

УДК 591.617 : 595.762(595.768.1 : 635.2 + 635.64 + 635.646)

© А. Г. Коваль

**ИЗУЧЕНИЕ АДАПТАЦИИ ЖУЖЕЛИЦ
(COLEOPTERA, CARABIDAE) К ПИТАНИЮ
КОЛОРАДСКИМ ЖУКОМ LEPTINOTARSA DECEMLINEATA SAY
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)
В АГРОЦЕНОЗАХ КАРТОФЕЛЯ И ДРУГИХ КУЛЬТУР**

[A. G. KOVAL. STUDIES ON ADAPTATION OF CARABID BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE)
TO FEEDING ON THE COLORADO POTATO BEETLE, LEPTINOTARSA DECEMLINEATA SAY
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) IN AGROCENOSSES OF POTATO AND OTHER CROPS]

Большинству насекомых свойственна более или менее строгая специализация к определенным пищевым субстратам. Пищевая специализация — одна из основных биологических характеристик вида, обуславливающая как его место в экосистеме, так и практическую важность для человека, нередко выступает также в роли таксономического признака (Резник, 1993). Лабораторные опыты, поставленные с рядом хищных насекомых, показали, что у большинства видов нарушение свойственного им режима питания влечет за собой глубокие изменения в организме самок, участвующих в размножении, и их потомства (Старк, 1948). Даже у видов с широкой пищевой специализацией — полифагов, к которым относится большинство жуужелиц (Coleoptera, Carabidae), существуют пищевые предпочтения, складывающиеся, как правило, на протяжении длительного периода. При этом различные виды хищных жуужелиц (зоофагов и зоофитофагов), преобладающие в этом семействе, сталкиваются в определенных ценозах с большим, но относительно постоянным набором видов-жертв (чаще всего фитофагов), в результате чего устанавливается более или менее стабильное равновесие между численностью хищников и жертв. Подобное равновесие существует до появления фактора, дестабилизирующего систему. Именно таким фактором и стало появление в XX в. в агроценозах картофеля и других пасленовых культур Европы и Азии неарктического вида листоедов — колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Первый крупный очаг этого адвентивного вредителя сформировался в 1918—1922 гг. на западе Франции, и с тех пор указанный вид широко распространился в Евразии (Колорадский жук..., 2009). Проникнув на другой континент, колорадский жук попал в своеобразную биоценотическую ситуацию, отличную от привычной для него. Отсутствие специализированных энтомофагов и энтомопатогенов, а также адаптации к питанию этим видом листоедов у местных многоядных хищников создало в агробиоценозах неполную (укороченную) пищевую цепь, состоящую всего из двух звеньев: кормовое растение (картофель или другие пасленовые культуры) и фитофаг (колорадский жук), что снизило эффективность биоценотической регуляции в этих экосистемах (Биологические факторы..., 2001).

Одновременно с расселением колорадского жука по евразийскому континенту шел и процесс адаптации различных местных энтомофагов, в том числе и жужелиц, к питанию вредителем. Адаптация — сложный процесс, включающий в себя совокупность морфофизиологических, поведенческих и других особенностей вида, обеспечивающих ему возможность специфического образа жизни в определенных условиях внешней среды. В соответствии с представлениями Ч. Дарвина, биологическая адаптация — это результат действия ненаправленной изменчивости и естественного отбора во внутри- или межвидовых сообществах особей. С точки зрения генетики, адаптация означает появление в популяции и наследственное закрепление в череде поколений какого-то генотипа (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Эволюционная биология..., 2005). Адаптации, по мнению Тимофеева-Ресовского с соавт. (1969), могут быть весьма широкими (освоение новой жизненной зоны, новых экологических ниш, приспособление эндо- и экзопаразитов к хозяевам и др.) или узкоспециализированными (взаимоотношения между хищниками и жертвами, освоение новых компонентов трофической среды и др.). Именно одной из форм последнего типа адаптаций — пищевой адаптации — посвящено настоящее сообщение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал в агроценозах картофеля собран на полях в 9 различных регионах 3 стран СНГ — России, Украины и Молдавии — в 3 агроклиматических зонах Закарпатской обл. (Закарпатье) — низинной, предгорной и горной, в Северном Крыму, Центральной Молдавии, на Черноморском побережье Кавказа (территория Краснодарского края — г. Сочи), в Западном Предкавказье (Ростовская обл.), Нечерноземной зоне России — Центральном Нечерноземье (Ивановская обл.) и на Северо-Западе (Ленинградская обл.). В агроценозах других пасленовых культур (баклажан и томат) материал был собран в Центральной Молдавии, предгорной зоне Крыма и на Черноморском побережье Кавказа.

Был проведен серологический анализ жужелиц, собранных вручную и почвенными ловушками без фиксирующей жидкости (или с раствором поваренной соли) на полях картофеля, баклажана и томата, для выявления в них белков колорадского жука. Такой сбор имаго жужелиц для серологического анализа проводился автором во всех перечисленных регионах. Кроме того, В. А. Мацюком в 1998 г. был собран материал в Восточной Румынии (окрестности г. Бакэу), который он любезно передал нам. На территории Румынии колорадский жук впервые был зарегистрирован в 1955 г. (Petcu, 1967), а через 3 года широко распространился в этой стране и стал массовым вредителем. В регионах, где собирались имаго жужелиц для серологического анализа, время появления, особенности развития и продолжительность обитания вредителя часто существенно различались (табл. 1).

