

Посвящается
светлой памяти дедушки и педагога,
основателя и руководителя кафедры энтомологии
биофака Ужгородского государственного университета,
профессора Кирилла Ксенофонтовича Фасулати
в год его 120-летия

**Изменчивость фенетической структуры и экологических
адаптаций во вторичном ареале колорадского жука
Leptinotarsa decemlineata (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae)**

С.Р. Фасулати*, О.В. Иванова

**The variability of the phenetic structure and the ecological
adaptations in the secondary areal of the Colorado potato beetle,
Leptinotarsa decemlineata (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae)**

S.R. Fasulati*, O.V. Ivanova

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург, Пушкин
196608, Россия. E-mail: fasulatiser.spb@mail.ru
All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskiy Shosse, 3, St Petersburg, Pushkin 196608, Russia

* Автор-корреспондент

Резюме. В статье представлены результаты многолетних исследований внутривидовой изменчивости колорадского жука на территории СССР и России с применением методов фенетики и экологии популяций. Получены новые сведения о взаимосвязи адаптационного и рисуночно-цветового полиморфизма фитофага. Наиболее подходящими маркерами внутривидовых форм вида с различиями абиотических и пищевых адаптаций являются 9 морф узора переднеспинки имаго и 5 оттенков пигментации яиц. Индукторами микроэволюционных процессов у колорадского жука в равной мере могут быть как стрессовые климатические, так и антропогенные факторы, включая устойчивые к фитофагу сорта картофеля, баклажана и томата. На примере результатов 20-летнего изучения акклиматизации колорадского жука в Ленинградской области показано изменение адаптивных особенностей инвазийных популяций вида в первоначально неблагоприятных условиях обитания.

Ключевые слова. Колорадский жук, полиморфизм, фенетика, морфы имаго, пигментация яиц, экотип, микроэволюция, кормовое растение, устойчивый сорт.

Abstract. The article presents the results of perennial research the intraspecific variability and divergent microevolution of the Colorado potato beetle on the territory of the USSR and Russia using the methods of phenetics and population ecology. New information about the relationship between adaptive and pattern of color polymorphism of the phytophage has been obtained. The most suitable markers of intra-population forms of the species with differences in abiotic and nutritional adaptations are nine morphs of the adult

pronotum pattern and five shades of the egg pigmentation. The inducers of microevolutionary processes in the Colorado potato beetle are the equally effective stressful climatic and anthropogenic factors, including use of the phytophage-resistant varieties of potatoes, eggplant and tomato. Based on results of a 20-year study of the Colorado potato beetle acclimatization in Leningradskaya Province, the change of the adaptive properties of invasive populations of the species in the initially unfavorable habitat conditions has is shown.

Key words. Colorado potato beetle, polymorphism, phenetics, imago morph, eggs pigmentation, ecotype, microevolution, food plant, resistant variety.

https://doi.org/10.47640/1605-7678_2022_93_52

Введение

Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) является одним из наиболее наглядных примеров биологических инвазий зоологических видов с успешной акклиматизацией и натурализацией в большинстве зон вселения (Алимов, Богуцкая, 2004). Ареал данного вида к 1990 г. увеличился в 2500 раз по сравнению с его первоначальным типом, а к 2003 г. – более чем в 3000 раз: с 5000 км² на исторической родине фитофага в полупустынях Скалистых Гор на стыке территорий США и Мексики (Ушатинская, 1981) до 16 млн км² с охватом основных зон картофелеводства в Северной Америке и Евразии (Hare, 1990; Boiteau et al., 2003; Weber, 2003). Если описанный в 1824 г. американским энтомологом Т. Сэем новый вид жука был тогда безобидным пасленовым листоедом, питавшимся только на дикорастущих колючих пасленах *Solanum rostratum* Dun. и *S. carolinense* L., то сейчас это – самый массовый и широко распространенный в Северном полушарии вредитель картофеля и овощных пасленовых культур, отнесенный к категории особо опасных вредоносных объектов – вредителей-супердоминантов (Павлюшин и др., 2008).

«Экологический взрыв» колорадского жука уже как вредителя картофеля, началом которого считают 1859 г. (Тишлер, 1971), продолжается и в наши дни, несмотря на все карантинные, профилактические и истребительные меры, принимавшиеся в разных странах с 1875 г. Признаки экологического взрыва более ярко выражены по фронту инвазий фитофага, где адвентивный вид в первые годы после его вселения в новую местность почти беспрепятственно размножается в агроэкосистемах-реципиентах на «наступательной волне» при весьма слабом влиянии на него естественных биоценотических факторов сдерживания (Ушатинская, 1981; Вилкова и др., 2001; Павлюшин и др., 2008, 2009, 2013). В странах бывшего СССР с 1956–1960 по 1990-е гг. жук расселился на территориях Украины, Беларуси, Молдовы, стран Балтии, Закавказья, Казахстана и Средней Азии, Северо-Западного (юг), Центрального, Центрально-Черноземного, Волго-Вятского, Поволжского, Уральского и Северо-Кавказского экономических районов Российской Федерации (Глѐз, Черкашин, 2002). С 1998–1999 по 2005–2008 гг. вредитель акклиматизировался также на обширных территориях Ленинградской, Архангельской и Вологодской областей, в республиках Карелия и Коми и во многих районах Сибири (Павлюшин и др., 2009; Фасулати, 2010), где постоянное обитание этого вида ранее представлялось невозможным или далеко не бесспорным по данным биоклиматической оценки той или иной местности (Злотников, 1967; Будин, Власова, 1977; Ушатинская, 1981; Горышин и др., 1990). С 2000 г. существует его изолированный очаг на Дальнем Востоке в Приморском крае (Мацишина, 2012).

Примечательно, что в России с ее более суровым климатом, чем в США и Западной Европе, сохранялись прежние средние темпы экспансии вредителя в направлении на восток (100–130 км в год), и они почти не изменялись на всем пути его продвижения от Калининградской области до Красноярского края включительно (Павлюшин и др., 2009).

По современным представлениям, высокие темпы экспансии колорадского жука оказались возможными благодаря его экологической пластичности, которая обусловлена как значительными пределами индивидуальных норм реакций генотипов особей на абиотические и биотические условия среды, так и широким спектром адаптационного полиморфизма генетической природы у данного вида (Ушатинская, 1981; Hare, Kennedy, 1986; Liebhold, Tobin, 2008; Павлюшин и др., 2008, 2013; Yocum et al., 2011; Giordanengo et al., 2013). Известно, что эти свойства облегчают приспособление

вида к различным условиям обитания, причем главным образом посредством формообразовательной адаптивности на популяционном уровне (микроэволюции) с селективным отбором генотипов, наиболее приспособленных к местным условиям (Завадский, 1961; Шмальгаузен, 1968; Завадский, Колчинский, 1977; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Шварц, 1980; Алимов, Богуцкая, 2004; Васильев, 2005; Giordanengo et al., 2013). Соответственно, повышается вероятность успешной акклиматизации и натурализации адвентивного вида в большинстве зон инвазий. Результатом формообразовательных процессов (как указывают названные выше авторы) является сложная внутривидовая структура экологически пластичных полиморфных видов с широкими ареалами. Она включает как разнообразные внутривидовые генотипические формы на уровне изореагентов и биотипов, так и аллопатрические формы надпопуляционного (расового) уровня – экотипы и подвиды.

