

УДК 577.4

ПЛОДОВИТОСТЬ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА
(*Leptinotarsa decemlineata* Say)
ПРИ ЗОНАЛЬНОМ ПЕРЕМЕЩЕНИИ

Р. С. УШАТИНСКАЯ, Е. П. ИВАНЧИК

Плодовитость моновольтинных жуков горной карпатской популяции, перемещенных в условия равнинного Забайкалья, где развиваются две генерации в сезон, несколько снизилась после первой зимовки на равнине. Во втором вегетационном сезоне у F_1 она начала восстанавливаться. В третьем сезоне плодовитость перемещенных жуков F_2 превышала таковую местных (эталон) на 11,9%, а в четвертом сезоне у F_3 она была выше эталона на 23,0%. В пятом сезоне плодовитость самок F_4 снизилась и фенология и размеры яйцепродукции перемещенных особей пришли в соответствие с климатическими условиями нового местообитания, сравнявшись с эталоном.

Допускается, что после попадания жуков из более суровых климатических условий в более мягкие происходит временное повышение плодовитости, создающее впечатление вспышки размножения «на волне наступления», как это отмечалось некоторыми энтомологами в Западной Европе.

Плодовитость колорадского жука (Арапова, Бады, 1967; Финаков, 1956; Иирковский, 1974; Гончаренко, 1974, и др.) обычно учитывали при содержании в лабораторных или полулабораторных условиях (камеры, садки в помещениях и на открытом воздухе). Ее определяли, как правило, без учета возраста взятых под наблюдение самок, генерации, из которой они получены, условий, в которых происходило их индивидуальное развитие и зимовка (если это были перезимовавшие самки, составляющие основную массу размножающихся на полях особей, особенно в первую половину сезона).

В полевых условиях состав размножающейся популяции колорадского жука довольно сложен и определение средней плодовитости имеет весьма приближенный характер.

В климатической зоне с одной генерацией в сезон параллельно могут размножаться в разном соотношении один, два, а также три раза перезимовавшие самки (Ушатинская, 1976, 1977а, б).

В зоне с двумя поколениями в сезон размножаются: один раз перезимовавшие жуки первой генерации предыдущего года, около половины которых уже кратковременно размножались в сезон их окрыления; один раз перезимовавшие жуки первой генерации, не размножавшиеся в сезон окрыления; жуки второй генерации предыдущего года, также не размножавшиеся в год окрыления; жуки после повторной (второй) зимовки, размножавшиеся в предыдущем году, и жуки разных лет окрыления после супердиапаузы (затяжной диапаузы) (Ушатинская, 1966, 1981).

В климатической зоне с тремя генерациями в сезон состав размножающейся в полях популяции еще более сложен, хотя до сих пор он никем детально не исследован. К тому же в разные годы, даже в одной и той же точке, в связи с условиями зимовки и летнего сезона размеры плодовитости жуков сильно меняются. В то же время потенциальная плодовитость самок колорадского жука, по-видимому, одинакова во всех частях его обширного ареала; однако она реализуется в разной мере в зависимости от условий внешней среды, и прежде всего от температуры и питания.

В первые годы после расселения колорадского жука в странах Западной Европы, которое происходило широкими волнами типа наводнений, зачастую при высокой численности расселяющихся популяций, высказывались предположения о том, что заселение новых территорий сопровождается повышением плодовитости вредителя «на передовой волне». Несколько позже, когда популяция акклиматизируется, эта вспыш-

ка повышенной плодовитости затухает (Atanackovic, 1952; Jermy, Saringer, 1955; Grison, 1957; Sander, Stanuczek, 1968). Эти соображения основывались на визуальных наблюдениях и до сих пор не получили экспериментального подтверждения или опровержения. При изучении нами лабильности и обратимости эколого-физиологических адаптаций колорадского жука одним из показателей было избрано размножение: сроки его начала и окончания, его интенсивность у отдельных самок, процент размножающихся самок разных генераций и разного возраста.