Серологический анализ был проведен по методикам, разработанным предшествующими исследователями (Лабораторные методы..., 1967; Сергеева, 1970; Соболева-Докучаева, Подоштелов, 1972; Титова, 1974; Соболева-Докучаева, 1975; Титова, Куперштейн, 1976; Сорокин, 1977; Куперштейн, 1980, и др.). Для выявления видоспецифических белков колорадского жука использовали реакцию преципитации, которую проводили методом двойной диффузии в геле по Оухтерлони (Лабораторные методы..., 1967; Ройт, 1991). Сущность реакции преципитации заключается во взаимодействии между растворимыми антигенами и специфическими антителами, в результате которого образуется нерастворимый осадок — преципитат. По выпадению этого осадка делали заключение о наличии белков жертвы в желудке и тканях хищника, т. е. о питании жужелиц колорадским жуком. Для серологического анализа брались доминантные, субдоминантные и некоторые рецессивные виды карабид. Всего было проанализировано более 16 тысяч особей жужелиц 171 вида с полей картофеля и около 8 тысяч особей 73 видов с полей других пасленовых культур (подробности см.: Коваль, 2005, 2009).

При лабораторном содержании жужелиц использовались существующие (Thiele, 1961; Бакасова, 1977; Malausa, 1977, и др.) и оригинальные методики. Жужели-

Таблица 1

Продолжительность обитания, особенности развития колорадского жука и годы сбора жужелиц на картофельных полях для изучения интенсивности их питания колорадским жуком в разных регионах (по: Коваль, 2009)

Регион	Год появления колорадского жука	Год сбора жужелиц для серологического анализа	Продолжительность обитания колорадского жука, число лет	Число полных поколений колорадского жука	
				за год	за весь период
Закарпатье, низинная и предгорная зоны	1956	1981	26	2	52
Закарпатье, горная зона	1958	1981	24	1	24
Северный Крым	1965	1991	27	2	54
Западное Предкавказье	1967	1999	33	2	66
Центральная Молдавия	1960	1989	30	2	60
Центральное Нечерноземье	1972	1993	22	1	22
Черноморское побережье Кавказа	1971	1985	15	3	45
Северо-Запад России	1998	2005	8	1	8
Восточная Румыния	1958	1998	41	2	82

лиц содержали в специальных садках, которые были изготовлены из пластмассовых коробок, применяемых для растительных образцов, размером 15 × 11 × 6 см. В крышках были сделаны отверстия диаметром 3—4 см, затянутые сеткой. Субстрат для содержания жужелиц состоял из лесной или торфяной почвы, пропущенной через сито с отверстиями 2 мм и прокаленной в термостате при температуре 80 °С. На субстрат для поддержания влажности сверху помещали мох сфагнум (*Sphagnum* sp.). Почву периодически увлажняли. Имаго 3 видов жужелиц, привезенных из Ленинградской обл. (окрестности г. Пушкин), при лабораторном их содержании на Закарпатской сельскохозяйственной опытной станции (окрестности г. Берегово) кормили только личинками колорадского жука (при индивидуальном содержании 30 особей каждого вида). Контрольную группу жужелиц кормили гусеницами большой восковой огневки [*Galleria mellonella* (L.), Lepidoptera, Pyralidae]. Для статистической обработки всех полученных данных была использована компьютерная программа Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследования, проведенные с использованием серологического анализа в течение многолетнего периода адаптации местных видов энтомофагов, в том числе и жужелиц, к питанию колорадским жуком, позволили выявить изменения в доле особей жужелиц, питавшихся этим листоедом в полевых условиях, по мере увеличения периода нахождения вредителя в регионе.

Впервые антисыворотка, позволяющая обнаружить в организме жужелиц белки колорадского жука для выявления видов и особей жужелиц, питавшихся вредителем в полевых условиях, была использована в 1975 г. в Аксайском р-не Ростовской обл. Сорокиным (1977, 1981). В 1999 г. в Сальском р-не этой же области нами также был проведен серологический анализ особей жужелиц, собранных на полях картофеля, на наличие белков колорадского жука. Сопоставление результатов, полученных в одном регионе с

Интенсивность питания жужелиц колорадским жуком в разные годы на полях картофеля в Ростовской обл.

Вид	Доля особей жужелиц, давших положительные реакции на наличие белков колорадского жука, %	
	1975 г. (по Сорокину, 1981)	1999 г. (по Ковалю, 2009)
<i>Broscus cephalotes</i> (L.)	85.5	98.3
<i>Poecilus cupreus</i> (L.)	34.3	91.4
<i>Pterostichus melanarius</i> (Ill.)	53.0	90.8
<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer)	54.0	86.2
<i>H. distinguendus</i> (Duft.)	18.5	35.2

интервалом в 24 года, позволило сделать вывод о значительном увеличении доли особей жужелиц, питавшихся в природе колорадским жуком (табл. 2). Продолжение процесса трофической адаптации к новому виду жертвы было обнаружено у всех видов жужелиц, по которым удалось провести сравнительный анализ.

