

УДК 595.763.79 : 591.54

**ОБРАТИМОСТЬ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ
У КОЛОРАДСКОГО ЖУКА (*LEPTINOTARSA
DECEMLINEATA*)**

Р. С. УШАТИНСКАЯ, Е. П. ИВАНЧИК

Эколого-физиологические адаптации колорадского жука высоко лабильны и обратимы. При территориальных перемещениях процент жуков, охватываемых летней, повторной или многолетней диапаузой, в новых условиях среды меняется, а сроки их наступления и окончания смешаются, пока не приходят в соответствие с экологическими условиями вновь занятой климатической зоны. В течение 3—5 последующих лет происшедшие сдвиги стабилизируются и приходят к уровню, при данных условиях отвечающему потребностям вида. Различия в скорости возврата особей к исходным величинам при обратном перемещении популяций позволяют предполагать, что отдельные биологические параметры имеют неодинаковую степень лабильности и обратимости, что лежит в основе различной быстроты акклиматизации.

Многообразие фенологических стратегий жизненных циклов насекомых, выработавшихся в условиях суточных, сезонных и географических изменений факторов внешней среды, привлекает все большее внимание исследователей (Waldbauer, 1978; M. J. Tauber, C. A. Tauber, 1978; Masaki, 1978 и др.). В основе этого многообразия лежит высокая лабильность многих биологических отправления и реакций, участвующих в процессах приспособления организма к конкретным условиям среды.

Высокая лабильность вольтинизма насекомых при расширении видового ареала давно привлекала внимание исследователей. Она рассматривалась в работах Бэбкока (Babcock, 1927, 1927a) по кукурузному мотыльку (*Pyrausta nubilalis* Hubn.), впервые проникшему в северо-восточную часть США в 1917 г.; по озимой совке (*Euxoa segetum* Schiff) в Вотской автономной обл. (Кособуцкий, 1928); по колорадскому жуку (*Leptinotarsa decemlineata* Say) при расселении его по странам Европы (Ларченко, 1958). Высокая способность быстро адаптироваться к окружающей среде, — одна из причин исключительной «агрессивности» этого молодого вида (Медведев, 1981), выраженной в непрекращающемся в течение последнего столетия расширении его ареала.

В научной литературе по колорадскому жуку неоднократно отмечалась изменчивость его фенологических параметров: плодовитости, числа генераций, размеров летней и повторной диапаузы, выживаемости в онтогенезе и др. При попадании в новые условия изменения вольтинизма колорадского жука происходят, видимо, в течение немногих лет (Ларченко, 1958; Злотников, 1967). Поэтому, пытаясь экспериментально определить направленность эколого-физиологических изменений, происходящих под влиянием зонального перемещения, и обратимость их в случае возврата прежних (исходных) условий жизни, мы избрали в качестве подопытного объекта колорадского жука.

Как упоминалось ранее (Ушатинская, 1976), горные районы Украинских Карпат впервые были заселены бивольтинной популяцией колорадского жука из Чехословакии и Венгрии в мае 1958 г. При нашем обследовании горных популяций жука (в 102 км

от г. Мукачево, где выполнялись опыты с лабильностью), проведенном в 1970 г., было обнаружено, что у верхней границы возделывания картофеля, на высоте 800—900 м над ур. м. этот вид имеет только одну генерацию в сезон. Таким образом, за 12 лет, прошедших с первого залета жука в Закарпатье, бивольтинная популяция его превратилась в моновольтинную. Фактически на это потребовалось, возможно, меньшее число лет. Для выяснения этого мы поставили, воспользовавшись природной ситуацией, ряд опытов для определения действительной скорости процесса адаптации по ряду экологических и физиологических показателей.

При постановке опытов в 1973 г. и повторно в 1975 г. по 8 тыс. моновольтинных жуков горной популяции, развивавшейся в Межгорском р-не Закарпатской обл., у верхней границы возделывания картофеля, в 2—5-дневном возрасте в августе были перемещены в окрестности г. Мукачево, на равнинный опытный участок экспериментальной базы Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР. Личинки, из которых были получены эти жуки, собраны в III—IV возрасте, на картофельных полях, на высоте 750—800 м над ур. м. Они заканчивали личиночное питание, проходили метаморфоз и первые 2—5 дней питания имаго на горном участке, расположенном на высоте 804 м над ур. м., в сетчатых садках, заполненных песчаной почвой на глубину 50 см. Личинки и жуки питались листьями картофеля сорта Юбель, районированного в равнинных и горных районах Закарпатья. Контролем служили жуки первой генерации бивольтинной равнинной популяции, собранные на стадии личинки III—IV возраста на картофельных полях в окрестностях г. Мукачево и подготовленных к опытам, подобно горным. Зимовка подопытных жуков всех серий на равнине происходила в метровых сетчатых садках с песчаной почвой, при свободном размещении жуков в ней осенью и таком же свободном выходе их на поверхность весной.