Изучение внутривидовой дивергенции колорадского жука в его динамическом ареале сводилось преимущественно к традиционному анализу географической изменчивости фитофага под влиянием климата местности. В таких исследованиях специалистами применялись методы фенетики популяций с использованием различных изменчивых признаков внешней морфологии имаго насекомого (Кохманюк, 1981, 1982; Овчинникова, Маркелов, 1982; Удалов, Беньковская, 2010; Giordanengo et al., 2013), а в последние десятилетия – и методы молекулярной генетики по ДНК-маркерам (Hare, Kennedy, 1986; Grapputo et al., 2005; Voman et al., 2008). Однако индукторами микроэволюционных процессов в популяциях насекомых, населяющих агробиотопы, являются в равной степени как стрессовые природные, так и антропогенные факторы агропроизводства. Важнейшие из них – устойчивые к вредителям виды и сорта кормовых растений, регулярно применяемые инсектициды и другие факторы с селективным воздействием на различные генотипы консументов (Шапиро, 1985; Сухорученко и др., 2004, 2018; Вилкова и др., 2005; Павлюшин и др., 2008, 2013). Показано, что под влиянием обусловленного ими разнообразия и непостоянства экологических условий в агробиотопах адаптивные процессы у колорадского жука продолжают и внутри реализованного ареала вида, где вредитель постоянно обитает уже десятилетиями (Удалов, Беньковская, 2010; Fasulati et al., 2021). Однако если роль инсектицидов как индукторов микроэволюционных процессов формирования резистентных к ним популяций колорадского жука и других вредителей изучается давно и подробно, то исследованиям аналогичной роли генотипов кормовых растений и их иммуногенетических барьеров уделялось значительно меньшее внимание. С учетом этого задачи наших многолетних исследований включали изучение как внутривидовой структуры полиморфного вида в его расширяющемся вторичном ареале в Евразии, так и особенностей пищевой специализации его аллопатрических и симпатрических (внутривидовых) форм в отношении видов и сортов пасленовых растений.

Материалы и методы

Исследования структуры и адаптивных особенностей природных популяций колорадского жука проводили в лаборатории сельскохозяйственной энтомологии ВИЗРА с применением методов классической фенетики (феногенетики) и популяционной экологии насекомых.

Использование методов фенетики популяций в изучении внутривидовой изменчивости и вопросов микроэволюции колорадского жука оправдано, поскольку полиморфизм этого вида проявляется хорошо заметной изменчивостью целого ряда признаков внешней морфологии особей: узора переднеспинки, головы и надкрылий имаго. В наших многолетних исследованиях мы учитываем 9 морф имаго по признакам рисунка центральной части переднеспинки жуков (рис. 1). Согласно общим правилам выбора фенотипов или их аналогов (Яблоков, 1980, 1987; Васильев, 2005) рассматриваемые морфы различаются по дискретным неметрическим признакам (не сцепленными с полом) и представляют собой фенетические композиции – сочетания отдельных фенотипов. При этом внутривидовая изменчивость по названным группам признаков проявляется сходным образом у всех близких видов жуков-листоедов рода *Leptinotarsa* Chevrolat in Dejean, 1836, полностью соответствуя закону Н.И. Вавилова (1987) о гомологических рядах в наследственной изменчивости. В связи с этим генетическая природа наблюдаемого рисуночного полиморфизма имаго не вызывает сомнений, и поэтому использование названных признаков и морф в качестве фенотипов представляется вполне правомочным.

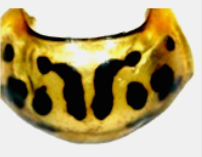
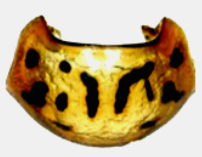
СХЕМА узора переднеспинки имаго колорадского жука с буквенными обозначениями пятен (по: Кохманюк, 1981)	Отличительные признаки 9 морф имаго колорадского жука по фенам центральной части узора переднеспинки			
	ФЕНЫ	Пятна А и В слиты с обеих сторон: Фен АВ	Пятна А и В слиты с одной стороны: Фен (АВ)	Пятна А и В разделены с обеих сторон: Фен А+В
	Пятно Р метанизировано (чёрное): Фен Р	 Морфа 1	 Морфа 2	 Морфа 3
	Пятно Р не метанизировано (серо-жёлтое или буро-жёлтое): Фен (р)	 Морфа 4	 Морфа 5	 Морфа 6
	Пятно Р отсутствует: Фен (р-)	 Морфа 7	 Морфа 8	 Морфа 9

Рис. 1. Морфы колорадского жука, выделяемые по дискретным признакам (фенам) рисунка центральной части переднеспинки имаго (по: Fasulati et al., 2021).

Материалом для сравнительного фенетического анализа структуры природных популяций вида служили выборки имаго жука, собранные нами или по нашей просьбе в различных агроклиматических зонах обитания насекомого на территории России и стран бывшего СССР. Всего за годы исследований (1978–2021) собрано и проанализировано методами фенотипетики более 200 тыс. экз. имаго из 46 областей, краев и республик Российской Федерации, Украины, Беларуси, Молдовы, Азербайджана, Казахстана, Узбекистана и Кыргызстана. При сборе энтомологического материала во всех случаях отмечали сроки сбора имаго и их принадлежность к той или иной генерации. Учитывали также локальные условия обитания фитофага – в первую очередь вид и сорт кормового растения, на котором развивался вредитель.

Другим изменчивым признаком внешней морфологии колорадского жука является пигментация яиц. Визуально различимы при дневном свете 5 ее оттенков от желтого до красного (рис. 2). Примечательно, что ранее данный вопрос оставался практически вне внимания исследователей, и высказывалось лишь предположение о взаимосвязи окраски яиц с возрастом самок: «...более старые самки откладывают, как правило, более темные яйца» (Ушатиная, 1981). Данный признак мы также учитывали в своих исследованиях как возможный маркер экологических адаптаций внутри-видовых форм жука.

Помимо фенетического анализа структуры природных популяций колорадского жука, проводилось сравнительное изучение их абиотических и пищевых адаптаций с применением традиционных методов популяционной экологии насекомых (Данилевский, 1961; Кожанчиков, 1961; Яхонтов, 1969). Использовали также методики ВИЗРа по изучению устойчивости форм растений к вредителям в полевых и лабораторных условиях (Шапиро, 1980; Вилкова и др., 2003; Иванова, Фасулати, 2016; Фасулати, Иванова, 2018а).

Для проведения экологических экспериментов мы собирали на посадках картофеля кладки яиц, из которых выводили личинок. При этом в выборках кладок определяли долевое соотношение (в %) кладок различного цвета в разные сроки сбора. С одновозрастными личинками проводили лабораторные и полевые опыты с воспитанием личинок до окрыления имаго при той или иной



Рис. 2. Оттенки пигментации яиц колорадского жука и их условные обозначения далее: А – желтый (Ж); Б – оранжево-желтый (ОрЖ); В – оранжевый (Ор); Г – оранжево-красный (ОрК); Д – красный (Кр). Фото оригинальные.

температуре воздуха, или при кормлении листьями различных сортов пасленовых культур. В таких опытах предусматривали варианты с группами особей колорадского жука, различающимися по тому или иному признаку: географическая принадлежность, морфа переднеспинки имаго, окраска кладок яиц. Личинок 1-го возраста подсаживали на срезанные листья кормовых растений в пластмассовые чашки Петри диаметром 90 мм, крышки которых имеют по бокам уступы для обеспечения вентиляции внутреннего объема; листья растений клали на бумажный фильтр; корм и фильтры сменяли раз в 2 дня. Количество подсаженных личинок в одну чашку составляло не более 15–18 штук. По достижении 4-го возраста личинок пересаживали в стеклянные банки объемом 0.25 л со слоем древесных опилок в качестве субстрата для окукливания и с отверстиями в крышках для вентиляции. Опытный материал содержали с учетом поставленных задач при комнатной температуре в пределах +22–27 °C или в термостатированных камерах при контролируемых режимах заданной постоянной температуры и фотопериода. По ходу эксперимента отмечали в каждом сосуде количество выживших личинок 4-го возраста, куколок и окрылившихся имаго для расчета показателей выживаемости, а также начальные даты появления предкуколок, куколок и молодых имаго для расчета продолжительности фаз преимагинального развития насекомого при той или иной температуре.

После 1998 г. ежегодно проводили фенологические наблюдения сезонного развития вредителя в окрестностях С.-Петербурга и в Гатчинском районе Ленинградской области, т.е. в течение всего периода постоянного обитания вида на всей территории области. Регистрировали начальные даты наблюдаемого появления: всходов картофеля, перезимовавших жуков, кладок яиц, личинок 1-го возраста, наиболее развитых личинок 4-го возраста (как дата начала их ухода на окукливание) и имаго нового поколения. Учитывали среднедекадные температуры воздуха по данным метеостанции ФГБНУ ФИЦ «Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» в г. Пушкине. Это позволило определить для каждого года фактическую продолжительность развития в природных условиях полной генерации вредителя и отдельно – его личиночной фазы в днях и в суммах эффективных температур (СЭТ) выше общепринятого условного порога развития +11.5 °C (Ушатинская, 1981).

