температуры развития и пола потомства. Данные четырехфакторного дисперсионного анализа показывают комплексную эколого-генетическую детерминацию признака рисунка. Выявлены статистически значимые аддитивные эффекты материнского и отцовского фенотипов, причем вклад материнского фенотипа более высок. Значительное влияние на проявление признаков оказывает температура развития. Достоверно взаимодействие факторов температура × пол.

Чрезвычайная изменчивость переднего рисунка на переднеспинке и надкрыльях колорадского жука первоначально описана в начале века в фундаментальных работах Тауэра (Tower, 1906, 1918) по эволюции рода *Leptinotarsa* в Америке. Вторично эта изменчивость привлекла к себе внимание отечественных исследователей с конца 70-х г. (Кохманюк, Климец, 1976; Кохманюк и др., 1978; Соколов, 1979). Одна из причин, вызвавших этот интерес, – развитие фенетического подхода в полевых популяционных исследованиях у нас в стране (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Яблоков, 1980; Новоженев, 1975 и др.), при котором фены – признаки с наглядной качественной изменчивостью рассматриваются как маркеры генетической структуры популяций. Развитию исследований способствовала стремительная экспансия колорадского жука, формирование его новых популяций, а также доступность, массовость и вредоносность этого объекта.

Рисунок переднеспинки колорадского жука представляет собой сложную и лабильную систему меланиновых пятен различных размеров и формы, большинство из которых попарно симметричны. В типичном рисунке выделяется до 20–22 пятен. В описании изменчивости обычно используется система обозначений Л. Тауэра с некоторыми изменениями и дополнениями (рис. 1). Изменчивость определяется выраженностью и разнообразными слияниями соседних пятен. При этом выделяются 5–6 групп особо изменчивых пятен, каждая из которых путем редукции или слияния ее элементов дает несколько относительно дискретных вариантов. Слияния пятен мо-

гут быть как симметричными, так и асимметричными. Большинство из вариантов представлены практически во всех популяциях с достаточно высокой (более 1%) частотой. В рисунках особей различные варианты разных систем пятен могут встречаться практически во всех возможных комбинациях, несмотря на достоверную, но невысокую “сцепленность” отдельных признаков.

Такая комбинаторика создает астрономическое количество форм рисунка. Так, Соколов (1979) выделял 32 формы лишь по трем системам центральных пятен. Это обстоятельство делает весьма громоздкой процедуру описания изменчивости, затрудняет интерпретацию данных и вызывает проблему выделения признаков рисунка.

Большинство авторов, сопоставляя популяционные выборки, используют частоты отдельных вариантов по изменчивым группам пятен (Кохманюк, 1978, 1981, 1982, 1987; Кохманюк и др., 1978; Овчинникова, Маркелов, 1982; Климец, 1987, 1991). В результате возникает мелко мозаичная картина изменчивости, где в лабильной разноразмерной динамике частот отдельных фенотипов теряется фенооблик особей.

Существенная рационализация описания изменчивости предпринята в работах Фасулати (1985, 1986, 1987), где рассматриваются только 2 системы пятен в центре переднеспинки (*AB* и *P*), комбинации которых дают 9 фенокомплексов. Такой подход позволил автору проанализировать на порядок больший объем материала без заметной потери информации.

В данной работе анализируется изменчивость одной центральной системы пятен *AB* как наиболее крупного и вариабельного элемента рисунка переднеспинки (рис. 1).