Для наиболее распространенных и активных энтомофагов колорадского жука на основании полученных нами данных был проведен анализ зависимости доли особей каждого вида, питавшихся колорадским жуком, от числа поколений этого фитофага, развившихся в регионе ко времени проведения исследований. Коэффициенты корреляции между этими величинами оказались очень высокими и составили (при $p < 0.05$) 0.91 для *Pterostichus melanarius*, 0.94 — для *Poecilus cupreus* и 0.96 — для *Harpalus rufipes*. Эти показатели были выше по сравнению с коэффициентами корреляции между долей особей, питавшихся вредителем, и плотностью его популяции в период взятия проб. Доля особей *Pterostichus melanarius*, *Poecilus cupreus* и *H. rufipes*, питавшихся колорадским жуком, нарастает с увеличением числа поколений вредителя, развившихся за период его нахождения в регионе, на 0.9—1.1 % за одно поколение фитофага (коэффициенты регрессии изменяются от 0.9 до 1.1).

Для видов жужелиц со смешанным питанием, не относящихся к числу активных энтомофагов колорадского жука, таких как *Anisodactylus signatus* (Pz.) и *Harpalus affinis* (Schrnk.), характерны менее активное питание животной пищей, в том числе и колорадским жуком, а также более медленная адаптация к питанию этим насекомым. Так, на Северо-Западе России (Ленинградская обл.), где ко времени проведения наших исследований (2005 г.) успели завершить развитие только 8 поколений вредителя, с помощью серологического анализа не удалось зафиксировать ни одного факта питания *H. affinis* колорадским жуком на полях картофеля. Наибольшая доля — 29.8 % особей этого вида, питавшихся листоедом в полевых условиях, — отмечена в Центральной Молдавии, где ко времени проведения исследований успело завершить развитие 60 поколений вредителя. Для *H. affinis* также установлена статистически значимая корреляционная зависимость ($r = 0.95$) между долей особей этого вида, питавшихся колорадским жуком, и числом поколений вредителя, завершивших развитие в регионе ко времени проведения исследований. Адаптация *H. affinis* к питанию колорадским жуком идет медленнее по сравнению с зоофагами. Коэффициент регрессии в уравнении зависимости доли питавшихся особей от числа поколений вредителя, завершивших развитие в регионе ко времени проведения исследований, равнялся 0.5. Из этого следует, что в среднем для *H. affinis* доля осо-

бей, питающихся колорадским жуком, за период развития одного поколения колорадского жука увеличивается только на 0.5 %.

Отдельные виды жужелиц агроценоза картофеля по-разному реагируют на появление нового вида фитофага — колорадского жука. Так, в условиях Гатчинского р-на Ленинградской обл., где колорадский жук появился в 1998 г., т. е. сравнительно недавно, в 2005 г., когда средняя плотность вредителя на картофеле за вегетационный период достигла максимума (4.3 ± 0.84 особи на кв. м) за весь период наших наблюдений в данном регионе, из 10 доминирующих видов жужелиц им питались только 4. Лишь 27 % тестированных видов жужелиц питались этим вредителем в данном районе. Самый высокий показатель — 81 % видов жужелиц от числа тестированных, питавшихся колорадским жуком, — был отмечен в Западном Предкавказье (в Ростовской обл., где колорадский жук появился в 1967 г.) через 32 года после проникновения вредителя в регион. В Ленинградской обл. самый высокий показатель — 42.3 % особей жужелиц, питавшихся этим вредителем, — отмечен для наиболее хищного вида *Brosicus cephalotes*. Из видов, не относящихся к числу доминирующих на полях картофеля в Ленинградской обл., наиболее активно питались колорадским жуком особи жужелиц-зоофагов *Pterostichus niger* (Schall.) — 37.1 % и *P. melanarius* — 30.8 %. На Северо-Западе среди жужелиц-миксофагов, собранных на полях картофеля, только особи *H. rufipes* дали положительные реакции (15.2 %) на антисыворотку, позволяющую выявить белки колорадского жука.

Рассмотрим теперь, как влияет на процесс адаптации жужелиц к питанию колорадским жуком его плотность на полях картофеля и других пасленовых культур, которая зависит от организационно-хозяйственных и защитных мероприятий, агротехники, сорта сельскохозяйственной культу-

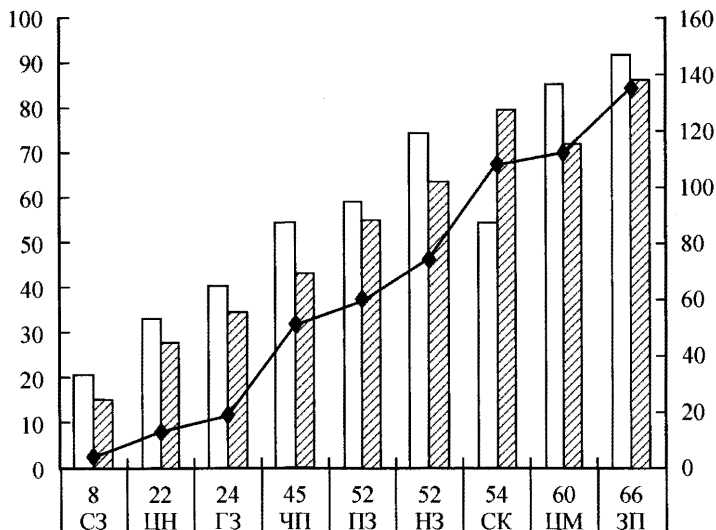


Рис. 1. Зависимость доли жужелиц, питавшихся колорадским жуком, от числа поколений вредителя и его плотности в период проведения исследований в агроценозе картофеля в различных регионах.