В 1973—1978 гг. был прослежен характер изменений некоторых эколого-физиологических показателей в четырех последовательных весенних поколениях моновольтинных горных жуков после их перемещения на равнину, т. е. после возврата в условия нормального развития бивольтинной популяции.

Сопоставление велось только по первой (весенней) генерации каждого вегетационного сезона, и появившуюся в ходе опытов вторую генерацию от горных жуков из опытов исключали. Динамику смертности и миграций жуков в почву и обратно учитывали через день, при смене корма.

Первая зимовка моновольтинных горных жуков, возвращенных через 15—17 лет на равнину, где выше влажность почвы и на 3—4 недели более ранняя весна, в 1975—1978 гг. сопровождалась высокой смертностью, достигавшей 82% от залегших в почву на зимовку. В контрольных вариантах средняя смертность жуков была 22%. Следовательно, зимнее вымирание горных жуков почти в 4 раза превышало контрольное. Жуки второго поколения от горных линий 1973 г. в ту же зиму 1975/76 г. выжили в количестве 34%, т. е. их смертность была выше всего в 1,5 раза, чем в контроле.

Зима 1976/77 г. в равнинном Закарпатье была необычно теплой и влажной. Температура воздуха в холодный период зимы падала ниже 0° редко и на короткий срок (в декабре-январе), и осадки выпадали в основном в виде дождей. Во всех вариантах опытов смертность зимующих в почве жуков в эту зиму была повышенной и сопровождалась грибными заболеваниями, поэтому год недостаточно показателен.

После зимовки 1977/78 г. с метеорологическими условиями, близкими к многолетней средней, смертность горных жуков во втором поколении была в 1,5 раза выше, чем в контроле. Зимой смертность интродуцированных особей приближалась к контрольной довольно медленно, и повышенная смертность, хотя и слабо, ощущалась и через 5 лет после интродукции (см. таблицу).

Весеннее пробуждение и начало выхода на поверхность однажды перезимовавших на равнине горных жуков происходили на 3—7 дней раньше, чем у равнинных и, следовательно, при более низкой температуре среды. Несколько более раннее окончание зимнего покоя у горных жуков на равнине продолжалось до четвертого сезона включительно (рис. 1). Выход всей перезимовавшей популяции на поверхность после первой зимовки на равнине, как и у жуков второго поколения от горных, заканчивался несколько раньше, чем у местных жуков. Позже он почти синхронизировался с контролем, хотя у горных жуков выход на поверхность весной заканчивался несколько раньше, чем у равнинных даже в четвертом поколении. В течение первых 2 лет после перемещения гор-

Смертность зимующих жуков в равнинных условиях

Год зимовки	Горные жуки линия 1973 г.			Горные жуки линия 1975 г.			Равнинные жуки (контроль)		
	поколение	число, экз.	смертность, %	поколение	число, экз.	смертность, %	генера-ция	число, экз.	смертность, %
1975/76	F_2	$\frac{814^*}{535}$	34,26	Первая зимовка на равнине	$\frac{6720}{1191}$	82,3	I	$\frac{814}{643}$	22,2
1976/77	F_3	$\frac{2299}{929}$	60,80	F_1	$\frac{2154}{695}$	63,8	I	$\frac{1572}{620}$	60,6
1977/78	F_4	$\frac{1171}{693}$	41,1	F_2	$\frac{1461}{657}$	55,1	I	$\frac{1288}{942}$	26,9

* Над чертой — число жуков, ушедших осенью на зимовку; под чертой — вышедших весной.

ные жуки выходили на поверхность весной неполностью готовыми к размножению, и их яйцекладка начиналась только спустя 10—15 дней и более после выхода из почвы, тогда как в эталоне к этому времени размножалось уже до 36% самок.