Интенсивное изучение изменчивости рисунка переднеспинки обнаружило ее зависимость от целого ряда внешних факторов. Прежде всего очевидна эколого-географическая направленность изменчивости, характеризующаяся, в целом, преобладанием на северо-западе ареала меланистических “темных” форм с сильным развитием и слиянием пятен, а на юго-востоке – преобладанием “светлых” форм с дезинтеграцией пятен и редукцией рисунка. Эти данные в основных чертах согласуются у разных авторов (Кохманюк, 1982; Фасулати, 1985; Гриценко, Соломатин, 1990). Такая изменчивость, по-видимому, не имеет плавного клинального характера и сопровождается перепадами частот в определенных участках ареала, что позволяет выделить несколько географических групп популяций (Соколов, 1979; Кохманюк, 1983; Фасулати, 1987). По данным Фасулати (1987) граница северных и южных групп популяций совпадает со среднеюльской изотермой +20°C, что может свидетельствовать о влиянии температуры, при которой развивались личинки, на рисунок переднеспинки имаго. Это положение подтверждено прямым экспериментом с выращиванием при низкой и высокой температуре двух частей потомства оплодотворенных самок. В первом варианте преобладали жуки “северного”, во втором – “южного” фенотипа. Аналогичным образом, хотя и менее отчетливо показано влияние на фенотип жуков кормового растения (сортов картофеля), на котором развивались личинки (Фасулати, 1987).

В ряде работ приведены данные о фенотипических различиях между популяциями и группировками особей на разных пасленовых культурах (Гриценко, Соломатин, 1990), сортах картофеля (Фасулати, 1987), отмечались изменения частот фенотипов после химической обработки (Кохманюк, 1982). В лабораторных опытах неоднократно отмечались различия между некоторыми формами по устойчивости к голоданию, холоду, инсектицидам, а также по некоторым другим экологическим и физиологическим параметрам (Фасулати, 1986, 1987; Кохманюк, 1983; Климец, 1988).

Другим фактором, влияющим на проявление рисунка, является пол. Большинство авторов не учитывают этот фактор, описывая недифференцированные по полу выборки; различия полов отмечались лишь фрагментарно, в кратких сообщениях (Климец, 1987; Малоземов, 1991). По нашим данным, при отсутствии полностью специфичных для полов признаков рисунка, по частотам многих из них наблюдаются значительные различия между самками и самцами. Амплитуда различий

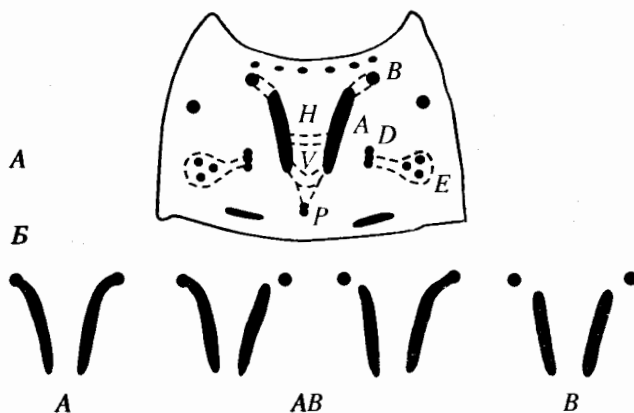


Рис. 1. А – схема рисунка переднеспинки колорадского жука. Обозначены наиболее изменчивые элементы рисунка. Штрихом отмечены направления слияния пятен. Пятно *P* может быть выражено или отсутствует.

Б – варианты изменчивости центральных элементов рисунка.

варьирует в разных популяциях и может составлять от 1.5–2-кратной (признаки групп *AB* и *P*) до 10–20-кратной (признаки групп *E* и *D+E*). В целом по большинству элементов рисунка у самцов прослеживается большая выраженность и более частое слияние пигментных пятен, нежели у самок; по признакам группы *AB* наблюдается обратная тенденция (Гриценко, Соломатин, 1990).

Приведенные данные показывают, что рисунок переднеспинки колорадского жука не может считаться системой элементарных генетически детерминированных фенотипов. Очевидны значительная модифицируемость рисунка, его неоднородное проявление в зависимости от пола и косвенные связи с различными адаптивными свойствами особей.

