

УДК 632.9+595.768.12:635.1

© 2000 р. Т. С. КОРОЛЬ, Т. Г. НОВОСЕЛЬСЬКА, Н. Г. РУДЕНКО

ЧУТЛИВІСТЬ ФЕНОФОРМ ІМАГО КОЛОРАДСЬКОГО ЖУКА *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE) ДО ХАРЧОВИХ ЯКОСТЕЙ ПРИ ЖИВЛЕННІ ЛИСТЯМ КАРТОПЛІ

Популяція як цілісна жива система має здатність зберігатися без змін і протистояти раптовим змінам середовища. Ця здатність до рівноваги та генетичної стабільності була названа генетичним гомеостазом (Legner, 1954). Але генетична структура популяції може змінюватися під впливом різких коливань середовища або при антропоційному впливі. В процесі коєволюції, при змінах екологічних умов і виникненні стресових ситуацій відбувається пристосування до цих змін як продуцентів (рослин-живителів), так і консументів (комах, кліщів, нематод, грибів, бактерій, вірусів) за рахунок структурованості популяції. Будь-яка популяція складається із певних груп (фенотипів, рас) різного фізіологічного стану (Вавилов, 1920; Пайнтер, 1953; Майєр, 1974; Рассел, 1982; Солбриг, Солбриг, 1982; Гриценко, Креславский, 1983). Завдяки такій гетерогенності види та їх популяції долають будь-які стресові ситуації до яких належать і сучасні методи захисту рослин (хімічні пестициди різних класів сполук, хемостериланти, іонізуюче випромінювання, грибні, бактеріальні та гормональні препарати, стійкі рослини різної природи) (Busvine, 1956; Вилкова, Шапиро, 1972; Smith, 1962; Saxena, 1969; Зильберминц, Смирнова, 1979; Рассел, 1982; Hare, 1990; Development ..., 1995; Zhu, Clark, 1995).

Поява резистентних особин в популяції веде до зміни її генетичної структури, а виявити такі зміни можливо за зміною фенетичних ознак (Яблоков, 1980). Формуючись на основі генотипу, який складався історично, фенотип завжди є відповіддю на дію екологічних факторів, які формують його в процесі онтогенезу індивідуума, одночасно являючись факторами добору найбільш сприятливих ознак. Облік фенетичних особливостей дає змогу встановлювати межі внутрішньовидових угруповань та виникнення нових популяційних вогнищ, вивчати деякі особливості мікроеволюційних процесів, їх темпи та спрямованість. Фени можуть бути морфологічними, фізіологічними, біохімічними, цитологічними та етологічними (Яблоков, Ларина, 1988). Зміни в фенетичній структурі популяції комах обумовлюються багатьма факторами. Одним з таких є вплив інсектицидів (Кохманюк, 1983; Климец, 1988), а також зміна трофічного середовища (Фасулати, 1988).

Одним з методів фенотипічного маркування жука є фенотипи малюнка передньоспинки імаго. Виділені за фенотипами групи особин в популяції вважаються результатом його адаптивних мікроеволюційних перетворень, які здійснилися за період акліматизації колорадського жука (Tower, 1906, 1918; Яковлев, 1957; Кохманюк, 1981, 1982; Фасулати, 1985, 1987а, 1987б). Спеціально проведені дослідження (Кохманюк, 1981) показали, що жуки з різними фенами виходять з ґрунту в різний час, вони мають різний строк розвитку. Причини такої різниці пояснюються тим, що фени малюнка відповідають важливим фізіологічним ознакам: життєздатності в залежності від екологічних факторів, плодючості, особливостям поведінки і т. ін.

Ще одним доказом того, що фени можуть маркувати адаптивні властивості комах є зміна фенетичної структури після проведення хімічних захисних заходів. При цьому зміна структури залежить не тільки від дози інсектициду, а й від його типу (Кохманюк, 1983). Внутрішньопопуляційні форми колорадського жука також по різному реагують на сорти картоплі, мають різну плодючість при годуванні листям одного й того ж сорту, надають перевагу різним сортам (Фасулати, 1988; Фасулати, Вилкова, 2000).