В последние годы нами отработана методика изучения биоэкологических показателей развития колорадского жука в полевых опытах с искусственным заселением личинками 1-го возраста растений различных сортов картофеля, баклажана и томата. Такие опыты проводили на опытных полях ВИЗРа (С.-Петербург, Пушкин) и его филиала «Тосненская опытная станция защиты растений» (ТОСЗР) в с. Ушаки Тосненского района Ленинградской области. В них каждый изучаемый сорт томата и баклажана был представлен на опытном участке не менее чем 6–8 растениями, высаженными компактно двумя рядками, а каждый сорт картофеля – 4-рядковой делянкой в 24 куста (Иванова, Фасулати, 2016). На каждый изучаемый образец растений в зависимости от имеющегося биоматериала подсаживали от 40 до 120–130 одновозрастных личинок с их равномерным распределением на срединные кусты или рядки сортовой делянки. Далее на каждом сортовом образце

регистрировали начальные даты появления очередных фаз развития жука (как в лабораторных опытах).

Полученные результаты были обработаны по общепринятым критериям биометрии (Доспехов, 1985), а данные о соотношениях (распределениях) частот 9 морф и отдельных фенотипов в выборках из природных популяций имаго – по критерию генетического сходства популяций (t) (Животовский, 1982; Яблоков, 1987).

Результаты исследований

Внутривидовые абиотические адаптации *Leptinotarsa decemlineata* Say

Результаты анализа внутривидовой структуры колорадского жука в его вторичном (евроазиатском) ареале методами фенетики позволили к настоящему времени картировать на территории стран бывшего СССР до 9 аллопатрических рас данного вида на уровне экотипов (рис. 3). Показано, что все такие формы насекомого различаются по средним частотам встречаемости в его популяциях 9 основных морф имаго (рис. 1), и эти различия достигают уровня смены доминирующих морф между отдельными зонами обитания вида. Материалы на данную тему нами публиковались и ранее (Фасулати, 1988, 2010; Вилкова, Фасулати, 2001; Fasulati et al., 2021); в связи с этим в настоящей

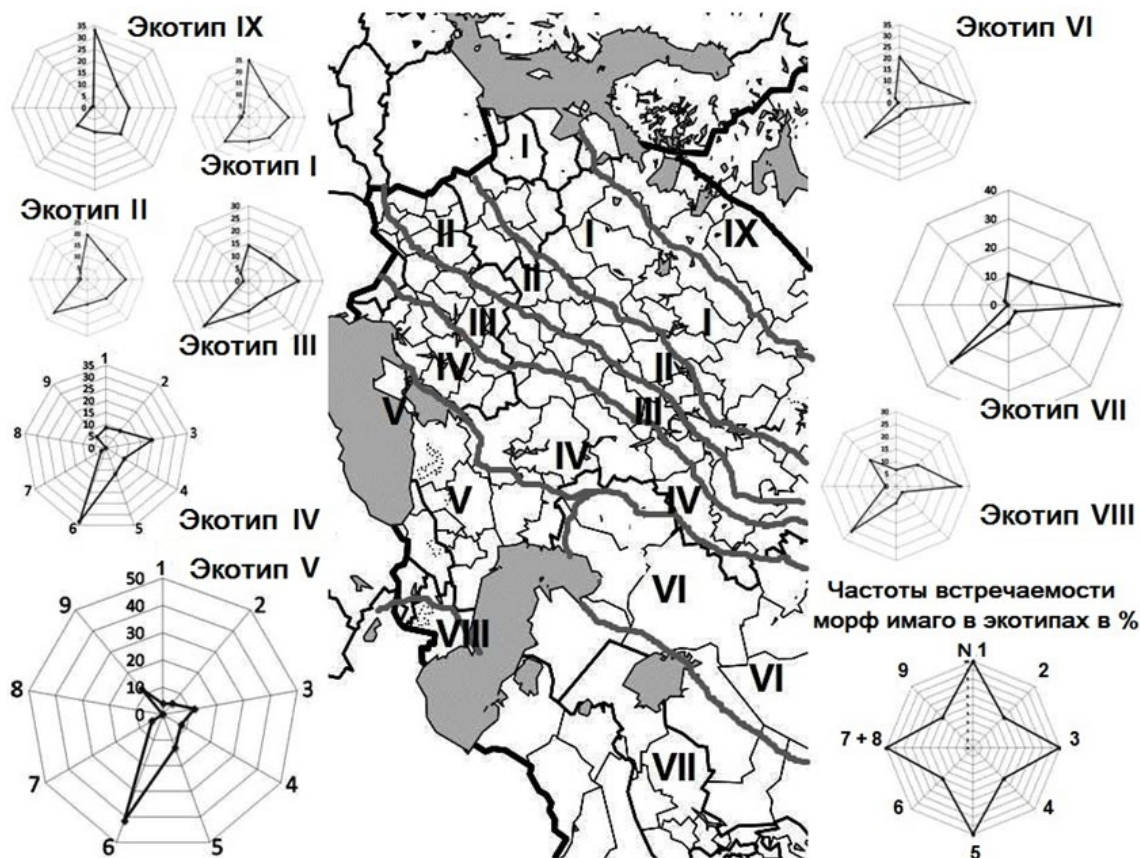


Рис. 3. Фенетическая структура экотипов колорадского жука, выделенных в восточном фрагменте его вторичного ареала (по: Fasulati et al., 2021). На диаграммах показаны средние частоты встречаемости 9 морф имаго (в %) в популяциях экотипов вида, выделенных в основных агроклиматических зонах стран бывшего СССР: цена деления сетки по осям разных диаграмм – 5 % или 10 %. Экотипы колорадского жука: IX – северный, I – северо-западный, II – центральный, III – промежуточный, IV – юго-восточный, V – южный, VI – казахстанский, VII – среднеазиатский, VIII – азербайджанский.

статье мы более подробно остановимся на вопросах внутривидовой изменчивости экологических адаптаций фитофага – абиотических и пищевых.

Об изменчивости абиотических адаптаций *L. decemlineata* известно на примерах изучения во второй половине XX в. параметров его фотопериодической реакции (ФПР) и морозостойкости диапаузирующих имаго. ФПР колорадского жука по своим параметрам проявляет географическую изменчивость и сохраняет адаптивное значение как в Северной Америке (Hsiao, 1981, 1985), так и во вторичном ареале в странах бывшего СССР (Горышин и др., 1987). Она обеспечивает поливольтинность вида с числом генераций от 1 до 4 в год в зависимости от климата местности и при этом имеет специфический характер с сочетанием признаков ФПР длиннодневного и промежуточного типов. Было также выявлено повышение степени морозостойкости популяций колорадского жука при расселении на восток и его акклиматизацией в районах с более суровыми зимами: так, если точка максимального переохлаждения тканей тела диапаузирующих имаго в Западной Европе и Закарпатье составляла $-7...-8^{\circ}\text{C}$ (Ушатинская, 1981), то у жуков уральских популяций она определена в $-11...-13^{\circ}\text{C}$ (Амирханов, 1995).

Приведенные данные свидетельствуют о генетическом полиморфизме особей любой природной популяции колорадского жука по параметрам ФПР и морозостойкости, чем и обусловлена потенциальная адаптируемость популяций адвентивного вида к широкому спектру первоначально неблагоприятных климатических условий зон инвазий посредством микроэволюции, т.е. селективного отбора тех или иных генотипов.

