

УДК 591.044:591.526:595.768.1

© 2002 р. Т. С. КОРОЛЬ, Т. Г. НОВОСЕЛЬСЬКА

ВПЛИВ АБІОТИЧНИХ ТА ТРОФІЧНИХ ФАКТОРІВ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦІЇ ІМАГО КОЛОРАДСЬКОГО ЖУКА *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE)

Для обґрунтування теорії природного добору надзвичайно важливими виявились дослідження екологів на модельних популяціях деяких комах що до вивчення форми тіла, забарвлення, поведінки тощо (Яблоков, Юсуфов, 1989).

Структура будь-якої популяції гетерогенна та містить різні фенотипи, які узгоджуються з певними морфологічними ознаками. Генотипічна та фенотипічна структура популяції характеризується тим чи іншим кількісним співвідношенням генотипів та фенотипів. При виявленні особливостей популяції та її внутрішньопопуляційних угруповань використовується саме ця властивість, тобто частота зустрічальності.

Вивчення фенотипу та його змін в часі (на різних стадіях онтогенезу, в філогенезі, на різних фазах хвилі чисельності) допомагає встановлювати дію природного добору. Якщо зсуви частот проходять паралельно у самиць і самців, а також якщо, за одними ознаками частоти ростуть, а за іншими – падають, то це є побічним показником на дію добору.

Класичні роботи американських дослідників школи Ф. Г. Добржанського на дрозофілі протягом 30 років показали, що частоти головних фенотипів і генотипів залишались подібними, а частоти рідкісних фенів різко коливались. Коливання концентрацій рідкісних фенів і стійкість концентрацій масових фенів показують на існування тиску стабілізуючого добору за «головними» ознаками та властивостями.

Значне коливання частот фенів в суміжних поколіннях вказує на малий тиск добору на ознаки, що вивчаються. В такому випадку ознака може проявляти підвищену мінливість, що відображує або постійно високу приховану генетичну гетерогенність популяції, або підвищену лабільність в межах широкої норми реакції на тимчасовий вплив середовища.

Толерантність та резистентність організмів до абіотичних факторів середовища легко визначити за реакцією на них будь-якої особини з популяції, при цьому норма реакції різних особин буде коливатись, але в межах адаптивної норми реакцій на ту чи іншу температуру, вологість тощо. Оскільки, кліматичні фактори мають градієнт в межах ареалів широко розповсюджених видів, то і пристосовуються до них внутрішньовидові угруповання, а не вид у цілому (Северцов, 1987).

Життя популяції в кожному конкретному місці визначає комплекс біотичних факторів на фоні загальних для всіх компонентів біоценозу абіотичних факторів. Комплекс умов середовища, з якими безпосередньо взаємодіє популяція має назву екологічної ніші. При цьому види з широкими ареалами можуть існувати в досить вузькій екологічній ніші, що розтягнута у просторі.

Таким чином, еволюцію популяції визначає весь комплекс умов середовища, з якими взаємодіє як популяція в цілому, так і її особини, зокрема. Щоб з'ясувати різницю в пристосованості різних особин, потрібно аналізувати реакцію кожної з них на всі фактори середовища. Так як кожна популяція складається із генетично різноякісних особин, то і реакції цих особин на дію факторів різні. І. І. Шмальгаузен (1968) стверджував, що особини, які складають популяцію, біологічно різноякісні – кожна з них по своєму реагує на будь-який зовнішній фактор, в тому числі і на фактори, загальні для всієї популяції. При досить сильному впливі, що призводить до загибелі частини особин, ця загибель виявляється вибірковою: гинуть організми менш пристосовані до даної дії, а виживають більш пристосовані. З цього витікає, що для еволюції даної групи особин достатньо невизначеної мінливості та середовища, в якому проходить оцінка адаптивності цієї мінливості.

В малюнку голови та передньоспинки імаго колорадського жука виділено десятки фенів, а в мінливості малюнка передньоспинки виявлені паралельні ряди варіацій. Вивчення динаміки частот фенів дозволяє виявити особливості сукупностей різних рангів (Еремина, 1988). Вивчення дії природного добору на фенотип відкривається при встановленні адаптивного значення того чи іншого фену.