Спираючись на структуру реалізованого фенотипу, тобто на кількісне співвідношення фенів, передбачається, що найбільш поширені частоти є умовною нормою, а інші розглядаються як відхилення від неї, тобто аномальні. Відомо, що аномалії можуть бути викликані комплексом різних причин: кліматичних, антропоційних, особливостей харчової спеціалізації (Гриценко, Креславский, 1983; Фасулати, 1988).

Нашими дослідження встановлено, що в Київській популяції імаго колорадського жука протягом останніх 7 років стабільно спостерігається високий вміст фенів № 3, № 6, і вони можуть розглядатися умовною нормою, а аналіз лабораторної популяції колорадського жука, що збереглася після примусового годування несприятливим кормом свідчить, що в ній, порівняно з природною, підвищується частота зустрічальності крайніх фенів № 9 до 11,43%, № 2 до 14,76% за рахунок зниження фенів № 4 до 1,43% та № 5 до 4,76% (Король, Педько, Саміленко 1998).

Дослідження московських вчених (Гриценко, Готов, Орлинский, 1998; Гриценко, Соломатин, 2000) свідчать, що в популяції колорадського жука переважає додатне асортативне схрещування щодо окремих ознак малюнка передньоспинки імаго, а також селективне схрещування за цією ж ознакою та масою тіла самиць, а нашими дослідженнями (Король, 2000) встановлено, що між різними фенотипами

існує відмінність в електрофоретичних спектрах білків гемолімфи. Це ще раз підтверджує, що за фенотипом стоїть генотип, а фенотипи передньоспинки імаго колорадського жука можуть використовуватись в якості маркерної ознаки при еколого-генетичному аналізі.

На початку досліджень проводили збір імаго колорадського жука на виробничих площах Інституту картоплярства УААН, (Київська обл., смт Немішаєве) та визначали його структуру за фенотипами (Фасулаті, 1988) (рис. 1).




Ознаки (фени)	Плям В зліті з смугами А: фен АВ	Малюнок несиметричний: фен (АВ)	Пляма В та смуги А розділені: фен В
Цятка Р яскраво виражена: фен Р			
Цятка Р слабо виражена: фен (Р)			
Цятка Р відсутня: фен (-)			

Рис. 1. Основні фенотипи малюнка центральної частини передньоспинки імаго колорадського жука (за Фасулаті, 1988).

Аналіз структури популяції жуків, зібраних з виробничих посадок картоплі, показав, що популяція характеризується певним комплексом фенотипів та їх частотою (рис. 2).