В названном аспекте исследований нами выявлены внутривидовые различия температурных норм преимагинального развития колорадского жука. Еще в 1980-е гг. были получены экспериментальные подтверждения полиморфизма популяций вида по этому показателю и его взаимосвязи с морфами имаго. В лабораторных условиях воспитывали личинок черновицкой популяции (Западная Украина, экотип III) с момента их отрождения из собранных в природе кладок яиц до окрыления имаго. При окрылении молодых жуков учитывали точные даты их появления и отмечали принадлежность к той или иной из 9 морф рисунка (см. рис. 1). На фоне одинаковых условий температуры (средняя $+24-25^{\circ}\text{C}$) и кормления для всего опытного материала отмечены различия СЭТ, требуемых для завершения преимагинального развития (без фазы яйца) особей разных морф в пределах от 346–350 градусо-дней для морф №№ 6 и 9 до 357–366 – для морф №№ 2, 3 и 5 и 372–385 – для морф №№ 1 и 4. Показано, что эти различия складываются в основном за счет периода развития предкуколок и куколок; значимость различий соответствовала $p < 0.01$ (Фасулати, 1987).

После акклиматизации колорадского жука на всей территории Ленинградской области показано, что особи сформировавшегося здесь его северного экотипа (IX) обладают пониженными требованиями к теплу. Это выражается в их ускоренном преимагинальном развитии по сравнению с особями более южных форм на фоне как низкой, так и высокой температуры (табл. 1). Приведенное в табл. 1 значение СЭТ = 328.9 градусо-дней для преимагинального развития (без фазы яйца) особей ленинградской популяции при средней температуре $+24-25^{\circ}\text{C}$ ниже соответствующих показателей как дагестанской (экотип V), так и черновицкой (экотип III) популяций с названными выше значениями СЭТ в пределах 346...385 градусо-дней. Очевидно, благодаря такому адаптивному изменению в климатических условиях Ленинградской области, ныне обеспечивается ежегодное успешное завершение цикла развития одной полной генерации насекомого, независимо от фактических условий летнего сезона. При этом почти ежегодно наблюдается откладка яиц со значительной долей окрылившихся самок 1-й генерации и развитие неполной 2-й генерации до фазы куколок в августе–сентябре, а в исключительных случаях (2002 г.) – и до окрыления имаго 2-й генерации (Фасулати, Иванова, 2018b). Таким образом, северные популяции колорадского жука сохраняют потенциальную поливольтинность при отсутствии заметного отбора на моноциклизм, что не соответствует прежним прогнозам (Горышин, 1986; Горышин и др., 1987). Помимо этого, отдельные наблюдения указывают на повышение в местных условиях степени синхронизации выхода перезимовавших жуков из почвы с моментом появления первых всходов картофеля. Например, на опытном поле ВИЗРа мы находили одновременно и перезимовавших жуков, и первые кладки яиц в первый же день появления всходов – на растениях высотой не более 10–15 мм с 1–2 листочками (2007 г.) (Фасулати, Иванова, 2018б). Вероятно, в зимующем запасе особей северных популяций фитофага по сравнению с более

южными формами вредителя повышена доля самок, оплодотворенных с осени и не нуждающихся в дополнительном последиапаузном питании.

Таблица 1. Суммы эффективных температур преимагинального развития (без фазы яйца) северного и южного экотипов колорадского жука при различной температуре среды в лабораторных условиях (ВИЗР, 2003 г.)

Средняя температура за период развития, °С	Экотип колорадского жука	Повторность опыта	Минимальные СЭТ развития преимагинальных фаз в градусо-днях ($\bar{X} \pm s_x$) и уровень значимости различий (p):		
			развитие личинок	развитие предкуколок и куколок	все развитие без фазы яйца
+16 ... 17	Северный (IX) *	12	107.0 ± 3.5	103.5 ± 2.5	210.5 ± 6.0
	Южный (V) **	14	145.5 ± 8.0	117.0 ± 11.0	262.5 ± 19.5
	p		0.01	—	0.01
+24 ... 25	Северный (IX)	7	179.4 ± 9.1	149.5 ± 5.2	328.9 ± 7.8
	Южный (V)	18	219.7 ± 7.8	153.4 ± 3.9	373.1 ± 10.4
	p		0.01	—	0.01
+27 ... 28	Северный (IX)	3	193.6 ± 19.2	235.2 ± 25.6	428.8 ± 18.7
	Южный (V)	5	232.0 ± 14.4	240.0 ± 27.2	472.0 ± 27.2
	p		0.05	—	0.05

Примечание. * – популяция из Ленинградской области (Гатчинский район, с. Меньково), 2-я генерация 2003 г. – природные кладки яиц от жуков 1-й летней генерации;

** – популяция из Республики Дагестан, 2-я и 3-я генерации 2003 г. – сбор природных имаго 1-й и 2-й генераций в конце июля и получение от них кладок яиц в лаборатории ВИЗРа.

Сказанное свидетельствует, что при продвижении колорадского жука на север и северо-запад европейской части России, где постоянное обитание насекомого ранее представлялось невозможным ввиду недостатка летнего тепла по средним климатическим нормам местности (Злотников, 1967; Будин, Власова, 1977; Ушатиная, 1981), имеет место селективный отбор его наименее термофильных генотипов. В результате формируются экотипы с пониженными температурными нормами развития и другими адаптивными свойствами, обеспечивающие максимально полное и эффективное использование акклиматизировавшимися популяциями адвентивного вида ограниченных тепловых ресурсов региона. Очевидно, что теплообеспеченность Ленинградской области и Северо-Запада России в целом ныне уже не является лимитирующим фактором обитания и развития сформировавшихся местных популяций колорадского жука. Также очевидно, что принципиальная возможность его акклиматизации в регионе обусловлена изначальным полиморфизмом любой популяции вида по названным параметрам.

Внутривидовые пищевые адаптации *Leptinotarsa decemlineata* Say

Из стрессовых факторов агропроизводства достаточно подробно изучали влияние инсектицидов на генетическую и фенетическую структуру популяций вредителей, в том числе и колорадского жука (Кохманюк, 1981, 1982; Сухорученко и др., 2004, 2018; Васильев, 2005; Вилкова и др., 2005; Павлюшин и др., 2008, 2013; Удалов, Беньковская, 2010; Giordanengo et al., 2013). В частности, были выявлены значительные изменения фенооблика любой местной популяции колорадского жука под воздействием пиретроидных препаратов в сторону преобладания частоты встречаемости особей морфы № 3 и в целом фена А+В. На этой основе в ВИЗРе разработаны методические рекомендации по мониторингу развития резистентности популяций колорадского жука к инсектицидам с применением названного фенетического маркера преимущественно резистентных генотипов вредителя (Сухорученко и др., 2004, 2018), однако предметом наших специальных исследований данные вопросы не являлись. В то же время изучению роли кормовых растений во внутривидовой дивергенции колорадского жука уделялось значительно меньшее внимание.

На многочисленных примерах нами было показано, что группам особей колорадского жука, различающимся по тем или иным внешним признакам, почти всегда свойственны различные реакции на виды и сорта кормовых растений. Например, имаго разных морф узора переднеспинки проявляли статистически значимые различия по таким показателям, как плодовитость перезимовавших самок при кормлении листьями одного и того же сорта картофеля, предпочтение листьев тех или иных сортов при их выборе молодыми жуками летних поколений и др. (Фасулати, 1985, 1987, 1988). Однако заслуживает внимания и такой ранее не описывавшийся нами и почти не упоминаемый в литературе изменчивый признак вида *L. decemlineata*, как оттенки пигментации яиц (рис. 2): остановимся на нем подробнее.

Данный вопрос вызвал интерес в связи с тем, что еще в 1980-е гг. при наблюдениях за откладкой яиц самками разных морф в лабораторных опытах по изучению их плодовитости на разных сортах картофеля нами было замечено, что любая самка за весь период наблюдений (10–20 дней) откладывала яйца одного и того же цветового оттенка и, более того, формировала кладки яиц однотипной конфигурации. Проведенный в те же годы специальный опыт с индивидуальным содержанием 17 самок в стеклянных сосудах в течение 3 недель и поочередным кормлением листьями 3 сортов картофеля показал тот же результат: первоначальный цвет откладываемых яиц ни у одной самки после смены корма не изменялся. Возникло предположение, что изменчивость пигментации яиц у колорадского жука более вероятно представляет собой не физиологические или возрастные модификации (Ушатинская, 1981), а внутривидовой полиморфизм генетической природы. Об этом свидетельствуют следующие факты, полученные на примере изучения северного (IX) экотипа вида в Ленинградской области после 2000 г.