В сезон перемещения моноvoltинных горных жуков на равнину, которое происходило в 1973 г. 20—22 августа, а в 1975 г. 2—4 августа, перемещенные самки закончили преддиапаузное питание и зарылись в почву, не размножаясь. В первом поколении, полученном от них на равнине, в год окрыления размножались только единичные самки. Но уже

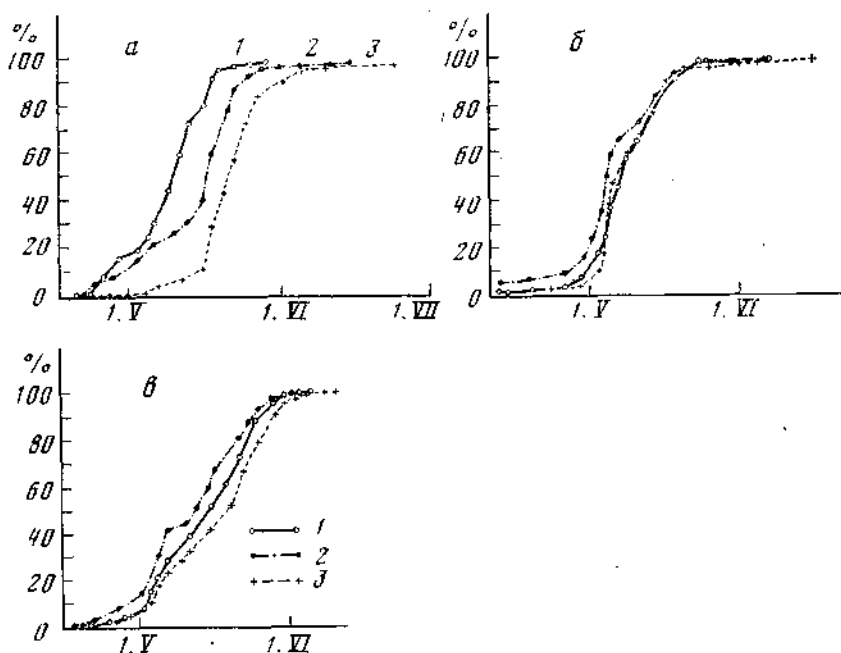


Рис. 1. Весенний выход из почвы жуков первой генерации после зимовки: а — 1975/76 г. (1 — F_2 , полученная на равнине в 1975 г. от горных жуков линии 1973 г.; 2 — моноvoltинные горные жуки 1975 г., перезимовавшие на равнине; 3 — контроль, первая генерация бивольтинной популяции равнинных жуков, окрылившись в 1975 г.); б — 1976/77 г. (1 — F_3 , полученная на равнине в 1976 г. от горных жуков линии 1973 г.; 2 — F_1 , полученная на равнине в 1976 г. от горных жуков линии 1975 г.; 3 — контроль, первая генерация бивольтинной популяции равнинных жуков, окрылившись в 1976 г.); в — 1977/78 г. (1 — F_4 , полученная на равнине в 1977 г. от горных жуков линии 1973 г.; 2 — F_2 , полученная на равнине в 1977 г. от горных жуков 1975 г.; 3 — контроль, первая генерация бивольтинной популяции равнинных жуков, окрылившись в 1977 г.)

во втором поколении (первая летняя генерация) до подготовки к зимней диапаузе откладывали яйца 6,7% самок; в четвертом поколении первой летней генерации яйцекладущих горных самок в опыте было 6,2% против 7,8% в контроле.

Продолжительность подготовки к диапаузе и начало зимнего покоя сравнивались с контрольными сроками уже через 2—3 года после перемещения горных жуков на равнину. Следовательно, бивольтинность интродуцированных самок на равнине восстановилась уже через 2—3 вегетационных сезона.

В течение первого вегетационного сезона на равнине смертность однажды перезимовавших здесь жуков была выше на 10—15%, чем в контроле, но уже во втором-третьем поколениях она сравнялась с ним, а в четвертом поколении летняя смертность горных жуков оказалась на 10—20% ниже, чем местных (рис. 2). В период преддиапаузной подготовки молодых жуков горных линий смертность в первом поколении была выше контроля на 10—15%, но установилась близкой к контролю во втором-четвертом вегетационных сезонах. Наступление зимней диапаузы у молодых жуков первой генерации горных линий в первом-третьем поколениях несколько запаздывало по сравнению с равнинными, но синхронизировалось с ними в четвертом сезоне.