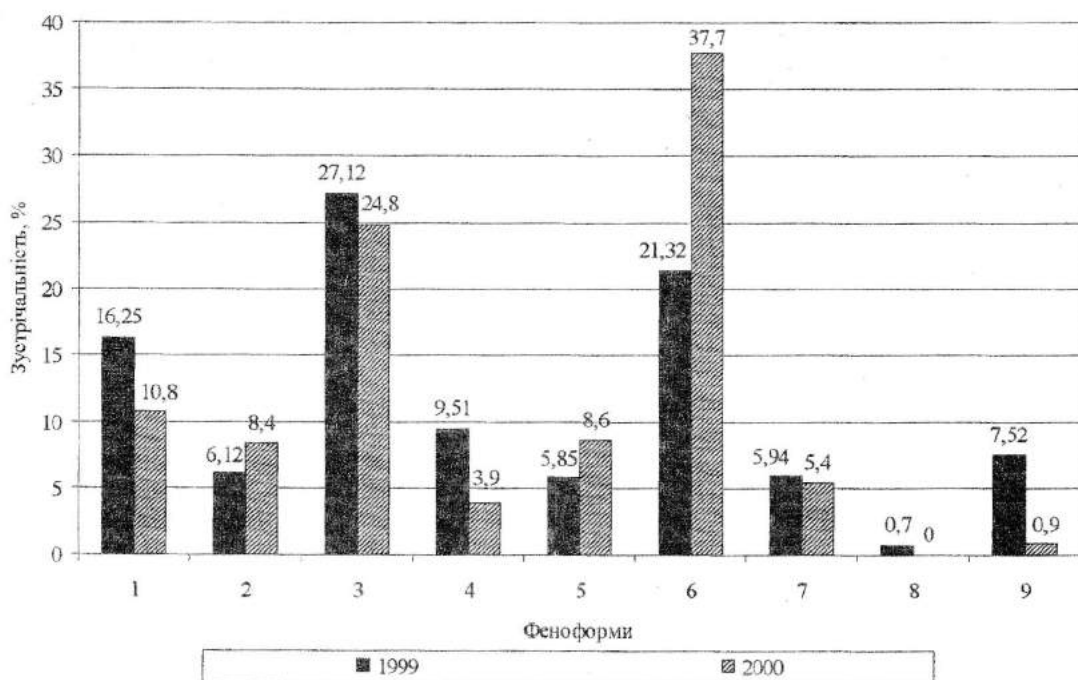


Рис. 2. Зустрічальність фенотипів імаго колорадського жука (смт Немішаєве (ІК), 2000 р.).

Отримані дані свідчать, що найбільш поширеними в 1999–2000 рр. були фенотипи 3 та 6, які становили відповідно 27,1; 24,8% та 21,3; 37,7%. Найменш чисельними були фенотипи 2, 4, 5, 7, 8 та 9. Вміст фенотипу 1 за кількісним показником займає проміжне положення.

Досліди проводились в лабораторних умовах. Вибірка жуків (1000 екз.) була поділена на групи за фенотипами і поміщена в гігостати (Фасулаті, 1987а), де їх годували зразками картоплі за схемою:

- 1 варіант – сорт Луговський (сприйнятливий, контроль),
- 2 варіант – сорт Рассет Бербанк (сприйнятливий),
- 3 варіант – сорт Зарево (відносно стійкий),
- 4 варіант – *Solanum chacoense* (стійкий дикий вид картоплі),
- 5 варіант – сорт Рассет Бербанк г. м. (стійкий).

Враховували інтенсивність живлення та виживання імаго на різних за стійкістю сортах картоплі.

Після 10 діб харчування різними за стійкістю зразками картоплі встановлено, що найбільш несприятливими для живлення імаго були зразки Рассет Берабанк г. м. та дикий вид *S. chacoense*.

Так, в 1999 р. загинув на стійкому дикому виді *S. chacoense* становила 97,8%, а на сорті Рассет Берабанк г. м. – 93,4%. На відносно стійкому сорті картоплі Зарево вона складала 62,4%, на сорті Рассет Берабанк (не модифікований) – 45,9%, на сорті Луговська спостерігався найменший процент загибелі – 35,2%. За даними 2000 р. найбільша смертність – на рівні 88,2% – спостерігалась на модифікованому сорті Рассет Берабанк г. м., а на стійкому дикому виді *S. chacoense* – 68,4%, в цей же час на відносно стійкому сорті Зарево загинуло 46% особин, на сорті Рассет Берабанк (не модифікований) – 42,9%. Найменший процент смертності (32,95%) також зареєстровано на сорті картоплі Луговська (рис. 3).