Светлые столбцы — *Poesilus cupreus*, заштрихованные — *Harpalus rufipes*. Кривая показывает изменение средней плотности вредителя. СЗ — Северо-Запад России (2005 г.), ЦН — Центр России (1993 г.); Закарпатье (1981 г.); НЗ — низинная, ПЗ — предгорная и ГЗ — горная зоны; ЧП — Черноморское побережье Кавказа (1985 г.); СК — Северный Крым (1991 г.); ЦМ — Центральная Молдавия (1989 г.); ЗП — Западное Предкавказье (1999 г.). По оси абсцисс — число поколений колорадского жука за весь период его обитания в регионе; по оси ординат: слева — доля особей жужелиц, питающихся колорадским жуком, %; справа — средняя плотность особей всех фаз развития колорадского жука на 1 м².

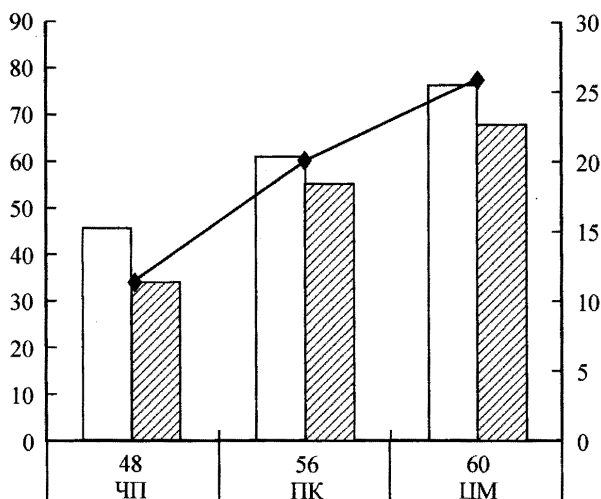


Рис. 2. Зависимость доли жужелиц, питавшихся колорадским жуком, от числа поколений вредителя и его плотности в период проведения исследований в агроценозе баклажана в разных регионах.

Светлые столбцы — *Poecilus cupreus*, заштрихованные — *Harpalus rufipes*. Кривая показывает изменение средней плотности вредителя. ЧП — Черноморское побережье Кавказа (1986 г.), ПК — предгорная зона Крыма (1992 г.), ЦМ — Центральная Молдавия (1989 г.). По оси абсцисс — число поколений колорадского жука за весь период его обитания в регионе; по оси ординат: слева — доля особей жужелиц, питавшихся колорадским жуком, %; справа — средняя плотность особей всех фаз развития колорадского жука на 1 м².

ры и других факторов. В основном же плотность колорадского жука в регионе и число его поколений за сезон определяются климатом, во многом (особенно на Русской равнине) зависящим от широты местности. Так, средняя плотность колорадского жука на полях картофеля на Северо-Западе России (Ленинградская обл., ~ 59°30' с. ш., 2005 г.) составила 4.3 ± 0.84 особей на кв. м, а на Юге России, в Западном Предкавказье (Ростовская обл., ~ 46°30' с. ш., 1999 г.) — 135.1 ± 28.94 особи на кв. м. В других регионах плотность вредителя имела промежуточные между этими величинами значения (рис. 1). Важную роль играет также продолжительность нахождения фитофага в регионе, от которой зависят число развившихся там поколений вредителя, встраивание колорадского жука в агробиоценозы региона и адаптация местных энтомофагов к питанию им. Полученные нами данные по питанию двух видов жужелиц, доминирующих в агроценозах картофеля, баклажана и томата, — зоофага *Poecilus cupreus* и миксофага (зоофитофага) *Harpalus rufipes* — говорят о том, что доля особей этих видов, питавшихся колорадским жуком, нарастает не только при увеличении продолжительности пребывания вредителя в регионе, но и при увеличении плотности его популяций (рис. 1—3). Наиболее наглядно это проявляется на полях картофеля (рис. 1). Так, обнаружена достоверная положительная корреляция между долей (в %) особей *P. cupreus*, питавшихся колорадским жуком, и средней плотностью вредителя в агроценозе картофеля ($r = 0.68, p < 0.05$). Аналогичная достоверная положительная корреляция ($r = 0.76, p < 0.05$) получена и для *H. rufipes*.