К этому заключению приводит и анализ морфологической основы рисунка. Согласно одному из выводов Креславского (1978), по эволюции рисунка надкрыльев в разных группах семейства Листоедов, изменчивость исходно определяется структурной основой и уровнем пигментации. В работе Присного (1985) показано, что подобной основой в данном случае является мышечная система переднегруди. Пигментные пятна приурочены к местам прикрепления различных мышц к переднегруднему тергиту. Так, пятно *A* ассоциируется с мышцей, прижимающей переднегрудь к среднегрудю, а пятно *B* – с мышцей, участвующей в подъеме и втягивании головы. Таким образом, рисунок переднеспинки связан с достаточно сложными анатомическими структурами и физиологическими процессами.

Несмотря на активное использование признаков рисунка переднеспинки как популяционно-генетических маркеров, исследования их генетиче-

ской основы весьма немногочисленны. Это, возможно, объясняется сложностью длительного лабораторного разведения объекта, выделения линий, получения ряда поколений.

Конкретные данные по скрещиваниям особей с различными фенокомплексами групп *AB* и *P* приведены Фасулати (1987). Скрещивания проводились между особями одних и тех же форм в 6 вариантах, анализировалось потомство F_1 , полученное при температуре 24.5°C. Результаты показывают почти полное расщепление во всех вариантах скрещивания, с общим преобладанием "светлых" форм и систематическим смещением частот в потомстве в сторону родительской формы. Автором сделан вывод о сложной наследственно-экологической обусловленности данных признаков на полигенной основе. Характер соотношения между фенотипом рисунка и генотипом обсуждается в работах Климец (1991, 1992), где по характеру расщепления предполагается моногенное наследование одних признаков, более сложная генетическая обусловленность других и отсутствие определенной детерминации для некоторых редких фенотипов. К сожалению, в этих кратких тезисных сообщениях не указаны методика и конкретные результаты скрещиваний.

Имеющиеся сведения представляют рисунок переднеспинки колорадского жука как сложный, лабильный комплекс признаков с многофакторной детерминацией, способный служить хорошей моделью дискретных, но экологически пластичных признаков. В соответствии с этим представлением в данной работе предпринят анализ наследования элементов рисунка группы *AB*, где помимо влияния фенотипов родителей учитывается вклад в изменчивость пола, температуры и взаимодействий этих факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходным материалом служила выборка личинок старшего возраста, собранная в локальной популяции на частных посадках картофеля (около 0.5 га) в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ (Одинцовский р-н Московской обл.). В лабораторных условиях опытной станции защиты растений Московской сельскохозяйственной академии личинки окукливались и развивались до имаго, после чего самцы изолировались от самок. После зимовки для скрещиваний отбирали особей с контрастно выраженными фенотипами *A* и *B* (рис. 1). Поставлено 4 типа индивидуальных скрещиваний ($\text{♀}A \times \text{♂}A$, $\text{♀}A \times \text{♂}B$, $\text{♀}B \times \text{♂}A$ и $\text{♀}B \times \text{♂}B$) в 3-кратной повторности. Скрещивания проводились в теплице станции защиты растений. Полученные от самок яйцеклетки помещали на листья изолированных растений картофеля, где личинки развивались до 2-го возраста. Далее каждая семья подразделялась на две ча-

сти, которые развивались в двух контрастных температурных режимах. Одна часть особей развивалась в теплице (*T*) при высокой температуре (22–26°C), другая часть – в помещении кафедры энтомологии МСХА (*K*) при низкой температуре (16–20°C). Кормовое растение во всех случаях – картофель сорта Невский. У особей потомства F_1 , развившихся до имаго регистрировались фенотип и пол.

Схема эксперимента дает 16 вариантов, в которых учитывалось расщепление в F_1 . При фиксированных фенотипе матери, фенотипе отца, температуре разведения и поле потомков: $2 \times 2 \times 2 \times 2 = 16$. В 14 вариантах получены результаты для трех и в 2 вариантах – для двух независимых скрещиваний. Сопоставление результатов повторных скрещиваний с помощью критерия χ^2 и *G*-теста показало однородность повторностей (Sokal, Rohlf, 1995). Поэтому в дальнейшем мы рассматриваем суммарные для каждого варианта данные.