За відмінностями малюнка передньоспинки розроблена шкала (Фасулати, 1988), що дає змогу аналізувати частоти наявності будь-якої фенотипу в популяціях шкідника (Король, Педько, Саміленко, 1998).

Встановлено, що внутрішньопопуляційні форми колорадського жука по різному реагують на сорти картоплі, системи захисту, абіотичні фактори, надають перевагу різним сортам (Климец, 1988; Фасулати, 1988; Король, Педько, 1998).

В останніх наукових публікаціях (Селектируемые ..., 2000; Король, 2000; Проблема ..., 2000; Фасулати, Вилкова, 2000; Фасулати, 2000) відмічається, що факти формування резистентності до інсектицидів в популяціях колорадського жука підтверджують поліморфізм останніх щодо показника чутливості особин різних генотипів до хімічних сполук різних класів, що свідчить про преадаптованість до розвитку резистентності щодо токсикантів.

Потрібно відмітити, що в різних місцях ареалу – Півд. Урал, Ростовська, Краснодарська, Київська обл. – найменшу чутливість до інсектицидів (фосфорорганічні сполуки та піретроїди) мали особини колорадського жука, відмарковані за малюнком передньоспинки імаго феном № 3.

Метою досліджень було визначення переваг імаго з різними феноформами при заселенні різних генотипів картоплі, а також вплив абіотичних факторів на зміни в структурі популяції колорадського жука. Дослідження проводили протягом 1998–2000 років, які характеризувались використанням інсектицидів з різними механізмами дії (до 1998 р. – піретроїди, у 1999 р. – банкол).

Структуру популяції імаго колорадського жука визначали при зборі з промислових, присадибних посадок картоплі (культурні сорти), диких видів та гібридів Інституту картоплярства УААН (ІК УААН).

Отримані данні свідчать, що найбільш поширеними в Немішаєвській популяції колорадського жука з промислових посадок є феноформи 1, 3 та 6 (рис. 1).

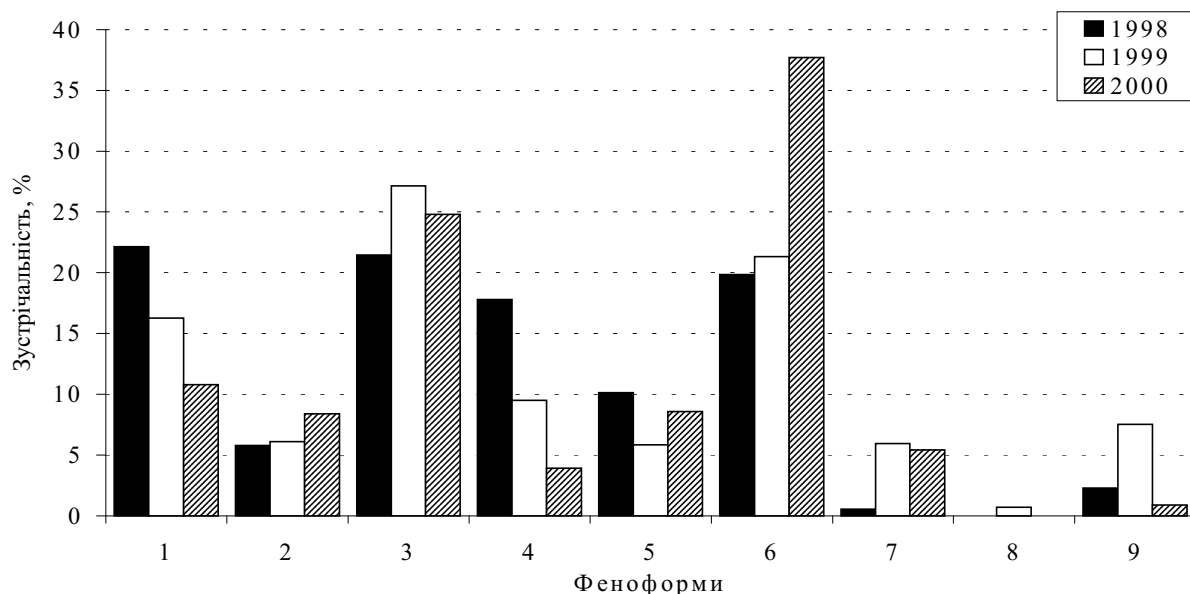


Рис. 1. Структура популяції імаго колорадського жука з промислових посадок картоплі.