В агроценозе баклажана средняя плотность вредителя составляла от 11.4 ± 2.13 до 25.9 ± 6.12 особи на кв. м, что ниже, чем в агроценозе картофеля в тех же регионах; соответственно ниже и доля особей жужелиц, питавшихся колорадским жуком (рис. 2). Самая низкая средняя плотность вредителя была зафиксирована в агроценозе томата (от 2.1 ± 0.41 до 3.0 ± 0.64 особей на кв. м). На полях этой культуры меньше и доля жуке-

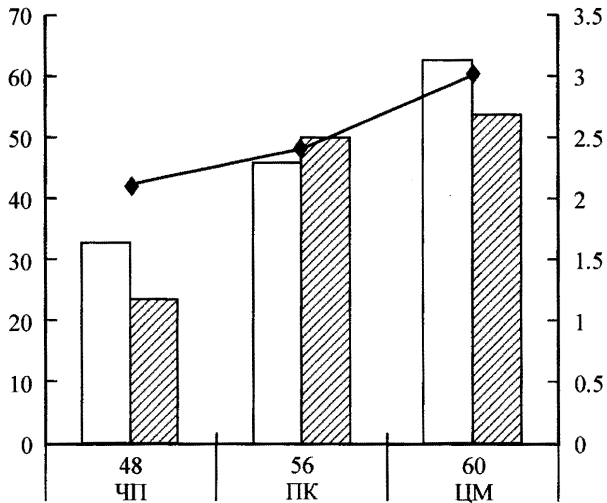


Рис. 3. Зависимость доли жужелиц, питающихся колорадским жуком, от числа поколений вредителя и его плотности в период проведения исследований в агроценозе томата в различных регионах.

Светлые столбцы — *Poecilus cupreus*, заштрихованные — *Harpalus rufipes*. Кривая показывает изменение средней плотности вредителя. ЧП — Черноморское побережье Кавказа (1986 г.), ПК — предгорная зона Крыма (1992 г.), ЦМ — Центральная Молдавия (1989 г.). По оси абсцисс — число поколений колорадского жука за весь период его обитания в регионе; по оси ординат: слева — доля особей жужелиц, питающихся колорадским жуком, %; справа — средняя плотность особей всех фаз развития колорадского жука на 1 м².

лиц, питающихся листоедом (рис. 3), по сравнению с полями картофеля и баклажана в тех же регионах (рис. 1, 2).

Питание колорадским жуком жужелиц, происходящих из мест, где отсутствовал этот листоед, приводило к гибели значительной части питающихся особей. Так, в 1980 г. имаго доминантных видов жужелиц из Ленинградской обл. при индивидуальном содержании мы кормили только личинками колорадского жука. Через 30 суток их гибель (в %) составила: *Poecilus cupreus* — 56.7, *Pterostichus melanarius* — 46.7 и *Harpalus rufipes* — 20.0. В контроле при кормлении гусеницами большой восковой огневки гибели этих жужелиц не было отмечено.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Трофические адаптации характерны для очень широкого круга насекомых, и особенно для фитофагов. Так, Фроловым (1982 и др.) было показано существование у стеблевого мотылька [*Pyrausta nubilalis* (Hbn.), Lepidoptera, Pyraustidae] очень сложной популяционной структуры, в том числе наличие биологических форм (рас), связанных с разными кормовыми растениями. Изучение биологических форм (экотипов, по: Бей-Биенко, 1980) ивового листоеда [*Lochmaea capreae* (L.), Coleoptera, Chrysomelidae], адаптированных к питанию разными кормовыми растениями, было проведено Кожанчиковым (1946). Этот исследователь сообщал о частых случаях перехода многоядных насекомых и олигофагов на питание интродуцированными растениями. Так, при интродукции в СССР эвкалиптов, цитрусовых, батата, ликвидамбара, хинного дерева и других экзотических растений были созданы условия для питания новым хозяином многих местных насекомых (вьюнкового бражника, стеблевого мотылька, различных видов совок, махона, грушевой сатурнии). «У всех этих видов при переходе на питание новы-

ми для них растениями не возникло никаких биологических форм. Новое питание их имеет характер случайного или вынужденного явления» (Кожанчиков, 1956).

Роль местных энтомофагов в динамике численности адвентивных вредителей и их адаптация к питанию такими вредителями давно привлекают внимание исследователей. Так, Н. Мейер и З. Мейер (1946) на примере специализированного хищника тлей *Chrysoperla carnea* (Steph.) (= *Chysopa vulgaris* Schr., Neuroptera, Chrysopidae) при появлении в Средней Азии нового для этой златоглазки корма, червеца Комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw., Homoptera, Pseudococcidae), показали, что происходит дивергенция биологических форм внутри популяций этого вида хищника. При этом появляются формы, личинки которых адаптированы к питанию новым для них видом жертвы. Недавно стало известно об адаптации в течение 2 лет на востоке Испании двух местных видов клопов *Macrolophus caliginosus* Wagn. и *Nesidiocoris tenuis* Reut. (Heteroptera, Miridae) к питанию яйцами и гусеницами *Tuta absoluta* (Meyr.) (Lepidoptera, Gelechiidae) — опасного адвентивного вредителя томатов и других пасленовых культур. Указанный вредитель в 2006 г. проник в Испанию из Южной Америки (Suitability..., 2008). Была также показана адаптация златоглазки *Ch. carnea* к питанию колорадским жуком (Шувахина, 1975, 1977). Об адаптации к питанию этим вредителем в условиях Воронежской обл. коровки *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) говорится в сообщении Лахидова и Гусева (1977). Тут следует заметить, что аборигенные европейские виды энтомофагов, принадлежащие к различным систематическим группам, адаптируются к питанию колорадским жуком, если этот вид жертвы является массовым и доступным для нападения (Гусев, 1991). Именно высокая плотность вредителя (прежде всего в начальный период его появления в регионе, особенно в зонах, где он развивается в нескольких поколениях) и относительно открытый образ жизни листоеда были главными факторами, облегчающими такую адаптацию.