Анализ 5-мерных таблиц сопряженности (4 названных выше фактора, каждый на двух уровнях, и отклик – расщепление в F_1 по трем фенотипам – *A*, *AB* и *B*) проводился с помощью статистического пакета SAS, процедура CATMOD. Применяли аналог дисперсионного анализа для качественных признаков: вычисляли взвешенные наименьшие квадраты с ошибкой – оценки параметров линейной модели и значение χ^2 при одной степени свободы (гипотеза о равенстве соответствующего параметра нулю) – SAS, 1988.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты эксперимента, суммированные по повторностям каждого варианта, приведены в табл. 1. Оценку вклада факторов и их взаимодействий дают результаты статистического анализа (табл. 2). В целом из табл. 2 можно видеть, что эффекты фенотипа матери, фенотипа отца и температуры развития потомства статистически высоко значимы, в то время как эффект пола потомков на их фенотип не выявляется. Значимо единственное взаимодействие двух факторов – температура \times пол; следует отметить отсутствие значимости взаимодействия фенотип матери \times фенотип отца. Не значимы все трехфакторные взаимодействия. В этих условиях значение $P = 0.036$ для взаимодействия четырех факторов, превосходящее лишь уровень значимости 0.05, мы рассматриваем как случайную флюктуацию.

Для более детального и наглядного анализа и биологической интерпретации этих результатов рассмотрим последовательно влияние отдельных основных факторов, выделяя их эффекты, осредненные по всем другим факторам.

Таблица 1. Число потомков колорадского жука с разным рисунком переднеспинки

Фенотип матери	Фенотип отца	Температура развития	Пол потомков	Фенотип потомков			Всего потомков	
				A	AB	B		
A	A	T	Самки	11	7	6	24	
			Самцы	4	7	3	14	
		K	Самки	7	6	0	13	
			Самцы	10	6	0	16	
		B	T	Самки	1	8	4	13
			Самцы	2	4	5	11	
B	A	T	Самки	1	2	15	18	
			Самцы	4	5	6	15	
		K	Самки	2	0	1	3	
			Самцы	2	6	7	15	
		B	T	Самки	0	3	15	18
			Самцы	0	4	10	14	
K	Самки	3	0	5	8			
	Самцы	1	5	9	15			
Всего потомков				61	67	91	219	

Влияние фенотипа матери показано на рис. 2. Очевидно, что при фенотипах A и B матери распределения фенотипов потомков явно разные, причем в потомстве преобладают особи материнского фенотипа. Можно также заметить, что такое преобладание выражено более резко для потомства матерей B.

Влияние фенотипа отца показано на рис. 3. При наглядных различиях в распределении потомства отцов A и B картина здесь несколько другая. Прежде всего, сравнимая рис. 2 и 3, можно заметить, что влияние фенотипа отца на фенотип потомства хотя и существенно, но выражено слабее, чем влияние фенотипа матери. Амплитуда различий частот фенотипов потомства матерей A и B достигает 30–40%, тогда как у отцов A и B – 15–20%. Это согласуется и со статистически значимой большой величиной соответствующего параметра модели (табл. 1). Так же как и у матерей, замечен больший эффект проявления родительской формы в потомстве отцов B, тогда как в потомстве отцов A частоты фенотипов A, AB и B практически одинаковы.

При наблюдаемой разнице материнского и отцовского влияния взаимодействия “фенотип матери × фенотип отца” не проявляется. Это означает, что различия частот фенотипов в потомстве матерей A и B и отцов A и B имеют разную величину, но однонаправлены и пропорциональны.