Найменш чисельними є 8-ма (яка була присутня лише в 1999 р.), а також 7-ма та 9-та феноформи. Вміст особин з іншими феноформами коливався. Так, кількість особин 2-ої феноформи впродовж 3-х років зростала, а 4-ої – спадала.

Структура популяції з присадибних ділянок, гібридних зразків та диких видів картоплі, відрізняються як між собою, так і від промислових посадок (рис. 2).

При порівняльному аналізі розподілу імаго за феноформами встановлено, що у всіх біотопах з найвищою частотою зустрічаються особини з феноформами 3 та 6, які переважають і в промислових, але в іншому співвідношенні, а найбільш гетерогенною виявилась популяція, що заселяла дикі види. В її структурі виявили всі визначені феноформи, а також підвищений вміст 1-ої феноформи.

Аналіз структури популяції з різних біотопів: присадибних ділянок, що мають значне сортове розмаїття та набір інсектицидів для боротьби з шкідником; гібридних посадок та диких видів ІК УААН, що характеризуються погіршеними харчовими якість показав значну відмінність як за частотою зустрічальності окремих феноформ, так і за співвідношенням самиць до самців (рис. 3).

В промислових посадках 1998–1999 років зустрічальність самиць значно переважала самців за всіма феноформами. Співвідношення самиць до самців у 2000 році було 50,3 % до 49,7 % і його можна прийняти за норму.

Слід відмітити, що за феноформами зустрічальність самців більша за самиць у феноформ 1, 2, 4, 5 та 7. У 9-ї феноформи наявні лише самиці (2 %), а у феноформ 3 та 6 (які є умовною нормою) зустрічальність самиць значно перевищувала самців.

Ще більше самиць зустрічалось в присадибних посадках (65,4 % ♀♀:34,6 % ♂♂). Поширення самиць було більше за самців з феноформами 2 (17,2 % ♀♀:7,5 % ♂♂), 3 (31 % ♀♀:26,4 % ♂♂) та 4 (6,9 % ♀♀:1,9 % ♂♂). Самці з 5-ю та самиці з 7-ю феноформами були відсутні.

В посадках гібридів картоплі загальна кількість самиць також перевищувала самців (55,6 % ♀♀:44,4 % ♂♂) за рахунок особин з феноформами 2 (13 % ♀♀:9,3 % ♂♂), 3 (27 % ♀♀:25 % ♂♂), 4 (13,3 % ♀♀:9,3 % ♂♂) та 6 (40 % ♀♀:29,2 % ♂♂). Більше самців ніж самиць відмічалось у особин з

феноформами 1 (3,3 % ♀♀:12,5 % ♂♂) та 5 (3,3 % ♀♀:4,2 % ♂♂), а самиці з 7-ю та 9-ю феноформами були відсутні.

На диких видах самиць загалом було менше за самців і становило 46,1 % до 53,9 %. При цьому переважали самиці з феноформами 1 (11,7 % ♀♀:10 % ♂♂), 4 (6,5 % ♀♀:3,3 % ♂♂) та 5 (5,2 % ♀♀:3,3 % ♂♂). Співвідношення самиць та самців майже на однаковому рівні спостерігалось у особин з феноформами 3 (29,9 % ♀♀:31,1 % ♂♂) та 6 (36,4 % ♀♀:37,3 % ♂♂), а самці з 7-ю феноформою були відсутні.