У многих видов насекомых удалось обнаружить внутривидовую изменчивость, затрагивающую физиологические (усвоение) и этологические (избирательность) аспекты пищевой специализации. Внутривидовая изменчивость избирательности питания, играющая существенную роль и в обеспечении экологической пластичности видов, и в микроэволюции, и соответственно в детерминации хозяйственного значения насекомых, вызывается как генетическим полиморфизмом, так и ненаследуемыми изменениями, в частности обучением. Практически в любом элементе поведения животных можно выделить 2 компонента: врожденный, или наследуемый, и приобретенный, или возникающий под влиянием внешней среды (Резник, 1993). Рассмотрим это более подробно на примере питания жужелиц колорадским жуком.

По мнению Присного (1984, 2006), многоядность карабид проявляется в том числе и в последовательной смене корма при их питании, и в пространственном разнообразии доминирующих в рационе жужелиц жертв. Указанным автором получены интересные данные о ходе процесса обучения (научения) хищников, в частности жужелиц, питанию колорадским жуком. По мнению этого исследователя, колорадский жук на всех стадиях развития является для жужелиц «непривлекательным» кормовым объектом благодаря средствам пассивной (прочная кутикула имаго, выделение гемолимфы на сочленениях и в местах повреждений) и активной защиты (захватывание челюстями ног и усиков хищника, выпускание слюны и пр.). Способность питаться колорадским жуком приобретает этими хищниками в процессе индивидуального этолого-физиологического привыкания к нему, как к доминирующему в агроценозе виду. Процесс обучения питанию вредителем в агроценозе картофеля в Белгородской обл. длился у жужелиц 15—30 дней.

Обучение (научение) — модификация поведения под влиянием предшествующего индивидуального опыта (Дьюсбери, 1981; Резник, 1993; Присный, 2006). Этот процесс проходит в агроценозе картофеля следующие периоды: неспецифичного питания (одинаковое отношение ко всем потенциальным жертвам), формирование рациона (постепенный переход к питанию доминирующим видом жертвы, т. е. колорадским жуком), сформированного рациона (предпочтение одного доминирующего вида жертвы). У жужелиц развивается сменяемая функциональная монофагия. Полное привыкание сопровождается формированием у хищника стереотипного «образа насекомого» (Присный, 1984, 2006). На наш взгляд, такое быстрое (в течение 2—4 недель) обучение (научение, по: Присный, 2006) жужелиц питанию колорадским жуком связано с тем, что популяции жужелиц, особи которых были собраны для опытов с вредителем в конце 70-х—начале 80-х годов XX в. в Белгородской обл., могли ранее контактировать с вредителем и питаться им. Колорадский жук известен в Белгородской обл. с 1966 г. (Присный, 1984), а если учесть, что массовым вредителем этот листоед, как правило, в благоприятных для него равнинных регионах становился через 3—4 года после вселения, то при развитии там за сезон 1—2 поколений к началу опытов уже прошло развитие не менее 15 его поколений. Поскольку имаго жужелиц активно перемещаются как в пределах отдельных полей, так и по всему агроландшафту и живут обычно долго (1—2 года и более), вероятность их встречи с новым видом жертвы — колорадским жуком — на одной из стадий его развития была весьма высока. Но кроме индивидуального обучения жужелиц питанию колорадским жуком идет отбор и происходит адаптация их различных видов на популяционном уровне к новому для них виду жертвы. Однако процесс этот длительный. Колорадский жук кроме средств пассивной и активной защиты обладает и ядовитой для беспозвоночных и позвоночных животных (во всяком случае, происходящих с евразийского континента) гемолимфой. Последняя содержит токсичный высокомолекулярный белок β -лептинотарзин (Орлов и др., 1990). По всей видимости, именно из-за токсичной гемолимфы и происходила гибель особей некоторых видов жужелиц (или снижались их плодовитость и другие физиологические показатели) при принудительном кормлении их колорадским жуком. Так, при содержании в лаборатории и кормлении личинками и яйцами вредителя (Воронежская обл., 1979 г.) особей жужелицы *Poecilus cupreus* их гибель за 3 месяца составила 65 % и в 3.2 раза превысила аналогичный показатель в варианте с питанием дождевыми червями. При питании колорадским жуком произошло снижение плодовитости самок в 4.9 раза по сравнению с самками, питавшимися дождевыми червями (Лынов, 1982). В Воронежской обл., откуда и происходили особи *P. cupreus*, колорадский жук к тому времени обитал около 12 лет (примерно столько же, сколько в Белгородской обл.). При таком относительно кратковременном контакте популяций жужелиц с инвазивным фитофагом популяции хищников не могли достаточно хорошо адаптироваться к питанию новой для них жертвой. Эти материалы согласуются с данными других исследователей, в том числе и полученными нами.