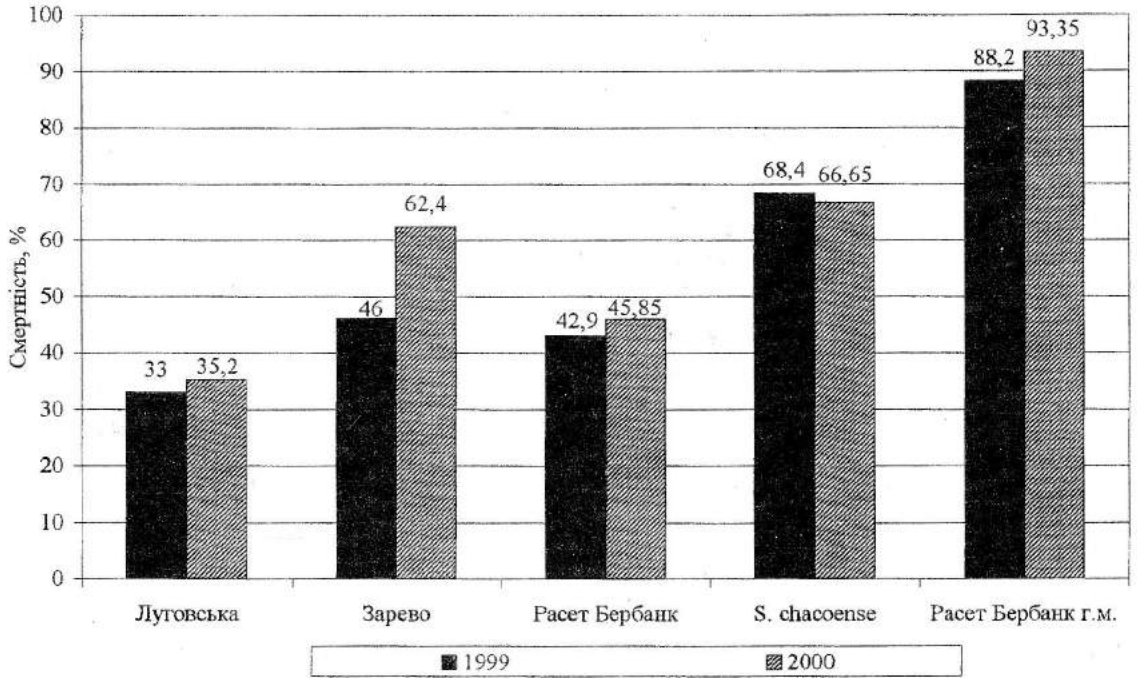


Рис. 3. Смертність імаго колорадського жука на різних за стійкістю зразках картоплі.

В процесі живлення імаго листям картоплі різного рівня стійкості в структурі популяції відбуваються певні зміни. Аналіз змін в структурі імаго на 10 добу живлення різними зразками наведено в табл. 1.

Таблиця 1. Виживання фенотипів імаго колорадського жука (%) на різних за природною стійкістю сортах картоплі на 10 добу, при живленні зеленою масою (лабораторний дослід, 1999–2000 рр.)

Зразок	Феноформи								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Луговська	75,05	76,25	42,55	53,2	82,5	39,88	83,38	86,5	54,38
Зарево	44,48	60,43	37,63	48,25	30,13	23,75	62,75	55,48	49,25
Рассет Берабанк	68,25	73,75	35,5	39,75	39,75	56,5	76,13	75	44,25
Рассет Берабанк г. м.	5,4	5,6	11,25	10,55	13,25	9,25	10,13	9,25	8,13
<i>S. chacoense</i>	10	72,35	20,63	39,88	57,5	21,88	32,65	26,75	11,5

В цілому за даними 1999–2000 рр. висока загибель при живленні сортом Рассет Берабанк з геном *Bacillus thuringiensis thuringiensis* спостерігалась у всіх фенотипів, але статеві смертність в межах фенотипів мала деякі відмінності. Найбільш стійкими до впливу *B. t. thuringiensis* в 1999 р. виявилися самиці 5 фенотипів – вижило 18% особин та 2 – 12,5%. Виживання на рівні 10% було у фенотипів 3, 6, 7, 9. Також залишилось 7,3% особин з 4 фенотипом та 2% – з 8. Серед самців вижило 12,5% 1 фенотипів, 10% – 3 фенотипів та 17% – 6 фенотипів. Нульова смертність спостерігалась на сорті картоплі Луговська у самиць 5 фенотипів. При цьому смертність самиць на всіх сортах була меншою за смертність самців на 5 – 65%. Схему підвищеного виживання самиць по відношенню до самців за фенотипами на різних за стійкістю сортах в 2000 р. наведено в табл. 2.