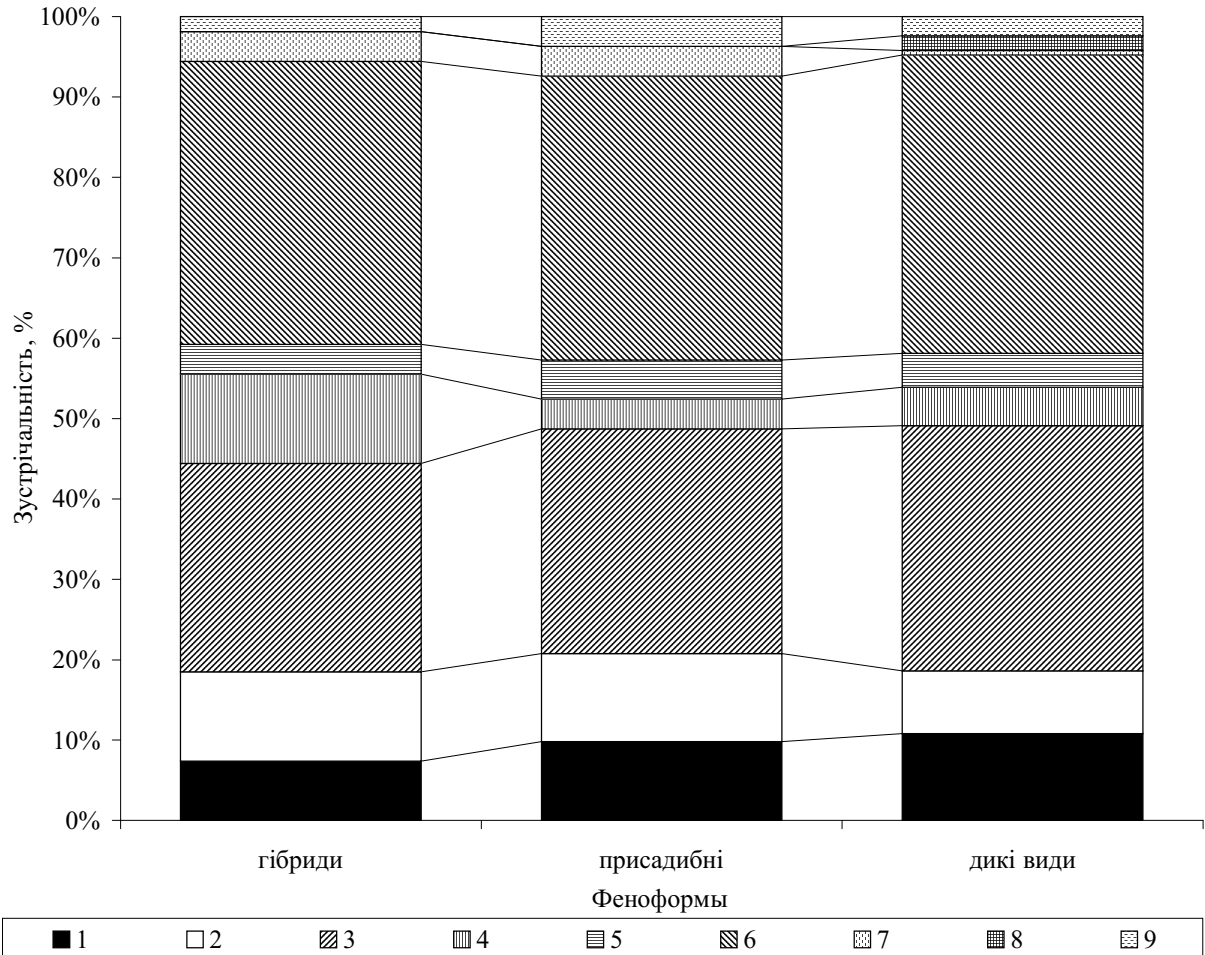


Рис. 2. Структура популяції імаго колорадського жука за феноформами з гібридних, присадибних та посадок диких видів картоплі (2000 р.).

Таким чином, статеве співвідношення в різних біотопах має різний характер за частотою зустрічальності окремих феноформ, а загальна статеві структура найбільше не витримана на присадибних ділянках, які найбільше заселяються самицями, вірогідно, за рахунок значного сортового різноманіття, а також тому що, культурні сорти є найбільш сприятливими для розвитку нащадків.