Очевидно сильное влияние температуры на фенотип потомков (табл. 1, рис. 4). Оно полно-

Таблица 2. Результаты статистического анализа расщеплений в F₁ (по данным табл. 1)

Параметр	Оценка параметра*	χ^2 (число степеней свободы везде равно единице)	P
Генеральное среднее	1.0939	377.38	<10 ⁻⁴
Фенотип матери	-0.3114	30.57	<10 ⁻⁴
Фенотип отца	-0.1604	8.12	<10 ⁻²
Фенотип матери × фенотип отца	0.0171	0.09	0.76
Температура	0.2414	18.38	<10 ⁻⁴
Фенотип матери × температура	0.0320	0.32	0.57
Фенотип отца × температура	-0.0171	0.09	0.76
Фенотип матери × фенотип отца × температура	-0.0354	0.40	0.53
Пол	-0.0674	1.43	0.23
Фенотип матери × пол	-0.0441	0.61	0.43
Фенотип отца × пол	0.0584	1.07	0.30
Фенотип матери × фенотип отца × пол	0.0406	0.52	0.47
Температура × пол	0.1405	6.23	0.013
Фенотип матери × температура × пол	-0.0737	1.71	0.19
Фенотип отца × температура × пол	-0.0046	0.01	0.94
Фенотип матери × фенотип отца × температура × пол	-0.1181	4.40	0.036

* Стандартная ошибка для каждой оценки 0.0563.

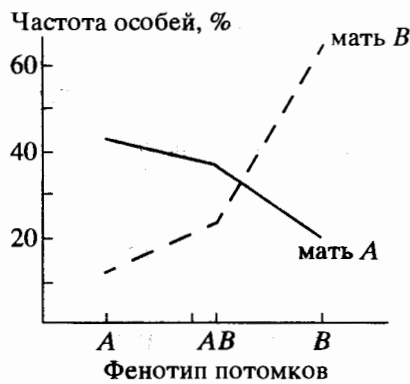


Рис. 2. Влияние фенотипа матери на распределение фенотипов в потомстве.

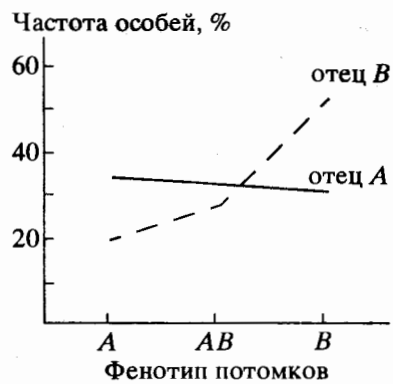


Рис. 3. Влияние фенотипа отца на распределение фенотипов в потомстве.



Рис. 4. Влияние температуры развития личинок на распределение фенотипов в потомстве.

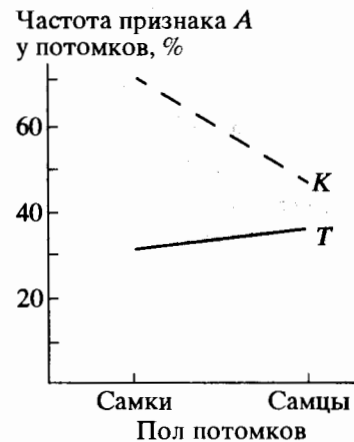


Рис. 5. Совместные эффекты пола потомства и температуры развития.

стью соответствует тенденции, отмеченной в предыдущих работах: при высоком температурном режиме преобладает фенотип B, при низком – A. Различия частот по разным температурам составляют порядка 20% как для формы A, так и для формы B.

Среди основных учитываемых факторов влияние пола потомков на их фенотип оказалось не достоверным. На рис. 4 заметно, что распределение фенотипов у самок и самцов не вполне однозначно (у самок небольшое преобладание форм A и B, у самцов – AB), но в целом достаточно сходно.