Таблиця 2. Коефіцієнт виживання самиць щодо самців за феноформами на різних за стійкістю до колорадського жука сортах картоплі

Зразок	Феноформи								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Луговська	0,94	1,02	0,69	1,14	1,56	1,06	0,85	1,08	0,14
Зарево	3,12	1,07	0,65	0,18	0,22	0,41	0,83	1,44	1,14
Рассет Бербанк	1,07	0,66	0,74	0,6	0,79	0,66	0,90	1,07	0,68
Рассет Бербанк г.м.	3,65	0	1	0,94	1,06	0	0,69	0,94	1,25
<i>S. chacoense</i>	**	0,88	0,83	1,04	0,8	0,83	1,48	1,25	**

Примечание. * – відношення кількості самиць, що вижили, до самців;
 ** – випадки, коли смертність самців дорівнювала 100%.

При розгляді змін, що відбуваються в процесі живлення імаго, з'ясувалося, що дія несприятливого корму на модальні феноформи, які пристосувалися до несприятливих умов середовища, як то: зміни температурних умов, вплив пестицидів та ін., не одразу призводить до загибелі. Так, на 5 добу досліду найбільше виживання на рівні 90% і вище, спостерігалось у імаго з феноформами 3, 6 та 8, при цьому самці та самиці виживали на одному рівні. Щодо інших феноформ, то виживання самиць з 5 феноформою в 2,8 рази перевищувало виживання самців, а з 7 – самців вижило в 2,2 рази більше, ніж самиць (табл. 3).

Таблиця 3. Виживання феноформ імаго колорадського жука (%) в залежності від терміну живлення сортом картоплі Рассет Бербанк г. м. (лабораторний дослід, 2000 р.)

Доба	Стать	Феноформи								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
5	♀	80,0	62,5	90,0	92,3	92,0	95,0	30	98,5	85
	♂	62,5	75,0	90,0	75,0	33,0	90,0	67	99,5	83
Середнє		71,25	68,7	90,0	83,6	62,5	92,5	48,5	99,0	84,0
10	♀	7,3	0	2,5	7,0	8,0	0	2,5	7,0	12,5
	♂	2,0	10	2,5	8,0	7,0	10	8,0	8,0	10,0
Середнє		4,6	5	0	7,5	7,5	5,0	5,25	7,5	11,2

В процесі подальшого живлення встановлено, що імаго феноформ з високою частотою зустрічальності в природній популяції (3 та 6) виявились більш стійкими до модифікованого сорту лише на першому етапі харчування, і вже на 10 добу виживання за 6 феноформою становило 5% (при цьому вижили тільки самці), а за 3 феноформою – лише 2,5% (статеве співвідношення залишилось 1:1) (табл. 3).

Аналіз результатів експериментів щодо оцінки частоти зустрічальності феноформ в залежності від строків живлення генетично-модифікованим сортом свідчить про те, що рідкісні феноформи, які вижили на 5 добу в подальшому мали підвищену життєздатність в порівнянні з модальним рангом, що, вірогідно, обумовлено нормою реакції генотипів, маркованих рідкісними феноформами.