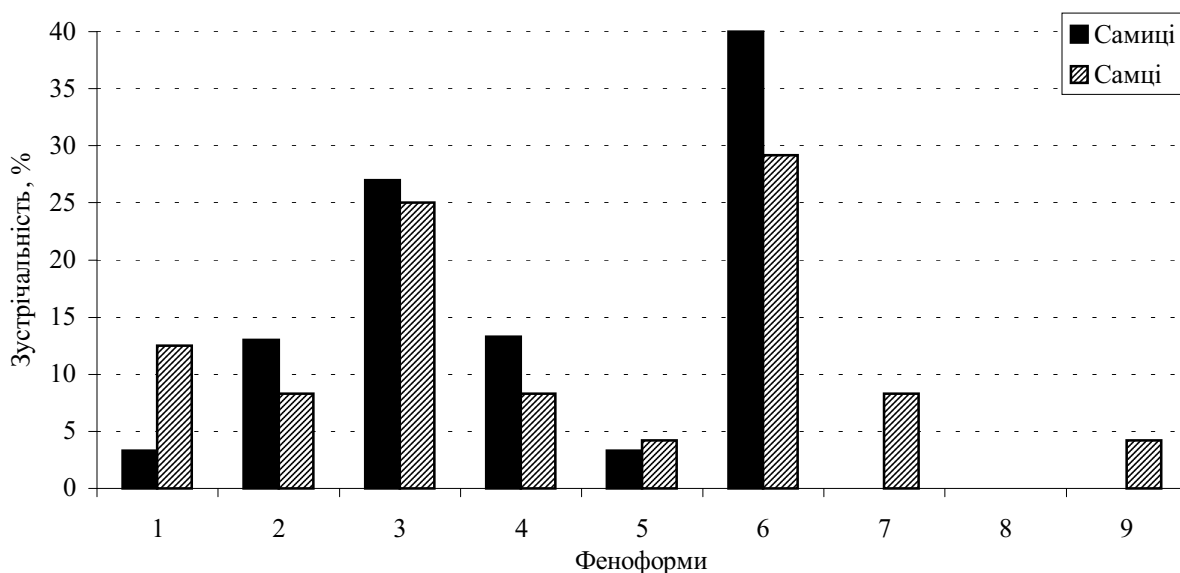
Для математичного підтвердження отриманих результатів та статистичного аналізу популяцій з різних біотопів використали критерій ідентичності (I) популяцій за Л. А. Животовським (1979):

$$I = \frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2} (1 - r) \quad (1)$$

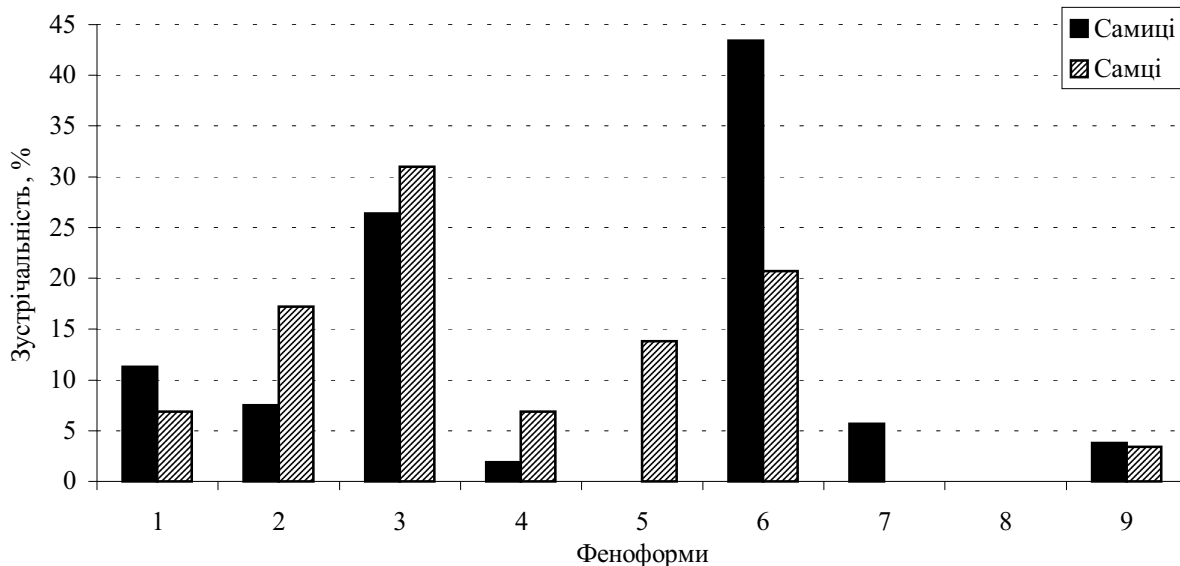
де I – критерій ідентичності, N_1 – феноформи 1-ої вибірки, N_2 – феноформи 2-ої вибірки, r – частота спільних феноформ.