В размерах проявления зимней диапаузы у жуков первой летней генерации горных линий никаких отклонений от контроля не отмечено. В то же время в повторной диапаузе у перемещенных жуков произошли большие сдвиги. Предыдущими работами было установлено, что в гор-

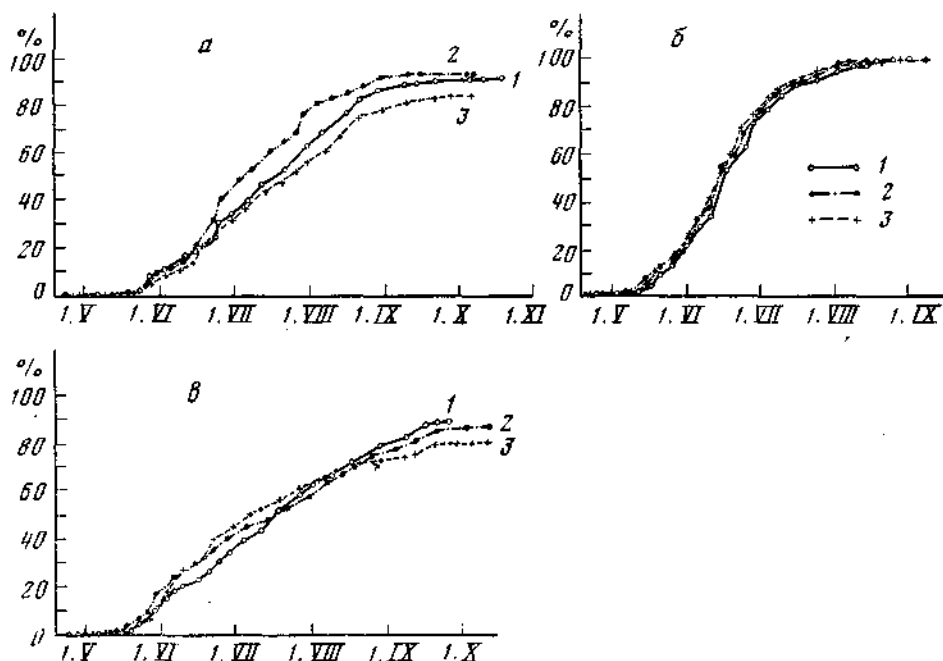


Рис. 2. Смертность в сериях подслытных жуков перезимовавшей первой генерации: а — 1976 г. (1 — F_2 , полученные на равнине в 1975 г. от горных жуков линии 1973 г.; 2 — моновольтинная горная популяция жуков 1975 г. окрыления, зимовавшая на равнине; 3 — контроль, первая генерация бивольтинной популяции равнинных жуков, окрылившись в 1975 г.); б — 1977 г. (1 — F_3 , полученные на равнине в 1976 г. от горных жуков линии 1973 г.; 2 — F_1 , полученные на равнине в 1976 г. от горных жуков линии 1975 г.; 3 — контроль, первая генерация бивольтинной местной популяции равнинных жуков, окрылившись в 1976 г.); в — 1978 г. (1 — F_4 , полученные на равнине в 1977 г. от горных жуков линии 1973 г.; 2 — F_2 , полученные на равнине в 1977 г. от горных жуков линии 1975 г.; 3 — контроль, первая генерация бивольтинной местной популяции равнинных жуков, окрылившись в 1977 г.)

ных популяциях численность повторно зимующих жуков повышена и в разные годы колеблется от 63 (Иирковский, 1974) до 54% (Ушатинская, 1977, 1977а). При перемещении на равнину процент повторно зимующих жуков резко упал, что, по-видимому, связано с удлинением приблизительно на месяц вегетационного сезона и значительно более высокой температурой в период вегетации. После зимовки на равнине (1975/76 г.) у перемещенных жуков доля повторно зимующих особей к осени 1976 г. снизилась до 5,8%, а во втором поколении горных жуков на равнине — до 7,9%, при контроле 16% (рис. 2, а).

Июнь — август 1977 г. — период наиболее интенсивного размножения жуков отличался повышенной температурой и обилием осадков. По-видимому, в связи с этим во всех трех вариантах опытов (горная линия 1973 г., горная линия 1975 г. и равнинный контроль) отсутствовала летняя диапауза, и перезимовавшие жуки интенсивно размножались все лето, в результате чего смертность их к концу августа — началу сентября достигала почти 100% (рис. 2, б). Это привело к почти полному отсутствию повторной диапаузы в размножавшейся летом популяции. Имелось лишь 0,14% повторно диапаузирующих жуков в первой генерации от горной линии 1975 г., что еще раз подтверждает лабильность размеров проявления модификаций диапаузы у колорадского жука и их зависимость от конкретных условий внешней среды.