Таким чином, в процесі живлення листям картоплі різного рівня стійкості структура популяції змінюється в залежності від фактору відбору, що діє на популяцію.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – Саратов, 1920. – 160 с.
 Вилкова Н. А., Шапиро И. Д., Фралов А. Н. Направленность микроволонционных процессов у фитофагов и их связь с НТП // Тр. ВИЗР. – 1972. – Т. 62. – С. 18–24.
 Гриценко В. В., Глотов Н. В., Орлинский Д. Б. Эколого-генетический анализ изменчивости центральных элементов рисунка переднеспинки у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Зоол. журнал. – 1998. – Т. 77, № 3. – С. 278–284.
 Гриценко В. В., Соломатин В. М. Структура скрещиваний в популяции колорадского жука, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоол. журнал. – 2000. – Т. 79, № 1. – С. 40–47.
 Гриценко В. В., Креславский А. Г. Коенденция вида и симпатрическое видообразование. – М.: МГУ, 1983. – 192 с.
 Зильбершниц И. А., Смирнова А. А. Проблема резистентности членистоногих и инсектоакарицидами и методы ее преодоления // Устойчивость вредителей к химическим средствам защиты растений: Науч. тр. ВАСХНИЛ. – М.: Колос, 1979. – С. 3–10.
 Климец Е. Ш. Половой диморфизм и избирательность спаривания у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) по фенотипическим маркерам // V съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров: Тез. докл. – М., 1988. – С. 97.
 Король Т. С. Биохимический анализ морфогенетической структуры имаго колорадского жука // Респ. ентомол. конф., посвящена 50-й річчизі заснування Укр. ентомол. т-ва, Ніжин, 19–23 серпня 2000 р.: Тези доп. – Ніжин, 2000. – С. 58.
 Король Т. С., Педко В. Р., Саміченко А. Є. Внутрішньопопуляційний поліморфізм колорадського жука // V з'їзд Укр. ентомол. т-ва, Харків, 7–11 вересня 1998 р.: Тези доп. – Ніжин, 1998. – С. 63.
 Кохманюк Ф. С. Колорадський жук як модель микроволонції // Природа. – 1981. – № 12. – С. 86–87.
 Кохманюк Ф. С. Колорадський жук як модель микроволонції // Природа. – 1982. – № 12. – С. 86–87.
 Кохманюк Ф. С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в пределах ареала // Фенетика популяций. – М., 1983. – С. 233–243.
 Майер Э. Популяция, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. – 406 с.
 Пайтнер Р. Устойчивость растений к насекомым. – М.: Мир, 1953. – 442 с.
 Рассет Г. Э. Селекция растений на устойчивость к вредителям и болезням. – М.: Колос, 1982. – 420 с.
 Салбриг О., Салбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
 Фасулати С. Р. Подморфизм и популяционная структура колорадского жука в европейской части СССР // Экология. – 1985. – № 6. – С. 50–56.

- Фасулати С. Р.** Внутривидовая структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) и популяционно-биологические аспекты устойчивости к нему сортов картофеля: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / ВИЗР. – Л., 1987а. – С. 1-9.
- Фасулати С. Р.** Анализ структуры популяций колорадского жука и его значение для разработки зональных систем защиты картофеля // Бюл. ВИЗР. – Л., 1987б. – № 63. – С. 38–43.
- Фасулати С. Р.** Микроэволюционные аспекты воздействия сортов картофеля на структуру популяций колорадского жука // Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса. – Л., 1988. – С. 72–84.
- Фасулати С. Р., Вилкова Н. А.** Адаптивная микроэволюция колорадского жука и его внутривидовая структура в современном ареале // Совр. сист. защиты и новые напр. в повыш. устойчивости картофеля к колорадскому жуку. – 2000. – Т. 1. – С. 19–25.
- Яблоков А. В.** Фенетика: Эволюция, популяция, признак. – М.: Наука, 1980. – 132 с.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И.** Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. – М.: Высшая школа, 1988. – 160 с.
- Яковлев Б. А.** Колорадский картофельный жук. – Рига, 1957. – 151 с.
- Busvine J. R.** A critical review of the techniques for testing insecticides. – London: Commonwealth Institute of Entomology, 1957. – 112 pp.
- Hare J. O.** Impact of defoliation by the Colorado potato beetle on potato yields // J. Econ. Entomol. – 1990. – Vol. 73, № 3. – P. 369–373.
- Lerner I. M.** Genetic homeostasis. – London; N. Y.: John Wiley & Sons, 1954. – Vol. 4. – 134 pp.
- Development of a high level of resistance to in a field population of *Culex quinque fuscatus* from Kochi, India / D. R. Rao, T. R. Mani, R. Rajendran et al. // J. Am. Mosq. Control Assoc. – 1995. – Vol. 11, № 1. – P. 1–5.**
- Saxena K. N.** Some facts governing olfactory and gustatory responses of insects // Olfaction and taste. – Oxford: Pergamon, 1969. – Vol. 2. – P. 799–819.
- Smith P. H.** The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice // J. Anim. Ecol. – 1972. – Vol. 41, № 3. – P. 567–587.
- Tower L. W.** An investigation on evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. – Washington: Carnegie Inst., 1906. – P. 1–158.
- Tower L. W.** The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*. – Washington: Carnegie Inst., 1918. – P. 1–384.
- Zhu K. Y., Clark J. M.** Comparisons of kinetic properties of acetylcholinesterase purified from szinphosmethyl-susceptible and resistant strains of Colorado potato beetle // Biochim. Physiol. – 1995. – Vol. 51, № 1. – P. 57–67.