Величина I розподілена як χ^2 з m-1 ступенями свободи, якщо справедлива нульова гіпотеза то обидві вибірки належать до однієї генеральної спільності. Якщо I перевищує табличне значення з заданим рівнем значимості, то нульова гіпотеза спростовується і це свідчить про наявність відмінностей між вибірками на відповідному рівні значимості.

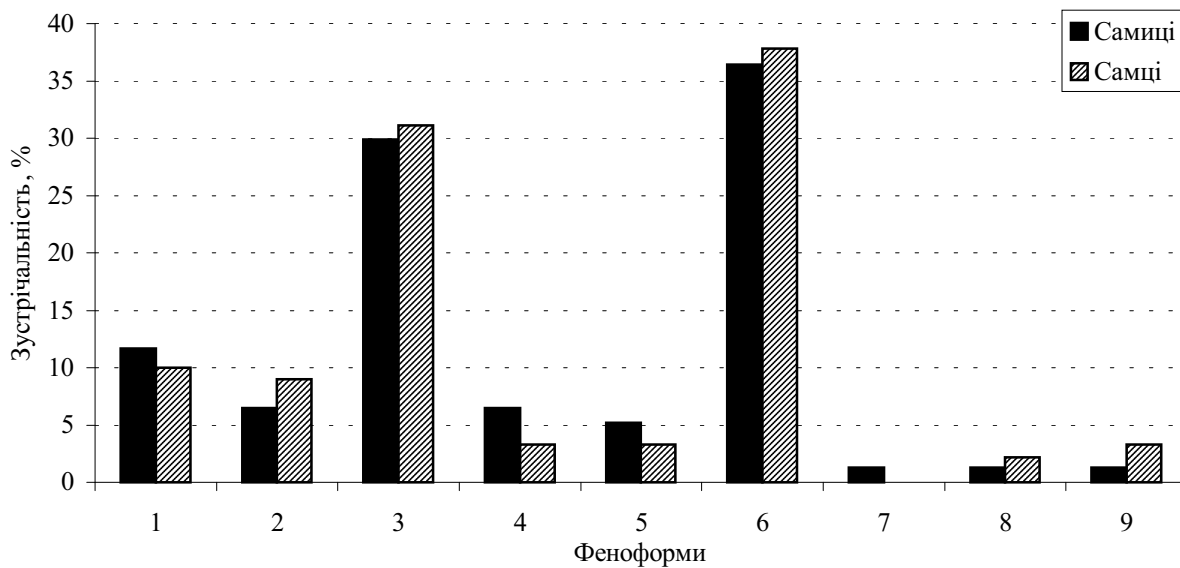
Так, за критерієм подібності табличне значення якого 2,73, усі популяції за наявністю феноформ перевищували це значення, а особливо дикі щодо промислових (I = 29,1) – більше, ніж у 10 разів за табличне значення. Критерій ідентичності решти пар популяцій, що порівнювались був суттєвим і перевищував табличне значення у 2-4 рази, найбільш подібними виявились пари «гібриди-промислові» (I = 3,39) та «гібриди-присадибні» (I = 3,40), але й тут критерій ідентичності перевищував табличне значення.



Гібридні посадки



Присадибні



Дикі види

Рис. 3. Структура популяції імаго колорадського жука за статтю та феноформами з різних біотопів.

Для оцінки генетичної мінливості структури популяції імаго колорадського жука в період 1998–2000 рр. використовували критерій Шенона (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989), який характеризує міру організації системи (ентропію) і обчислюється за допомогою формули:

$$H = \sum_i^m P_i \quad (2)$$

де H – ентропія, P_i – сума частот i -ї за номером фенотипу в популяціях, що порівнюються.