Во-первых, доленое соотношение кладок яиц различной пигментации в любом очаге обитания колорадского жука подвержено сезонной динамике. Это наглядно иллюстрируют примеры 2006–2008 гг. (рис. 4). В начальный период размножения перезимовавших имаго на посадках картофеля наблюдается выраженное преобладание кладок оранжево-красных тонов; позднее соотношение долей кладок разных оттенков выравнивается. В конце периода размножения перезимовавших жуков преобладают кладки светлых тонов – желтого и оранжево-желтого, в отдельных случаях (пример – август 2008 г.) – до полного отсутствия оранжевых и оранжево-красных кладок. В период размножения имаго летнего поколения наблюдается та же закономерность (рис. 4). Наблюдения за отдельными кладками яиц в полевых опытах до момента выхода личинок не выявляли каких-либо заметных изменений тональности их цвета в период эмбрионального развития.

Во-вторых, выявлялись различия реакций личинок жука из яиц разного цвета на питание листьями одного и того же образца кормового растения по показателям выживаемости преимагинальных фаз и продолжительности их развития. В лабораторных опытах, проводимых при содержании личинок и куколок на фоне температуры +24...+27 °С, такие различия особенно ярко проявляются при их кормлении листьями различных сортов баклажана и томата – культур, к которым жуки северного экотипа в целом слабо адаптированы (табл. 2, 3). В приведенных примерах заметна более высокая выживаемость личинок из оранжево-красных и оранжевых кладок, чем из желтых в целом на культуре как баклажана, так и томата; различия значимы при $p < 0.05$.

В естественных условиях развития, т.е. в полевых экспериментах с применением искусственного заселения образцов растений личинками 1-го возраста, различия трофических реакций групп личинок из кладок яиц различной пигментации на один и тот же генотип растения заметны и при развитии на основной культуре – картофеле. Однако на нем, в отличие от овощных пасленовых растений, в целом наблюдалась более высокая выживаемость личинок из оранжево-желтых яиц и наиболее низкая – из оранжево-красных (табл. 4).

Приведенные примеры (а также примеры, имеющиеся в ранее опубликованных работах) иллюстрируют селективный отбор тех или иных внутривидовых генотипических форм колорадского жука с различными пищевыми адаптациями, которые могут быть преимущественно маркированы не только типами или фенами узора переднеспинки имаго, но и оттенками окраски яиц. Данный процесс на популяционном уровне приводит к формированию различий фенетической структуры экологических группировок особей на посадках разных кормовых растений и их сортов с различными механизмами устойчивости к фитофагу. Такие различия имеют место во всех климатических

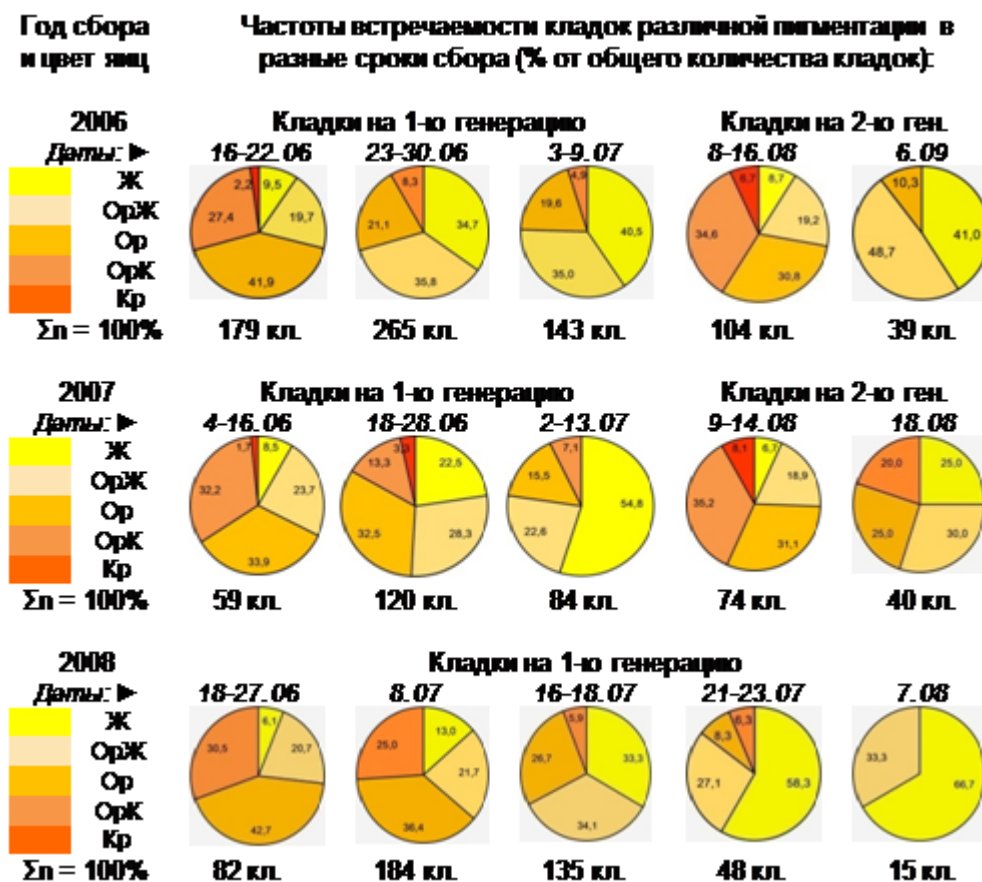


Рис. 4. Сезонная динамика изменений долевого соотношения кладок яиц различной пигментации в периоды размножения имаго перезимовавшей и летней генераций колорадского жука в Ленинградской области.

зонах обитания вредителя и более отчетливы в его летних поколениях, чем в перезимовавших. В отдельных случаях они достигают уровня смены доминирующих морф, что соответствует уровню различий экотипов и даже подвидов (Яблоков, 1987). При этом наиболее типичным признаком является возрастание частоты встречаемости (доли в %) особей морфы № 1 на посадках форм пасленовых культур, насыщенных вторичными физиологически активными веществами типа гликоалкалоидов. В 1980–1990-е гг. это многократно наблюдалось нами на посадках устойчивых к фитофагу сортов растений: на картофеле сорта Зарево в Киевской области (экотип II); на коллекционных массивах межвидовых гибридов картофеля в Московской области (экотип I); на посадках томата в Самарской области (экотип IV) и др. (Фасулати, 1987, 1988, 2010). Та же закономерность отмечена и у северного экотипа (IX) в Ленинградской области на сортах Петербургский и Дориза с аналогичными свойствами, а также у южного (V) экотипа вредителя в Ростовской области на сорте Леди Клэр (табл. 5). Это также указывает как на селективную элиминацию тех или иных генотипов фитофага при питании неблагоприятным кормом, так и на роль кормового растения как одного из ведущих факторов внутривидовой дивергенции консумента.

С другой стороны, в результате тех же дивергентных процессов формируются и различия в пищевой специализации (на уровне видов кормовых растений) экотипов вида в целом. Такие различия пищевых адаптаций географических форм *L. decemlineata* закономерны с учетом направлений миграций вредителя в Европе в процессе его территориальной экспансии. Известно, что в Ленинградскую область жук проник в результате поэтапного расселения из первичного постоянного очага во Франции путем, расположенным севернее Альп и Карпат – через территории Германии, Польши, стран Балтии и далее Псковской и Новгородской областей России (Павлюшин и др., 2008). Здесь он почти не сталкивался с теплолюбивыми культурами томата и баклажана, которые возделываются в

Таблица 2. Выживаемость личинок северного экотипа колорадского жука (Ленинградская область) при питании листьями различных сортов баклажана (лабораторный опыт, 2013 г.)