Переместив в 1973 г. и повторно в 1975 г. из горной зоны Украинских Карпат, с высоты около 800 м над уровнем моря по 8000 моновольтинных 2—5-дневных жуков на Закарпатскую равнину (окрестности г. Мукачево, где постоянно развиваются две полных генерации жука, как и в Венгрии и Чехословакии, откуда в 1958 г. было заселено жуком Закарпатье), мы определяли изменение плодовитости самок горных популяций и их потомства первой летней генерации, полученного на равнине в течение четырех вегетационных сезонов. В качестве эталона (контроля) была взята первая летняя генерация местной (равнинной) бивольтинной популяции.

Подопытных жуков содержали в равных условиях на полевом участке экспериментальной базы ИЭМЭЖ АН СССР в сетчатых метровых садках, заполненных на 50 см песчаной почвой; кормили жуков свежими листьями картофеля сорта Юбель (методика приведена в статье Ушатинской и Иванчик, 1982).

Были проведены три серии опытов: с жуками горной популяции (моновольтинные), перемещенными на равнину в 1973 г. (1-я серия), с жуками горной популяции (моновольтинные), перемещенными с гор в 1975 г. (2-я серия), и с местными равнинными (бивольтинными) жуками (3-я серия, эталон, контроль).

Наблюдения за размножением вели за каждой самкой с двумя самцами, которые содержались в отдельных гигростатах, составленных из заполненного песчаной почвой цветочного горшка, покрытого ламповым стеклом от фонаря «Летучая мышь», сверху закрытого крышкой с сеткой. В почву цветочного горшка «прикалывали» пробирку с водой, в которую помещали верхушечный побег ботвы картофеля, на 6—8 см поднимающийся над краями пробирки. Через день производили осмотр состояния жуков, подсчет отложенных яиц, смену воды и корма, а также увлажнение почвы в горшке. Серии таких гигростатов размещали на стеллажах под навесом, на опытном участке. Учитывали процент размножающихся самок, начало и конец периода размножения и число отложенных каждой самкой яиц. Работу проводили в 1973—1978 гг., однако не во все годы погодные условия были одинаково благоприятны для развития жуков. Довольно типичным для равнинного Закарпатья был умеренно теплый и влажный вегетационный сезон 1976 г., а наиболее отклоняющимся от многолетней средней в сторону повышенного количества осадков и уменьшенного количества тепла был 1977 г. Параллельно местной популяции (эталону) в опытах размножались горные популяции жуков: в 1976 г.—жуки после первой зимовки на равнине, а также второе поколение горной популяции жуков линии 1975 г., а в сезоне 1977 г. жуки первого поколения горной линии 1975 г. и третье поколение горной популяции жуков линии 1973 г. (табл. 1).

В это же время проходили опыты по определению плодовитости молодых жуков первой генерации текущего сезона, полученных от: а) жуков горной популяции в сезон их перемещения на равнину в 1975 г.; б) развивающихся на равнине жуков горной популяции второго поколения линии 1975 г. и в) жуков четвертого поколения линии 1973 г. (табл. 2).

Поэтому полученные результаты в основном иллюстрируются экспериментальными данными 1976 и 1977 гг.

Перезимовавшие горные жуки в течение первых двух лет после их перемещения на равнину пробуждались весной и выходили из почвы на 4—7 дней раньше, чем местные. Они начинали размножаться на 4—7 и

Таблица 1

Плодовитость перезимовавших жуков 1-й генерации предыдущего года

Характеристика популяций	Жуки горной популяции в равнинных условиях		Равнинные жуки (эталон)
	после первой зимовки	F ₁ линии 1973 г.	
Год наблюдений	1976	1976	1976
Дата выхода из почвы весной	21.IV—14.VI	20.IV—27.VI	26.IV—24.VI
Число самок в серии, шт.	102	83	64
Процент размножавшихся самок	75,5	84,3	81,2
Сроки размножения (начало — конец)	13.V—25.VIII	10.V—1.IX	17.V—30.VIII
Число дней размножения	104	114	105
Средняя плодовитость размножающихся самок (число яиц)	560,8	686,6	586,4

Характеристика популяций	Жуки горной популяции в равнинных условиях		Равнинные жуки (эталон)
	F ₁ линии 1975 г.	F ₂ линии 1973 г.	
Год наблюдений	1977	1977	1977
Дата выхода из почвы весной	12.IV—6.VI	13.IV—6.VI	12.IV—17.VI
Число самок в серии, шт.	317	482	329
Процент размножавшихся самок	54,9	53,3	48,9
Сроки размножения (начало — конец)	8.V—27.VIII	6.V—24.VIII	12.V—24.VIII
Число дней размножения	111	110	104
Средняя плодовитость размножающихся самок (число яиц)	327,5	417,0	339,0