На жужелиц может оказывать влияние даже смена одного старого традиционного корма другим. Так, полевые опыты, проведенные с *Carabus schoencherri* F.-W. в Алтайском крае, показали, что смена объектов питания влечет за собой изменения в жировом теле и в процессе образования яиц. Если эта жужелица в период созревания яиц питается различными моллюсками — наиболее благоприятным для нее кормом, то этот процесс проходит быстро. При вынужденном переходе самок *C. schoencherri* в период созревания яиц на питание дождевыми червями происходит задержка образования яиц (Старк, 1948).

Высокий процент гибели жужелиц из Ленинградской обл., которых мы кормили личинками колорадского жука, в то время когда этот вредитель еще не проник в данный регион, можно объяснить тем, что местные энтомофаги, в том числе и жужелицы, никогда ранее не сталкивались с этим насекомым и не были адаптированы к питанию им. Гибель имаго жужелицы-миксофага *Harpalus rufipes* при таком питании была в 2.8 и 2.3 раза ниже по сравнению с гибелью особей видов-зоофагов *Poecilus cupreus* и *Pterostichus melanarius* соответственно. Последнее можно объяснить тем, что у *H. rufipes* пищевые связи значительно шире, чем у хищных видов, и ему проще перейти на питание новым кормом-жертвой. При контакте хищников с новой для них жертвой происходят изменения в поведении, трактуемые как обучение (научение), которые наблюдаются на протяжении развития одного поколения. Но при значительном полиморфизме исходного материала, что характерно для многих насекомых, и особенно для жужелиц (в связи с большой продолжительностью жизни имаго, наличием в популяциях особей разных генераций и пр.), даже на протяжении развития одного поколения возможно значительное изменение генетического состава популяции в результате отбора. Признаком этого может служить повышенная смертность (Резник, 1993), что мы и наблюдали у жужелиц.

При подразделении ареала колорадского жука на агробиоценотические зоны отмечено, что зона стабилизации и саморегуляции агробиоценозов возникает при продолжительности обитания вредителя в регионе более 30 лет (Биологические факторы..., 2001). Как было показано на примере жужелиц, процесс адаптации к питанию вредителем зависит от времени нахождения колорадского жука в регионе и от количества поколений данного фитофага, развившихся со времени его проникновения в этот регион, т. е. от длительности контакта хищника с жертвой, а также от средней плотности этой жертвы. Адаптация местных энтомофагов к питанию колорадским жуком может сдерживаться применением инсектицидов (Кахаров, 2008; Фролов, 2011), снижающим численность и видовое разнообразие различных энтомофагов, в том числе жужелиц, на полях картофеля и других пасленовых культур. При этом может значительно затягиваться процесс их адаптации к питанию колорадским жуком.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я выражаю искреннюю благодарность И. А. Белоусову (Санкт-Петербург) за разностороннюю помощь, Л. П. Козлову и Э. П. Овсянко (Санкт-Петербург) за помощь в проведении серологического анализа, В. А. Мацюку (Тирасполь) за сбор ценного материала и А. В. Присному (Белгород) за консультации и поддержку. Самую глубокую благодарность и признательность за помощь в работе я выражаю О. Г. Гусевой (Санкт-Петербург).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакасова Н. Ф. Ведение лабораторной культуры жужелиц // Биологическая защита овощных культур: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. Кишинев: Всесоюзн. НИИ биол. методов защ. раст., 1977. С. 7—9.
- Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. М.: Высш. шк., 1980. 416 с.
- Биологические факторы экспансии колорадского жука / Вилкова Н. А., Фасулати С. Р., Кандыбин Н. В., Коваль А. Г. // Защита и карантин растений. 2001. № 1. С. 19—23.
- Гусев Г. В. Энтомофаги колорадского жука. М.: Агропромиздат, 1991. 174 с.
- Дьюсбери Д. Поведение животных: сравнительные аспекты. М.: Мир, 1981. 480 с.