Сорт баклажана	Цвет яиц	Выборка L1, экз.	Выжило личинок, %	Окрылилось жуков, % к L1
Банан	Желтые	26	0	0
	Оранжево-красные	27	40.7	3.7
Марафонец	Желтые	24	37.5	4.2
	Оранжево-красные	27	62.9	14.8
Алмаз	Желтые	35	5.7	5.7
	Оранжево-красные	15	0	0
Икорный	Желтые	24	0	0
	Оранжево-красные	26	30.8	11.5
Галич	Желтые	23	4.3	4.3
	Оранжево-красные	27	25.9	3.7
Универсал	Желтые	35	2.8	0
	Оранжево-красные	15	20.0	9.5
Суммарно на баклажанах	Желтые	167	8.4 ± 5.38	2.4 ± 0.98
	Оранжево-красные	137	30.1 ± 7.84	7.2 ± 2.09
НСР (p < 0.05)			20.65	4.79

Таблица 3. Показатели преимагинального развития особей северного экотипа колорадского жука при питании листьями различных сортов томата в лабораторных условиях (ВИЗР, 2018 г., средняя температура +25 °С)

Сорт томата	Выборка личинок 1-го (L1) возраста и цвет яиц	Минимальная продолжительность развития, дни:		Процент выживших особей к исходному количеству L1:	
		личинки	личинки + куколки	личинки 4-го возраста	окрылилось имаго
Чиби́с	19 Ор	26.0	Гибель 100 %	5.3	0
	18 Ж	Гибель 100 %	Гибель 100 %	0	0
Земляк	32 Ор	15.0	27.5	30.5	27.8
	7 Ж	24.5	Гибель 100 %	14.3	0
Хурма	20 Ор	Гибель 100 %	Гибель 100 %	0	0
	14 Ж	16.9	26.1	25.0	14.2
Эффект	23 Ор	20.0	29.0	25.0	12.5
	15 Ж	18.0	29.3	12.5	12.5
Ракета	34 Ор	17.2	31.3	36.7	21.8
	10 Ж	21.5	35.0	40.0	10.0
Сибирский скороспелый	23 Ор	22.0	31.0	15.9	12.5
	17 Ж	18.8	26.8	24.3	12.5
Суммарно на томатах:	Ор 151	20.0 ± 1.70	29.7 ± 0.77	18.9 ± 5.37	12.4 ± 4.19
	Ж 81	19.9 ± 1.22	29.3 ± 1.75	19.4 ± 5.08	8.2 ± 2.42
НСР (p < 0.05)		4.56	3.94	16.32	10.32

Таблица 4. Выживаемость личинок колорадского жука на разных сортах картофеля из кладок яиц различного цвета (полевой опыт на Тосненском филиале ВИЗР, 2015 г.)

Сорт карто- феля	Цвет кладок яиц, из которых выведе- ны личинки	Количество подсаженных личинок 1-го возраста, экз.	Выжило личинок 4-го возраста, %	Окрылилось жуков 1-й генера- ции, %
Елизавета	Желтый	120	45.8	21.7
	Оранжево-желтый	130	52.3	20.0
	Оранжевый	154	58.4	19.5
	Оранжево-красный	50	48.0	12.0
	Суммарно по сорту:	457	51.9 ± 2.40	19.3 ± 1.86
Чародей	Желтый	120	35.8	20.0
	Оранжево-желтый	144	74.3	38.2
	Оранжевый	158	69.6	32.9
	Оранжево-красный	50	66.0	18.0
	Суммарно по сорту:	472	62.1 ± 7.54	29.7 ± 4.26
Лига	Желтый	115	27.0	9.6
	Оранжево-желтый	128	48.4	16.4
	Оранжевый	143	51.0	18.9
	Оранжево-красный	48	27.1	4.2
	Суммарно по сорту:	434	41.2 ± 5.68	14.1 ± 2.89
Наяда	Желтый	92	75.5	26.7
	Оранжево-желтый	105	46.7	31.4
	Оранжевый	130	66.1	14.6
	Оранжево-красный	48	50.0	31.2
	Суммарно по сорту:	375	60.5 ± 5.88	24.3 ± 3.41
Сударыня	Желтый	90	55.5	22.2
	Оранжево-желтый	90	60.0	15.5
	Оранжевый	127	46.5	24.4
	Оранжево-красный	47	48.9	8.5
	Суммарно по сорту:	354	52.5 ± 2.67	19.5 ± 3.11
Аврора	Желтый	97	46.4	22.7
	Оранжево-желтый	118	66.1	44.1
	Оранжевый	130	61.5	14.6
	Оранжево-красный	48	25.0	4.2
	Суммарно по сорту:	393	57.3 ± 8.02	24.2 ± 7.33
Суммарно по цвету кладок яиц:	Желтый	634	46.1 ± 6.25	19.1 ± 2.15
	Оранжево-желтый	715	58.5 ± 4.04	27.3 ± 4.50
	Оранжевый	842	59.1 ± 3.29	20.9 ± 2.59
	Оранжево-красный	291	44.3 ± 5.79	13.1 ± 3.84
Суммарно по всему полевому опыту:		2482	54.3 ± 4.84	22.7 ± 3.27
НСР (p < 0.05)			15.12	10.22

Таблица 5. Различия фенетической структуры экологических группировок колорадского жука на посадках разных сортов картофеля в летних поколениях имаго на примерах Ленинградской (северный экотип – IX) и Ростовской (южный экотип – V) областей

Сорта карто- феля	Выборка жуков, n = 100 %	Частоты встречаемости морф №№ 1–9 переднеспинки имаго (доли в % к общему числу особей):							
		№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№№ 7+8	№ 9
1999 г., г. Пушкин, коллекционное поле ФГБНУ ФИЦ ВИР им. Н.И. Вавилова, имаго 1-й генерации (28 июля)									
Невский	91	18.7 a	11.0 a	23.1 a	4.4 a	6.6 a	35.1 a	0	1.1
Петербургский *	74	27.0 b	12.2 a	23.0 a	13.5 b	6.8 a	13.5 b	2.7	1.3
Лиза	117	14.5 a	3.4 b	27.3 a	15.4 b	13.7 b	17.9 b	5.2	2.6
Дориза *	115	27.0 b	14.8 a	34.7 b	4.4 a	4.4 a	13.0 b	0	1.7
2004 г., Ленинградская обл., с. Меньково Гатчинского района, имаго 1-й генерации (22 августа)									
Невский	115	26.9 a	16.5	13.0	17.4	14.8 a	9.6 a	1.8	0
Петербургский *	120	40.0 b	15.0	12.5	15.9	7.5 b	8.3 a	0.8	0
Снегирь	114	32.5 a	12.3	10.5	14.9	9.5 b	14.9 b	0.9	3.5
Луговской	231	26.4 a	13.4	15.2	16.4	10.8 b	13.0 b	3.1	1.7
2012 г., Ленинградская обл., с. Рождествено Гатчинского района, имаго 1-й генерации (12 августа)									
Невский	140	22.1 a	20.0 a	26.4 a	5.0 a	10.7 a	13.6 a	0	2.2
Аврора	160	30.0 b	21.9 a	25.0 a	5.6 a	4.4 b	10.0 a	1.2	1.9
Рябинушка *	141	34.0 b	27.0 b	31.3 b	2.1 a	2.1 b	2.1 b	0.7	0.7
Сударыня *	177	50.9 b	19.8 a	20.9 a	4.5 a	1.1 b	2.2 b	0.6	0
Дельфине *	154	29.3 b	16.2 a	22.7 a	11.7 b	2.6 b	13.0 a	3.2	1.3
2018 г., Ростовская обл., имаго 2-й генерации									
Леди Клэр *	355	20.6 a	16.6	37.1 a	4.5	4.8	13.0 a	0.9	2.5
Удача	249	11.2 b	18.1	35.8 a	4.0	4.8	21.7 b	1.2	3.2
Ривьера	155	14.2 b	22.6	40.7 a	3.2	3.2	14.8 a	0	1.3
Коломбо	197	18.8 a	18.3	50.0 b	4.6	4.6	12.7 a	0.5	1.5

Примечание. * – сорта, устойчивые к колорадскому жуку; а, б – значимые различия между сортами в одном пункте ($p < 0,05$).