Таблица 2

Продолжительность яйцекладки у перезимовавших на равнине жуков в летнем сезоне 1976 г. (в %)

Число дней яйцекладки, кн	Моногастрические горные жуки 1975 г., перезимовавшие на равнине	F ₁ , полученная на равнине в 1975 г. от горных жуков линии 1973 г.	Эталон, 1-я генерация биолюстрической популяции равнинных жуков 1975 г., открытие	Число дней яйцекладки, кн	Моногастрические горные жуки 1975 г., перезимовавшие на равнине	F ₂ , полученная на равнине в 1975 г. от горных жуков линии 1973 г.	Эталон, 1-я генерация биолюстрической популяции равнинных жуков 1975 г., открытие
1—5	18,2	8,8	3,7	50—55	2,6	8,9	5,5
5—10	3,9	1,5	11,4	55—60	1,3	2,9	7,4
10—15	7,8	13,2	9,3	60—65	1,3	1,4	3,7
15—20	9,1	10,3	7,6	65—70	2,6	2,8	1,9
20—25	10,4	7,3	7,4	70—75	—	4,4	—
25—30	10,4	11,8	5,6	75—80	1,3	3,0	—
30—35	14,6	6,4	12,8	85—90	1,4	—	—
35—40	6,5	7,3	5,6	90—97	1,3	1,5	—
40—45	5,2	4,4	5,4	138	—	4,0	—
45—50	2,5	2,9	13,0				

более дней раньше эталона. В конце лета размножение во всех садках заканчивалось в близкие сроки, но отдельные самки из горных линий откладывали яйца значительно дольше, чем основная масса жуков. Так, например, в летнем сезоне 1976 г. местные самки откладывали яйца от 1—5 до 65—70 дней, самки горной популяции, один раз перезимовавшие на равнине — до 90—97 дней, а самки второго поколения от горных — до 138 дней (табл. 2).

Во всех трех сериях опытов не все один раз перезимовавшие самки размножались в сезон, следующий за зимовкой. В летнем сезоне 1976 г.

после умеренно холодной зимы 1975/76 г. среди жуков горных популяций, впервые перезимовавших на равнине, размножалось 75,5% самок; в F₂ (линии 1973 г.) размножалось 84,3% самок и в эталоне — 81,2%. В сезоне 1977 г. в первом поколении горных жуков, размножавшихся на равнине, отложило яйца 54,9%, в третьем поколении от горных популяций — 53,3% и в эталоне 48,9% самок.

После первого года жизни жуков горных популяций на равнине, когда отмечалась их повышенная смертность (Ушатинская, Иванчик, 1982), в последующие годы среди потомства жуков горных популяций процент размножающихся самок был выше, чем у местных (контроль).

Плодовитость самок колорадского жука в разные годы в связи с погодными условиями неодинакова (см. табл. 1). Так, в сезон 1976 г. у один раз перезимовавших на равнине моновольтинных горных жуков отдельные самки откладывали от 1 до 1900 яиц; перезимовавшие самки горной популяции второго поколения на равнине откладывали от 1 до 3062 яиц и местные бивольтинные самки (эталон) от 1 до 1600 яиц (табл. 3).

Сопоставляя количество отложенных яиц в опытных сериях с местным эталоном, можно заключить, что после первой зимовки жуков горных популяций на равнине и после второй зимовки в первом поколении развившемся на равнине, средняя плодовитость самок горных популяций несколько понизилась. Однако она заметно превосходила контроль во втором и третьем поколениях (табл. 1). Максимальная плодовитость отдельных перемещенных самок была выше контрольной уже после первой зимовки и продолжала повышаться во втором и в третьем поколениях (табл. 1).