- Кахаров К. Х. Биоэкологические особенности колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и меры борьбы с ним в условиях Таджикистана. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. СПб., 2008. 39 с.
- Коваль А. Г. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) полей овощных пасленовых культур (видовой состав, экология, биология, энтомофаги колорадского жука). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2005. 22 с.
- Коваль А. Г. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) агропеноза картофеля европейской части России и сопредельных территорий // Чт. памяти Н. А. Холодковского. 2009. Вып. 61, № 2. С. 1—112.
- Кожанчиков И. В. Биологические формы ивового листоеда (*Lochmaea sarcraea* L.) // Тр. Зоол. ин-та. 1946. Т. 8, вып. 1. С. 7—42.
- Кожанчиков И. В. К познанию биологических форм и биологических видов у насекомых // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 5. С. 633—651.
- Колорадский жук: распространение, экологическая пластичность, вредоносность, методы контроля / Павлюшин В. А., Сухорученко Г. И., Фасулати С. Р., Вилкова Н. А. // Защита и карантин растений. 2009. № 3, приложение. С. 69—100.
- Куперштейн М. Л. Метод серологической оценки роли хищных членистоногих // Защита растений. 1980. № 1. С. 33—35.
- Лабораторные методы исследования в неинфекционной иммунологии. (Под редакцией О. Е. Вязова). М.: Медицина, 1967. 356 с.
- Лахидов А. И., Гусев Г. В. Значение энтомофагов в динамике численности колорадского жука в условиях Воронежской области // Бюл. Всесоюз. НИИ защ. раст. 1977. № 40. С. 7—10.
- Лынов А. В. Некоторые аспекты питания жужелиц // Формирование животного и микробного населения агропенозов. Тез. докл. Всесоюз. совещ., Пущино, 14—16 сент. 1982 г. М.: Наука, 1982. С. 81—82.
- Мейер Н. Ф., Мейер З. А. Об образовании биологических форм у *Chrysopa vulgaris* Schr. (Neuroptera, Chrysopidae) // Зоол. журн. 1946. Т. 25, вып. 2. С. 115—120.
- Орлов Б. Н., Гелашвили Д. Б., Ибрагимов А. К. Ядовитые животные и растения СССР. М.: Высш. шк., 1990. 272 с.
- Присный А. В. Оценка комплекса напочвенных хищных жуков как энтомофагов колорадского жука на примере юга Центрально-Черноземного района РСФСР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1984. 24 с.
- Присный А. В. Биоэкологический аспект индивидуального научения у хищных членистоногих // Науч. ведомости Белгород. гос. ун-та. Сер. естеств. науки, вып. 2. 2006. № 3 (30). С. 89—95.
- Резник С. Я. Обучение в пищевой избирательности насекомых // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1993. Т. 193. С. 5—72.
- Ройт А. Основы иммунологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1991. 328 с.
- Сергеева Т. К. Фиксация и обнаружение белков вредной черепашки (*Eurygaster integriceps*) в желудках хищных членистоногих // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 11. С. 1715—1719.
- Соболева-Докучаева И. И. Использование серологического метода для определения роли жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агробиопенозах // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, № 5. С. 749—761.
- Соболева-Докучаева И. И., Подоплелов И. И. Изучение специфических антисывороток к растворимым белкам некоторых кормовых объектов жужелиц (Carabidae) // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 2. С. 280—286.
- Сорокин Н. С. Энтомофаги колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и их влияние на численность вредителя в Ростовской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 25 с.
- Сорокин Н. С. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) — естественные враги колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say // Энтومол. обозр. 1981. Т. 60, вып. 2. С. 282—289.
- Старк В. Н. Певедение хищных насекомых как обоснование к применению их для борьбы с вредителями сельского хозяйства // Сб. тр. Всесоюз. ин-та защиты растений. 1948. Вып. 1. С. 121—125.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий курс теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.

- Титова Э. В. О продолжительности выявления антигенов жертвы в теле хищника // Энтомол. обзор. 1974. Т. 53, вып. 4. С. 726—731.
- Титова Э. В., Куперштейн М. Л. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) биоценоза пшеничного поля степной зоны Северного Кавказа и оценка их трофической связи с вредной черепашкой путем использования реакции преципитации // Энтомол. обзор. 1976. Т. 55, вып. 2. С. 265—276.
- Фролов А. Н. Особенности дифференциации популяций стеблевого мотылька в географическом и пищевом аспектах // Бюл. Всесоюз. НИИ защ. раст. 1982. № 53. С. 29—33.
- Фролов А. Н. Современные направления совершенствования прогнозов и мониторинга // Защита и карантин растений. 2011. № 4. С. 15—20.
- Шувахина Е. Я. Обыкновенная златоглазка как хищник колорадского жука и возможности ее применения на картофеле // Тр. Всесоюз. НИИ защ. раст. 1975. Вып. 44. С. 154—161.
- Шувахина Е. Я. Критерии биологической эффективности обыкновенной златоглазки против колорадского жука на картофеле // Бюл. Всесоюз. НИИ защ. раст. 1977. № 41. С. 3—6.
- Эволюционная биология. Словарь терминов / С. И. Малецкий. Новосибирск: Ин-т цитол. и генет. СО РАН, 2005. 180 с.
- Malause J.-C. L'élevage des coléoptères Carabidae: dans la perspective d'une multiplication de masse // Ann. Zool. Ecol. anim. 1977. Т. 9, N 3. P. 497—505.
- Petcu I. Quelques données sur le doryphora (*Leptinotarsa decemlineata* Say), de la R. S. Romanie (biologie, ennemis, naturels moyens biologiques du lutte contre lui) // An. st. Univ. Jasi. 1967. Т. 13, N 1. P. 63—79.
- Suitability of the tomato borer *Tuta absoluta* as prey for *Macrolophus caliginosus* and *Nesidiocoris tenuis* / Urbaneja A., Monton H., Molla O., Jacas J. A. // Proc. of XXIII Intl. Congr. of Entomol.: Poster presentation, Durban, 6—12 July, 2008. Durban: ICE, 2008. P. 2043.
- Thiele H.-U. Zuchtversuche an Carabiden, ein Beitrag zu ihrer Ökologie // Zool. Anz. 1961. Bd 167, N. 9—12. S. 431—442.
- Всероссийский НИИ защиты растений,
Санкт-Петербург.
- Поступила 1 II 2012.

SUMMARY

In 1979—2008, serological investigation of carabids as the Colorado potato beetle predators was carried out in the fields of potato and other Solanaceae crops in nine regions of Russia, Moldova, and Ukraine. The fraction of individuals of carabid species feeding on the pest in the potato, tomato and egg-plant fields grows with the age of the pest presence in a region and is proportional to its population density.