открытом грунте на значительных площадях только в гораздо более южных регионах Европы. Кроме того, в южных районах культуры томата и баклажана, обладающие более длительным вегетационным периодом по сравнению с картофелем, а также неубранные клубни картофеля могли весьма часто являться преобладающим кормом для особей 2-й и 3-й генераций в климатических условиях, обеспечивающих полицикличность вида. Это, безусловно, способствовало формированию у южных экотипов фитофага более широких норм пищевой специализации, чем у северных. Пример популяций вида из Ленинградской области показывает, что для развития личинок его северных форм оптимальным кормом является только картофель, а неблагоприятными культурами – томат и баклажан (табл. 6).

Таким образом, южные популяции и экотипы колорадского жука более многоядны по сравнению с северными, хотя и на юге вид остается олигофагом пасленовых растений. Соответственно, сведения о различной способности экотипов колорадского жука развиваться на разных видах корма (в частности, на культурах баклажана и томата) равно как и данные молекулярно-генетических

Таблица 6. Средние показатели преимагинальной выживаемости особей северного экотипа колорадского жука при развитии на различных пасленовых культурах (полевые опыты с искусственным заселением растений вредителем; Ленинградская область, 2015 г.)

Кормовое растение и пункт проведения опытов	Тип почвы	Повторность* и количество личинок 1-го возраста, экз.	Выжило особей (в %) к числу подсаженных личинок	
			личинок 4-го возраста	имаго
Картофель – ВИЗР	Супесчаная	16 / 1836	56.9 ± 3.60 а	43.0 ± 3.75 а
Картофель – ТОСЗР	Суглинистая	24 / 2482	54.3 ± 2.83 а	22.7 ± 2.01 б
Баклажан – ВИЗР	Супесчаная	11 / 1432	32.2 ± 3.28 б	18.3 ± 2.41 б
Томат – ВИЗР	Супесчаная	10 / 1047	7.3 ± 2.57 с	3.6 ± 1.42 с

Примечание. Повторность (*) – количество вариантов полевого опыта с различными сортами культуры и цветковыми формами кладок яиц жука; а, б, с – различия между вариантами, значимые при $p < 0.01$.

исследований (Hare, Kennedy, 1986; Grapputo et al., 2005; Boman et al., 2008; Hitchner et al., 2008; Giordanengo et al., 2013) позволяют реконструировать пути расселения и формирования ареала данного вида.

Помимо селективного отбора тех или иных генотипов и соответствующих изменений генетической и фенетической структуры популяций колорадского жука в новых условиях обитания, приспособление фитофага к стрессовым факторам параллельно реализуется и посредством модификационной адаптивности, благодаря широким пределам индивидуальных норм реакций генотипов на условия среды. В частности, хорошо известно об адаптивном значении многообразия форм диапаузы у имаго *L. decemlineata* и возможности их трансформации из одной в другую (Ушатинская, 1981; Горышин, 1986; Горышин и др., 1987; Yocum et al., 2011), хотя, по нашему мнению, нельзя исключить и генетическую детерминацию отдельных типов его диапаузы. Вероятно, явлениями такого рода представляются и неординарные проявления пищевого поведения тех или иных особей фитофага на неблагоприятном корме. Так, в Ленинградской области мы многократно наблюдали массовую локализацию и питание молодых имаго летней генерации на цветках, ягодах и открыто лежащих клубнях устойчивых к вредителю сортов картофеля Петербургский и Ладожский еще при наличии значительного количества зеленой ботвы; питание значительной части личинок на цветках тех же и других устойчивых сортов, а в опытах на полях ВИЗРа – избирательное выедание личинками цветоножек растений баклажана и питание имаго на плодах баклажана и томата. Вполне вероятно, что в таких случаях многие особи насекомого избирали для питания органы растений, которые менее насыщены вторичными физиологически активными веществами, чем листовой аппарат.

Заключение

Приведенные результаты многолетних фенетических и популяционно-экологических исследований колорадского жука в его динамичном ареале на территории стран бывшего СССР позволяют дополнить представления об адаптивном потенциале и путях его реализации у данного адвентивного вида при освоении им различных зон инвазий и кормовых растений. Акклиматизация вида в Ленинградской области дает пример формирования экотипа с пониженными температурными нормами развития в зоне с ограниченными тепловыми ресурсами и в то же время с оптимальной пищевой адаптацией только к культуре картофеля по сравнению с более многоядными южными экотипами фитофага. Показано, что особи северного экотипа вредителя характеризуются более продолжительным преимагинальным развитием и пониженной выживаемостью на растениях не только томата, но и баклажана (по сравнению с картофелем).

Удалось получить новые сведения о взаимосвязи адаптационного и рисуночно-цветового полиморфизма фитофага. Вероятными маркерами внутривидовых форм вида с различиями

экологических адаптаций, помимо морф и фенов узора переднеспинки имаго, являются также 5 оттенков пигментации яиц. С учетом этого полиморфизм колорадского жука по признакам внешней морфологии особей следует именовать не рисуночным, а рисуночно-цветовым.

Основным механизмом адаптациогенеза популяций вида к стрессовым условиям являются микроэволюционные формообразовательные процессы с селективным отбором его наиболее приспособленных внутривидовых генотипических форм. Индукторами микроэволюционных процессов у колорадского жука в равной мере являются как стрессовые климатические, так и антропогенные факторы, включая устойчивые к фитофагу виды и сорта картофеля, баклажана и томата. Сведения о способности экотипов колорадского жука развиваться на культурах баклажана и томата позволяют реконструировать пути расселения и формирования ареала данного вида.

В целом история внутривидовой дивергенции *L. decemlineata* на протяжении его более чем 160-летней территориальной экспансии дает наглядный пример реализации адаптивного потенциала полиморфного адвентивного вида насекомого в условиях рукотворных экосистем (агробиотопов), т.е. пример антропогенной микроэволюции. Специфика структуры и экологических адаптаций популяций колорадского жука, натурализовавшихся в различных агроклиматических зонах инвазий фитофага, свидетельствует о важности дифференцированного, зонального подхода к разработке и совершенствованию приемов и систем интегрированной защиты пасленовых культур от данного вредителя, включая оценку устойчивости к нему новых сортов растений.

Литература

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. (ред.). 2004. *Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах*. М.: Товарищество научных изданий КМК. 436 с.
- Амирханов Д.В. 1995. *Биолого-токсикологическое обоснование совершенствования химической защиты картофеля от колорадского жука на Южном Урале*. Автореферат диссертации ... доктора биологических наук. СПб. 48 с.
- Будин К.З., Власова В.А. 1977. Зоны возможной акклиматизации колорадского жука. *Картофель и овощи*, 9: 35–36.
- Вавилов Н.И. 1987. *Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости*. Л.: Наука. 340 с.
- Васильев А.Г. 2005. *Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии*. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Вилкова Н.А., Асякин Б.П., Нефёдова Л.И., Верещагина А.Б., Иванова О.В., Раздобурдин В.А., Фасулати С.Р., Юсупов Т.М. 2003. *Методы оценки сельскохозяйственных культур на групповую устойчивость к вредителям*. СПб: ВИЗР. 112 с.
- Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р. 2005. Стратегия защиты сельскохозяйственных растений от адвентивных видов насекомых-фитофагов на примере колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). *Вестник защиты растений*, 3: 3–15.
- Вилкова Н.А., Фасулати С.Р. 2001. Изменчивость и адаптивная микроэволюция насекомых-фитофагов в агробиотопозах в связи с иммуногенетическими свойствами кормовых растений. *Труды Русского энтомологического общества*, 72: 107–129.
- Вилкова Н.А., Фасулати С.Р., Кандыбин Н.В., Коваль А.Г. 2001. Биоэкологические факторы экспансии колорадского жука. *Защита и карантин растений*, 1: 19–23.
- Глѣз В.М., Черкашин В.И. 2002. Колорадский жук. *Защита и карантин растений*, 5: 32–48.
- Горышин Н.И. 1986. Изменчивость экологических реакций и пути адаптации вида к зональности климата при внеаральном расселении (на примере колорадского жука). *Труды Всесоюзного энтомологического общества*, 68: 95–99.
- Горышин Н.И., Волкович Т.В., Саулич А.Х., Шахова Н.Н. 1987. Сравнительно-экологическое изучение популяций колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) из Европейской части СССР. *Энтомологическое обозрение*, 66(2): 225–235.
- Горышин Н.И., Саулич А.Х., Волкович Т.А. 1990. Опасен ли колорадский жук для Ленинградской области? *Защита растений*, 5: 28–30.
- Данилевский А.С. 1961. *Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых*. Л.: ЛГУ. 226 с.
- Доспехов Б.А. 1985. *Методика полевого опыта*. М.: Агропромиздат. 351 с.
- Животовский Л.А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. *Фенетика популяций*. М.: 38–44.
- Завадский К.М. 1961. *Учение о виде*. Л.: ЛГУ. 254 с.
- Завадский К.М., Колчинский Э.И. 1977. *Эволюция эволюции*. Л.: Наука. 236 с.