Единственным значимым взаимодействием оказывается “температура × пол потомства”, что тем более интересно, поскольку влияние пола само по себе не достоверно. Чтобы проиллюстрировать этот эффект, прибегнем к условной оценке частоты признака A, учитывая его не только у фенотипов A, но и как 1/2 частоты фенотипов AB (особей, у которых признак A выражен в одной половине переднеспинки). Распределение частоты признака A в двухфакторной плоскости показано на рис. 5. Взаимодействие отчетливо выра-

жено тенденцией к пересечению линий (при отсутствии взаимодействия они параллельны) и заключается в том, что у самок, выращенных при разных температурных режимах, уровень различия частоты признака A гораздо выше (почти 40%), чем у самцов (около 10%).

Среди других результатов следует отметить отсутствие значимых эффектов взаимодействия фенотипов родителей и температуры развития потомков, фенотипа родителей и пола потомков. Следовательно, вклад отцов и матерей A и B в изменчивость потомства сходен при разных температурах разведения и у потомков разного пола.

Полученные результаты дают основание для некоторых заключений о природе изменчивости признаков системы AB в рисунке переднеспинки колорадского жука.

Прежде всего очевидно, что данные признаки имеют значительную генетическую детерминацию. Однако их лабильность и многофакторность определения не позволяют выявить простой характер наследования. Скорее всего, признаки контролируются несколькими генами.

Определенная тенденция к большему преобладанию в потомстве родительской формы у матерей и отцов *B* может указывать на частичное доминирование этого признака. Другая версия – меньшая пенетрантность признака *A*.

Вместе с тем наблюдается заметно большее влияние материнского, нежели отцовского фенотипа на распределение признаков в потомстве. Объяснение сцепленным с полом наследованием в данном случае маловероятно, поскольку недостоверны эффекты пола потомков и взаимодействия фенотипа родителей с полом. Более реальной причиной представляется материнский эффект, т.е. частичная детерминация признака цитоплазматическими факторами материнской яйцеклетки. Среди аналогичных примеров достаточно вспомнить классический случай материнского влияния на пигментацию у мельничной огневки (*Ephestia Kuhnella*) (Kuhn, 1935). При неравной величине генотипические вклады матерей и отцов в проявление признака оказываются аддитивными, поскольку взаимодействие этих факторов отсутствует.

Признаки системы *AB* у имаго колорадского жука в значительной степени модифицируются температурой, при которой развиваются личинки. При этом отмечается значительное взаимодействие температура \times пол, “температурная чувствительность” признака сильнее выражена у самок, нежели у самцов. Это может объясняться различиями гормонального контроля пигментации у особей разного пола. В целом средовые эффекты приводят к проблеме фенотипических изменений рисунка переднеспинки и могут частично маскировать генетическую гетерогенность популяций колорадского жука.

Выявленная система сложного, многофакторного определения рисунка переднеспинки может служить предостережением от упрощенного использования качественных полиморфных признаков как “одномерных” маркеров генетической структуры популяций. Каждый подобный признак в конечном счете требует генетического, а еще лучше – эколого-генетического анализа. Такой подход отнюдь не отрицает результатов фенетических популяционных исследований, но позволяет более точно и глубоко понять наблюдаемую картину фенотипической изменчивости, процессы ее динамики.

Помимо конкретных результатов, данная работа демонстрирует плодотворность многомерного статистического анализа изменчивости качественных признаков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гриценко В.В., Соломатин В.М., 1990. Анализ популяционной структуры колорадского жука по мор-

фологическим признакам // Фенетика природных популяций. Тез. докл. М. С. 59.

Климец Е.П., 1987. Половой диморфизм и избирательность спаривания у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) по фенотипическим маркерам // V съездов ВОГиС. Тез. докл. М. С. 97. – 1988. Выявление чувствительности колорадского жука к действию инсектицидов с помощью фенотипа // Фенетика природных популяций. Тез. докл. М. С. 111–117. – 1991. О некоторых взаимоотношениях фенотипа и генотипа у колорадского жука // Первая Всес. конф. по генетике насекомых. Тез. докл. М. С. 58. – 1992. Фенетический анализ и принципы классификации пигментных пятен у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // VI съезд Белорусского об-ва генетиков и селекционеров. Тез. докл. Горки. С. 10–11.