Інститут захисту рослин УААН

УДК 595.7+632+633.11 (477-924.85)

© 2000 р. М. В. КРУТЬ

ЗНАЧЕННЯ ЕНТОМОЛОГІЧНОГО ФАКТОРА В ФОРМУВАННІ ВРОЖАЮ ЗЕРНА ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ В ЗОНІ ЛІСОСТЕПУ

Останніми десятиріччями в захисті рослин відбуваються великі зміни. Зокрема, намічений перехід від боротьби з окремими шкідливими організмами до розробки єдиних систем заходів, спрямованих на втримання розвитку всього комплексу шкідників, патогенів та бур'янів. В результаті використання і вдосконалення принципів інтегрованого захисту дослідники і практичні робітники зіткнулися з проблемою аналізу й урахування великої різноманітності факторів, багатосторонніх зв'язків, їх об'єднання в єдину систему. Єдина система дій передбачає й єдину систему знань і досліду. Таким чином, концепція інтегрованого захисту з логічною неминучістю ставить питання про об'єднання відносно розрізнених дисциплін (фітопатології, ентомології, гельмінтології тощо) в єдину самостійну систему знань – науку про захист рослин (Робертс, 1981). В літературі (Чулкіна, Торонова, 1997) вказано на необхідність розглядання захисту рослин як єдиного цілого екологічної освіти та системного мислення. Оцінка ж окремих видів шкідливих об'єктів, які є складовими цілого комплексу, часто призводить до значного завищення їх ролі у визначенні врожаю сільськогосподарських культур.

Найбільш доступною програмою для проведення широких польових досліджень і характеристики економічного значення комплексів шкідливих організмів є оцінка комплексної шкодочинності шкідників, хвороб та бур'янів за допомогою регресійного аналізу фітосанітарної інформації, яку збирають на постійних облікових майданчиках (Оценка ..., 1984).

Завдання наших досліджень полягало в визначенні шкодочинності комплексу шкідливих організмів (фітофагів, фітопатогенів та бур'янів) на озимій пшениці в лісостеповій зоні, зокрема в визначенні ролі кожної з цих груп об'єктів у формуванні врожаю зерна. Кінцева мета – впровадження у виробництво екологічно безпечних систем захисту зернових культур.

Досліди по визначенню шкодочинності комплексу шкідливих об'єктів на озимій пшениці закладалися в 1997–1999 рр. у господарствах лісостепової зони – КСП «Баришівське» Баришівського району й угоспін «Великосвітинське» Фастівського району Київської області. Технологія вирощування пшениці – загальноприйнята; сорт – Поліська 90. Для зниження епіфітотійних процесів у весняно-літній період на посівах озимої пшениці застосовували пестициди різних груп – інсектициди, гербіциди, фунгіциди. З інсектицидів використовували децис 2,5% к. е. (0,15 л/га) або фастак 10% к. е. (0,15 л/га). Схема досліду наведена в таблиці. Методи обліків шкідливих об'єктів й урожаю зерна – загальноприйняті.

З ентомологічних об'єктів у посівах пшениці в весняно-літній період при проведенні досліджень в контролі і в варіантах без застосування інсектициду були присутні синя п'явця (2–6 личинок/м²), злакові