Моновольтинные горные жуки уже со второго-третьего года жизни на равнине становятся бивольтинными (Ушатинская, Иванчик, 1982). В табл. 4 приведены сроки размножения первой летней генерации горных жуков, развившихся на равнине в 1975 и в 1977 гг. Из 4000 перемещенных в начале августа 3—5-дневных самок в год перемещения размножались только единичные особи. Их запоздалое потомство, появившееся в конце августа — начале сентября, погибло в процессе личиночного развития в связи с ночных похолоданиями и окончанием вегетации картофеля. Но уже во втором поколении жуков горной популяции линии 1975 г., полученному на равнине, первые молодые жуки появились 24 июня и с 8 июля начали откладку яиц. Те же сроки размножения наблюдались и в четвертом поколении горных линий 1973 г. (табл. 2). Жуки первой генерации горных линий несколько опережали равнинных

Таблица 3
Плодовитость перезимовавших жуков на равнине в летнем сезоне 1976 г. (в %)

Среднее число яиц, отложенных одной самкой за сезон	Моновольтинные горные жуки 1975 г., перезимовавшие на равнине	F ₁ , полученная на равнине в 1975 г. от горных жуков линии 1973 г.	Эталон, 1-я генерация бивольтинной популяции равнинных жуков 1975 г. открытия	Среднее число яиц, отложенных одной самкой за сезон	Моновольтинные горные жуки 1976 г., перезимовавшие на равнине	F ₂ , полученная на равнине в 1976 г. от горных жуков линии 1973 г.	Эталон, 1-я генерация бивольтинной популяции равнинных жуков 1975 г. открытия
1—100	12,5	8,7	11,5	1100—1200	2,6	1,5	—
100—200	7,0	7,7	9,5	1200—1300	1,3	3,0	2,8
200—300	11,7	11,5	13,4	1300—1400	1,4	3,0	3,9
300—400	9,2	11,4	7,7	1400—1500	—	1,4	2,0
400—500	1,3	8,0	5,8	1500—1600	2,5	2,9	1,9
500—600	9,1	5,8	7,8	1600—1700	3,0	—	—
600—700	9,6	14,3	11,5	1700—1800	1,3	—	—
700—800	3,9	4,3	—	1800—1900	1,3	2,9	—
800—900	3,2	1,4	5,8	1900—2000	—	1,5	—
900—1000	6,5	1,5	9,6	2000—2100	—	1,5	—
1000—1100	2,6	6,2	7,8	Более 3000 (3062)	—	1,5	—

Плодовитость молодых (не зимовавших) жуков I-й генерации текущего года

Характеристика популяций	Горные жуки в равнинных условиях			Равнинные жуки (эталон)
	в сезон перемещения	F ₂ линия 1975 г.	F ₄ линия 1973 г.	
Год наблюдений	1975	1977	1977	1977
Дата окрыления	2—4.VIII	24.VI—14.IX	24.VI—7.IX	4.VII—19.VIII
Число самок в серии, шт.	4000	1160	1118	1051
Процент размножавшихся самок	Единичные яйца	6,21	6,71	4,85
Сроки размножения (начало — конец)	14.VIII—8.IX	8.VII—31.VIII	13.VII—5.IX	21.VII—29.VIII
Число дней размножения	25	54	54	46
Средняя плодовитость размножающихся самок (число яиц)	—	245,0	175,2	184,8

по срокам окрыления, а также перегоняли их по проценту размножающихся самок в сезон окрыления (6,21% F₂ и 6,71% — F₄, 4,85% — контроль). Средняя плодовитость молодых размножающихся самок F₂ была на 32,5% выше, чем в эталоне. Однако плодовитость молодых самок F₄ значительно упала и была близка к эталону.

Таким образом, можно думать, что плодовитость моноволтических горных жуков, перемещенных в равнинные климатические условия, где развиваются две полные генерации в сезон, несколько угнетенная после первой зимовки в новых условиях, начинает восстанавливаться уже во втором сезоне, в первом поколении. Во втором (F₂) поколении (3-й сезон) плодовитость перезимовавших самок превышала эталон на 11,9%, а в третьем (F₄) поколении (4-й сезон) — на 23,0%.

Принимая во внимание более раннее весеннее пробуждение перемещенных жуков горных популяций и большую продолжительность их периода размножения, а также значительно повышенную плодовитость отдельных их самок, можно допустить, что при перемещении популяции колорадского жука из более суровых климатических условий в более мягкие, начиная с первого поколения (F₁), во втором и особенно в третьем сезоне происходит повышение плодовитости, которое может лежать в основе подъема численности популяции «на наступательной волне», при расширении ареала. С четвертого поколения (5-й сезон) такие показатели, как сроки весеннего пробуждения жуков, начало и окончание яйцекладки и размеры плодовитости самок, приходят в соответствие с абиотическими условиями нового местообитания и выравниваются с таковыми местной популяции.