Кохманюк Ф.С., 1978. Внутривидовая дифференцировка у колорадского жука // XIV Международный генетический конгресс. Тез. докл. М.: Наука. С. 648–649. – 1981. Колорадский жук как модель микроэволюции // Природа, № 12. С. 86–87. – 1982. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в пределах ареала // Фенетика популяций. М. С. 233 – 243. – 1983. Становление структуры вида в новом ареале на примере колорадского жука // Экология. № 1. С. 57–61. – 1987. Внутривидовая структура колорадского жука в новом ареале // V съезд ВОГиС. Тез. докл. М., Т. 3, С. 97.

Кохманюк Ф.С., Климец Е.П., 1976. Модель микроэволюции – колорадский жук // III съезд Бел. ОГиС. Тез. докл. Минск. С. 42–43.

Кохманюк Ф.С., Климец Е.П., Бибицкая Л.А., Пискунова В.В., 1978. Об изменчивости рисунка на переднеспинке у колорадского жука // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 5/7. С. 141–148.

Креславский А.Г., 1978. Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков на надкрыльях у жуков-листоедов. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ. С. 1–22.

Малоземов Ю.А., 1991. Репродуктивная структура и системы спаривания в популяции колорадского картофеля жука // Первая Всесоюзная конференция по генетике насекомых. Тез. докл. М. С. 72.

Новоженков Ю.И., 1975. Изучение популяционной структуры вида у насекомых с помощью полиморфизма // Исследование продуктивности вида в ареале. Вильнюс. С. 87–105.

Овчинникова Н.А., Маркелов Г.В., 1982. Внутривидовая изменчивость колорадского жука в Липецкой области // Науч. докл. Высшей школы, биол. науки. № 7. С. 63–67.

Присный А.В., 1985. Морфологическая основа рисунка переднеспинки у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Зоол. журн. Т. 64. № 10. С. 1575–1577.

Соколов А.М., 1979. Изменчивость морфологических признаков колорадского жука // Вопр. экол. и охраны животного мира Нечерноземной зоны РСФСР. Иваново. С. 110–117.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., 1973. Фены, фенетика и эволюционная биология // Природа. № 5. С. 40–51.

Фасулати С.Р., 1985. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в Европейской части СССР // Экология. № 6. С. 50–56. – 1986. Взаимосвязь внешнего и экологического полиморфизма колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say // Тр. Всесоюз. энтомологического об-ва. Т. 68. С. 122–125. – 1987. Внутривидовая структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) и популяционно-биологические аспекты устойчивости к нему сортов картофеля. Автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: ВИЗР. С. 1–159. – 1987а. Анализ структуры популяций колорадского жука

и его значение для разработки зональных систем защиты картофеля // Бюлл. ВИЗ. № 63. С. 38–43.

Яблоков А.В., 1980. Фенетика. М.: Наука. С. 1–132.

Kuhn A., 1935. Physiologie der Vererbung und Artumwandlung // Naturwissenschaften. V. 23. S. 220–245.

SAS. 1988. SAS Institute Inc. SAS/STAT IM User's Guide, Release 6.03. Ed. Cary, NC: SAS Institute Inc, Ch. 14. P. 189–282.

Sokal R.R., Rohlf F.J., 1995. Biometry. Freeman a. Co., N.Y., Ch. 17. P. 724 – 743.

Tower L.W., 1906. An investigation on evolution in Chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. Publ. Carnegie Inst., Washington. P. 1–158. – 1918. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*. Publ. Carnegie Inst., Washington. P. 1–384.