Дані порівнювали та вираховували коефіцієнт кореляції з показниками метеорологічних умов за вегетаційний період (травень–серпень): гідротермічним коефіцієнтом, сумами опадів, активних та ефективних температур, – що суттєво впливають на життєздатність шкідника (рис. 4).

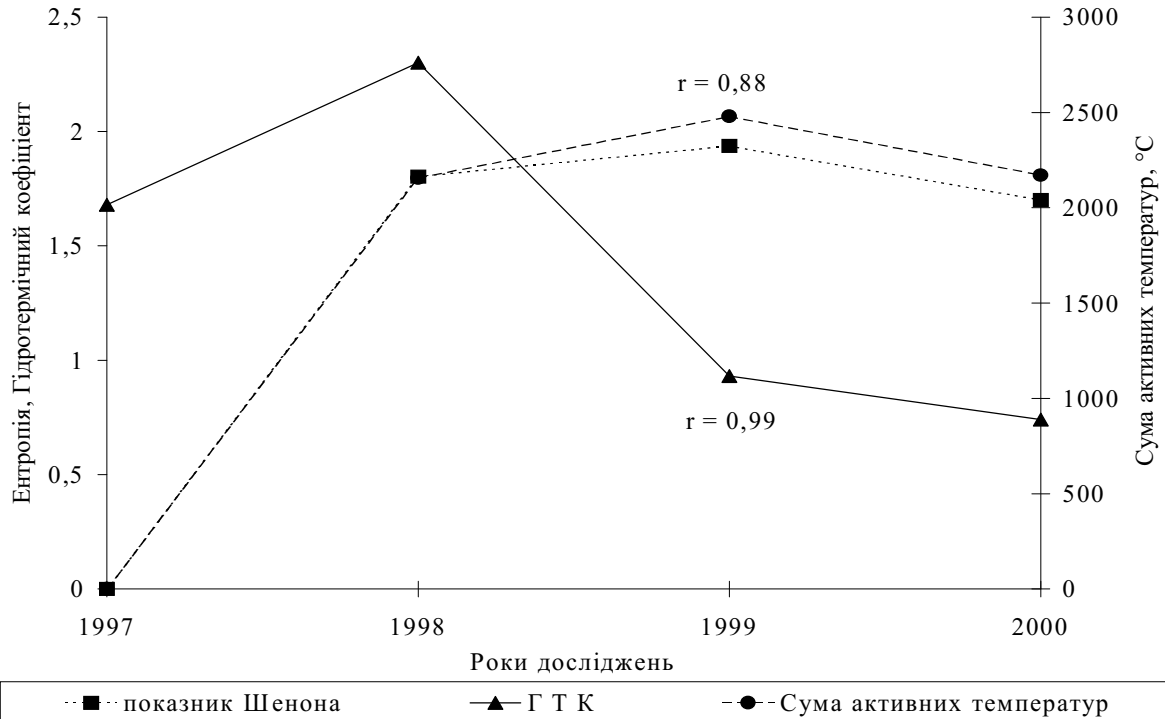


Рис. 4. Залежність коефіцієнта ентропії в популяції колорадського жука від абіотичних факторів за показником Шенона.

Встановлено, що абіотичні фактори мають безпосередній вплив на організацію системи популяції колорадського жука.

Так, в умовах 1998 р. (гідротермічний коефіцієнт – 2,3) була сформована популяція, що досліджувалась у 1999 р., а в умовах 1999 р. (гідротермічний коефіцієнт – 1,2) – у 2000 р. Післядві посушливого 1999 р. сприяла явищу найбільш високої організації системи з коефіцієнтом кореляції $r = 0,99$ між ентропією системи та гідротермічним коефіцієнтом, тобто залежність пряма (рис. 4). Така ж пряма залежність встановлена між ентропією системи та сумою активних температур ($r = 0,88$). Також, спостерігається пряма середня залежність ентропії системи від суми ефективних температур ($r = 0,65$) та зворотна – від суми опадів ($r = -0,57$).