ЛИТЕРАТУРА

- Арапова Л. И., Бады П. П. Биология колорадского жука в условиях юго-запада Белорусской ССР.— Тр. Всесоюзн. НИИ защиты растений, 1967, в. 27, с. 33.
- Гончаренко С. У. Плодючість колорадського жука залежко від його фізіологічного стану і якості корми. Наукові праці У. С. Г. А. захрист рослин вид шкідників хвороб. Мін., с/г СРСР, 1974, вип. 88, N 1, с. 37.
- Нирковский Г. Г. Экологические и физиологические особенности летней и повторной диапаузы колорадского жука (*Lepinotarsa decemlineata* Say) в горной зоне Закарпатья.— В кн.: Вопросы экологической физиологии беспозвоночных. М.: Наука, 1974, с. 119.
- Ушатинская Р. С. Затяжная диапауза колорадского жука и условия ее формирования.— В кн.: Экология и физиология диапаузы колорадского жука, М.: Наука, 1966, с. 126.
- Ушатинская Р. С. Лабильность диапаузы и ее модификаций у колорадского жука, *Lepinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). Энтомол. обзор., 1976, т. 55, вып. 4, с. 763.
- Ушатинская Р. С. Экологоморфологические особенности повторной диапаузы (олигодиапаузы) колорадского жука у верхней границы возделывания картофеля в Карпатах.— Экология, 1977, № 4, с. 72.
- Ушатинская Р. С. Супердиапауза колорадского жука (*Lepinotarsa decemlineata* Say) у

верхней границы возделывания картофеля в Карпатах.— Зоол. ж., 1977б, т. 56, вып. 7, с. 1038.

Ушатинская Р. С. Состояние активной жизнедеятельности и физиологического покоя колорадского жука, и их место и роль в жизненном потенциале вида. В кн.: Колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука, 1981, с. 202.

Ушатинская Р. С., Иванчик Е. П. Обратимость эколого-физиологических адаптаций у колорадского жука.— Зоол. ж., 1982, т. 61, вып. 3, с. 358.

Финаков В. К. Колорадский жук и меры борьбы с ним. Изд-во АН СССР, 1956, с. 1. Atanacković S. Le doriphore en Yougoslavie en 1951.— Plant protection, Beograd, 1952, № 9, p. 83.

Grison P. Les facteurs alimentaires de la fécondité chez le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say) (Coleoptera, Chrysomelidae).— Ann. Epiphyt., 1957, v. 3, p. 305.

Jeremy F., Saringer Gy. A burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Budapest: Műszaki kiadó, 1955, p. 188.

Sander H., Stanuczek S. Natürliche Regulation faktoren und biologische Bekämpfung des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* Say).— Pflanzenschutzberichte, 1968, B. 38, № 12, S. 177.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова
АН СССР, Москва

Поступила в редакцию
15.IV.1981

FECUNDITY OF THE COLORADO POTATO BEETLE
(*Leptinotarsa decemlineata* Say)
FOLLOWING ZONAL TRANSFER

R. S. USHATINSKAYA, E. P. IVANCHIK

Institute of Evolutionary Animal Morphology and Ecology,
USSR Acad. Sci., Moscow

Summary

The fecundity of monovoltine beetles *Leptinotarsa decemlineata* from the Carpathian Mountains population transferred to Transcarpathian Plains, where two generations per season usually develop, slightly decreased following the first wintering in the Plains. The beetles' fecundity started to recover in the second vegetation season (F_1). In the third season the fecundity of the transferred beetles (F_2) exceeded that of the local ones (the standard) by 11.9%, and in the fourth (F_3), by 23.0%. In the fifth season the fecundity of the females decreased, and both the phenology and the magnitude of egg production acquired the level corresponding to the new climatic conditions and became similar to the standard. A conclusion is suggested that transition of the beetles from severe to milder conditions is attended by a temporal increase in their fecundity.