Наиболее близким к многолетней норме был вегетационный сезон 1978 г., когда во втором поколении горных жуков процент повторной диапаузы достигал 12, а в четвертом поколении — 10,6, при контрольном — 18 (рис. 2, в). Переход от худших условий к лучшим привел к значительной интенсификации жизнедеятельности жуков, что отразилось на их плодовитости.

Итак, процесс физиологической реадaptации горных жуков к равнинным условиям занимает (по разным показателям) от 3 до 5 лет.

Таким образом, имеются основания утверждать, что экологические, физиологические и фенологические адаптации колорадского жука высоко лабильны и обратимы. При занятии новых территорий процент жуков, охватываемых летней, повторной и многолетней диапаузой, в новых условиях среды меняется, а сроки их наступления и окончания смещаются, пока не приходят в соответствие с экологическими условиями вновь занятой климатической зоны. Смещение фенологических показателей приходит к уровню, который при данных экологических условиях наиболее отвечает потребностям вида, и за несколько лет стабилизируется.

Различия, наблюдаемые в скорости возврата особей к исходным показателям при обратном перемещении популяций, позволяют предполагать, что отдельные биологические параметры имеют неодинаковую степень лабильности и обратимости, что лежит в основе различной быстроты акклиматизации.

ЛИТЕРАТУРА

- Злотников М. Д., 1967. Возможный ареал распространения и сроки развития колорадского жука в Европейской части СССР. — Тр. Всес. н.-я. ин-та защ. раст., 27, 68—74.
- Иирковский Г. Г., 1974. Экологические и физиологические особенности летней и повторной диапаузы колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). — В кн.: Вопросы экологической физиологии беспозвоночных. М.: Наука, 119—128.
- Кособуцкий М. И., 1928. Озимая совка (*Euxoa segetum* Schiff) в Вотской автономной обл. в 1926—1928 гг. (биология, экология и меры борьбы). Ижевск, 1—192.
- Ларченко К. И., 1958. Фенологические сроки развития колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и их связь с расселением и изменением численности. — В кн.: Колорадский жук и меры борьбы с ним, М.: Изд-во АН СССР, 106—115.
- Медведев Л. Н., 1981. Систематическое положение *Leptinotarsa decemlineata* Say в семействе Chrysomelidae, филегения, эволюция вида. — В кн.: Колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука, 27—34.

- Ушатинская Р. С., 1976. Лабильность диапаузы и ее модификаций у колорадского жука, *Leptinotarsa decemlineata* Say. Энтомолог. обозр., 55, 4, 763—768.— 1977. Эколого-физиологические особенности повторной диапаузы (олигопаузы) колорадского жука у верхней границы возделывания картофеля в Карпатах.— Экология, 4, 72—77.— 1977а. Суперпауза колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) у верхней границы возделывания картофеля в Карпатах.— Зоол. ж., 56, 7, 1038—1042.
- Babcock K. W., 1927. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* Hubn. I. A discussion of its dormant period. Ecology, 8, 1.— 1927а. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* Hubn. II. A discussion of its seasonal history in relation to various climates. Ecology, 8, 1, 177—193.
- Masaki S., 1978. Seasonal and latitudinal adaptations in the life cycles of crickets.— In: Evolution of insects migration and diapause. N. Y., Heidelberg, Berlin: Springer—Verlag, 72—100.
- Tauber M. J., Tauber C. A., 1978. Evolution of phenological strategies in insects: A comparative approach with eco-physiological and genetic considerations.— Ibidem, 53—71.
- Waldbauer G. P., 1978. Phenological adaptation and the polymodal emergence patterns of insects.— Ibidem, 127—144.

Институт эволюционной
морфологии и экологии животных
Академии наук СССР (Москва)

Поступила в редакцию
6 апреля 1981 г.

REVERSIBILITY OF ECOLOGICAL-PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS IN *LEPTINOTARSA DECIMLINEATA*

R. S. USHATINSKAYA, E. P. IVANCHIK

*Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology,
USSR-Academy of Sciences (Moscow)*

Summary

The ecological-physiological adaptations in the Colorado beetle are highly labile and reversible. The beetles migrating to a new place percentage of them involved in the summer, repeated or perennial diapause changes and the times of their onset and end are displaced until they agree with the ecological conditions of a new climatic zone. These shifts are stabilized during 3—5 subsequent years and attain the level which satisfies the species requirements under the given conditions. Differences in the rate of return to the initial values in case of backward migration allow to suggest that individual biological parameters are characterized by a varying degree of lability and reversibility and this constitutes the basis of different rate of acclimatization.