Таким чином, зміни в структурі популяції імаго колорадського жука, що відбуваються ще на етапі первинного вибору комахами харчових рослин а також в залежності від умов вегетаційного періоду свідчать про значну чутливість окремих особин, відмаркованих різними фенами як до трофічних, так і до абіотичних факторів середовища. А стійкість концентрацій масових фенів (1, 3, 6) та коливання концентрацій рідкісних фенів (7, 8, 9) в роки досліджень можуть вказувати на існування тиску стабілізуючого добору по «головним» ознакам і властивостям в популяції колорадського жука в регіоні.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – С. 118–121.
 Еремича И. В. Уровень реализации фенотипа как показатель микроэволюционного состояния популяции // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. – С. 177–185.
 Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Ж. общ. биол. – 1979. – Т. 40, № 4. – С. 587–602.
 Климец Е. П. Выявление чувствительности колорадского жука к действию инсектицидов с помощью фенотипов // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. – С. 111–117.
 Король Т. С. Чувствительность фенотипов имаго колорадского жука к инсектицидам в Киевской области // Современное состояние проблемы резистентности вредителей, возбудителей болезней и сорняков к пестицидам в России и сопредельных странах на рубеже XXI века: Матер. 9-го совещ. – СПб, 2000. – С. 85.

- Король Т. С., Педько В. Р.** Стейкі сортозразки картоплі як фактори мікроеволюції в популяції колорадського жука // V з'їзд Укр. ентомол. т-ва, Харків, 7–11 вересня 1998 р.: Тези доп. – К., 1998. – С. 62.
- Король Т. С., Педько В. Р., Саміленко А. Є.** Внутрішньопопуляційний поліморфізм колорадського жука // V з'їзд Укр. ентомол. т-ва, Харків, 7–11 вересня 1998 р.: Тези доп. – К., 1998. – С. 63.
- Проблема резистентности колорадского жука к современным инсектицидам** / Г. И. Сухорученко, В. И. Долженко, Т. И. Васильева и др. // Современные системы защиты и новые направления в повышении устойчивости картофеля к колорадскому жуку. – М., 2000. – С. 93–99.
- Северцов А. С.** Основы теории эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 320 с.
- Селектируемые волотомом фены колорадского жука** / Г. В. Беньковская, О. П. Новицкая, Т. Л. Леонтьева, А. Г. Николенко // Современное состояние проблемы резистентности вредителей, возбудителей болезней и сорняков к пестицидам в России и сопредельных странах на рубеже XXI века: Матер. 9-го совещ. – СПб, 2000. – С. 84.
- 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.** Полиморфизм популяций колорадского жука как основа развития резистентности к инсектицидам // Современное состояние проблемы резистентности вредителей, возбудителей болезней и сорняков к пестицидам в России и сопредельных странах на рубеже XXI века: Матер. 9-го совещ. – СПб, 2000. – С. 82–83.
- Фасулати С. Р., Вилкова Н. А.** Адаптивная микроэволюция колорадского жука и его внутривидовая структура в современном ареале // Современные системы защиты и новые направления в повышении устойчивости картофеля к колорадскому жуку. – М., 2000. – С. 19–25.
- Шмальгаузен И. И.** Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г.** Эволюционное учение (дарвинизм). – М.: Высшая школа, 1989. – 335 с.

Институт захисту рослин УААН

Надійшла 15.03.2001

UDC 591.044:591.526:595.768.1

T. S. KOROL, T. G. NOVOSELSKA

**THE INFLUENCE OF ABIOTIC AND TROPHIC FACTORS
ON THE POPULATION STRUCTURE OF COLORADO
POTATO BEETLE, *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY
(COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE)**

Plant Protection Institute of Ukrainian Academy of Agrarian Sciences

SUMMARY

A comparative analysis of the population structure of Colorado potato beetle carried out in Kiev region showed that the occurrence rates of different phenofoms (prothorax coloration pattern) vary considerably in different locations and have different representation in each sex. The population structure was found to correlate directly with environmental factors, such as the hydro-thermal coefficient ($r = 0.99$) and the total value of active temperatures.

4 figs, 15 refs.