- Злотников М.Д. 1967. Возможный ареал распространения и сроки развития колорадского жука в европейской части СССР. *Труды ВИЗР*, 27: 68–74.
- Иванова О.В., Фасулати С.Р. 2016. Принципы и методы отбора устойчивых к колорадскому жуку форм картофеля и овощных пасленовых культур. *Защита и карантин растений*, 10: 12–16.
- Кожанчиков И.В. 1961. *Методы исследований экологии насекомых*. М.: Высшая школа. 283 с.
- Кохманюк Ф.С. 1981. Колорадский жук как модель микроэволюции. *Природа*, 12: 86–87.
- Кохманюк Ф.С. 1982. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в пределах ареала. *Фенетика популяций*. М.: 233–243.
- Мацешина Н.В. 2012. *Особенности биологии и экологии колорадского жука Leptinotarsa decemlineata (Say, 1824) (Coleoptera, Chrysomelidae) в Приморском крае*. Автореферат диссертации ... кандидата биологических наук. Владивосток. 19 с.
- Овчинникова Н.А., Маркелов Г.В. 1982. Внутривидовая изменчивость колорадского жука в Липецкой области. *Научные доклады высшей школы. Биологические науки*, 7: 63–67.
- Павлюшин В.А., Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Нефёдова Л.И., Фасулати С.Р. 2013. *Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем*. СПб: Родные просторы. 184 с.
- Павлюшин В.А., Сухорученко Г.И., Вилкова Н.А., Фасулати С.Р. 2009. Колорадский жук: распространение, экологическая пластичность, вредоносность, методы контроля. *Защита и карантин растений*, 3 (Приложение): 69–100 (1–32).
- Павлюшин В.А., Фасулати С.Р., Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Нефёдова Л.И. 2008. *Антропогенная трансформация агроэкосистем и ее фитосанитарные последствия*. СПб: РАСХН, ВИЗР. 120 с.
- Сухорученко Г.И., Васильева Т.И., Иванов С.Г. 2004. Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say. Мониторинг резистентности к пестицидам в популяциях вредных членистоногих. *Методические указания*. СПб: 76–77.
- Сухорученко Г.И., Васильева Т.И., Иванова Г.П., Волгарёв С.А. 2018. Положение с резистентностью колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say к инсектицидам в Северо-Западном регионе РФ. *Вестник защиты растений*, 3(97): 49–55.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. *Краткий очерк теории эволюции*. М.: Наука. 407 с.
- Тишлер В. 1971. *Сельскохозяйственная экология*. М.: Колос. 456 с.
- Удалов М.Б., Беньковская Г.В. 2010. Изменения уровня полиморфизма в популяциях колорадского жука на Южном Урале. *Экологическая генетика*, 8(3): 61–66.
- Ушатинская Р.С. (ред.). 1981. *Колорадский картофельный жук*. М.: Наука. 377 с.
- Фасулати С.Р. 1985. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в европейской части СССР. *Экология*, 6: 50–56.
- Фасулати С.Р. 1987. Анализ структуры популяций колорадского жука и его значение для разработки зональных систем защиты картофеля. *Бюллетень ВИЗР*, 63: 38–43.
- Фасулати С.Р. 1988. Микроэволюционные аспекты воздействия сортов картофеля на структуру популяций колорадского жука. *Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве. Труды ВИЗР*: 71–84.
- Фасулати С.Р. 2010. Формирование внутривидовой структуры у насекомых в условиях агроэкосистем на примерах колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 (Coleoptera, Chrysomelidae) и вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Puton, 1881 (Heteroptera, Scutelleridae). *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 29: 13–27.
- Фасулати С.Р., Иванова О.В. 2018а. Изменчивость биологических показателей развития колорадского жука при оценке устойчивости пасленовых культур к вредителю в различных экологических условиях. *Вестник защиты растений*, 3: 43–48.
- Фасулати С.Р., Иванова О.В. 2018b. Роль абиотических факторов в ограничении распространения колорадского жука на Северо-Западе России. *Вестник защиты растений*, 4: 27–30.
- Шапино И.Д. (ред.). 1980. *Методические рекомендации по оценке устойчивости картофеля и кукурузы к главнейшим вредителям*. Л.: ВИЗР. 138 с.
- Шапино И.Д. 1985. *Иммунитет полевых культур к насекомым и клещам*. Л.: ЗИН АН СССР. 321 с.
- Шварц С.С. 1980. *Экологические закономерности эволюции*. М.: Наука. 278 с.
- Шмальгаузен И.И. 1968. *Факторы эволюции*. М.: Наука. 408 с.
- Яблоков А.В. 1980. *Фенетика: эволюция, популяция, признак*. М.: Наука. 135 с.
- Яблоков А.В. 1987. *Популяционная биология*. М.: Высшая школа. 303 с.
- Яхонтов В.В. 1969. *Экология насекомых*. М.: Высшая школа. 488 с.

- Boiteau G., Alyokhin A.V., Ferro D.N.** 2003. The Colorado potato beetle in movement. *Canadian Entomologist*, **135**: 1–22.
- Boman S., Grapputo A., Lindstrom L., Lyytinen A., Mappes J.** 2008. Quantitative genetic approach for assessing invasiveness: geographic and genetic variation in life-history traits. *Biological Invasions*, **10**: 1135–1045.
- Fasulati S.R., Ivanova O.V., Rubtsova L.E.** 2021. Intraspecific divergence of the Colorado beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) on the territory of the USSR and Russia. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, **937**: 022009. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/937/2/022009>
- Giordanengo Ph., Vincent Ch., Alyokhin A.V.** (Eds). 2013. *Insect pests of potato: global perspectives on biology and management*. Amsterdam –...– Tokyo: Elsevier. 598 pp.
- Grapputo A., Boman S., Lindström L., Lyytinen A., Mappes J.** 2005. The voyage of an invasive species across continents: genetic diversity of North American and European Colorado potato beetle populations. *Molecular Ecology*, **14**: 4207–4219.
- Hare J.D.** 1990. Ecology and management of the Colorado potato beetle. *Annual Review of Entomology*, **35**: 81–100.
- Hare J.D., Kennedy G.G.** 1986. Genetic variation in plant-insect associations: survival of *Leptinotarsa decemlineata* populations on *Solanum carolinense*. *Evolution*, **40**: 1031–1043.
- Hitchner E.M., Kuhar T.P., Dickens J.S., Youngman R.R., Schultz B.B., Pfeiffer D.G.** 2008. Host plant choice experiments of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in Virginia. *Journal of Economic Entomology*, **101**: 859–865.
- Hsiao T.H.** 1981. Ecophysiological adaptations among geographic populations of the Colorado potato beetle in North America. *Advances in Potato Pest Management*. New York: Dowden, Hutchinson & Rost: 69–85.
- Hsiao T.H.** 1985. Ecophysiological and genetic aspects of geographic variations of the Colorado potato beetle. *Proceedings of the Symposium on the Colorado potato beetle. XVIIth International Congress of Entomology. Research Bulletin, Massachusetts Agricultural Experiment Station*, **704**: 63–77.
- Liebholt A.M., Tobin P.S.** 2008. Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology*, **53**: 387–408.
- Weber D.** 2003. Colorado beetle: pest on the move. *Pesticide Outlook*, **14**: 256–259.
- Yocum G.D., Rinehart J.P., Larson M.L.** 2011. Monitoring diapauses development in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, under field conditions using molecular biomarkers. *Journal of Insect Physiology*, **57**: 645–652.