

УДК 581.51:595.76:591.53

## ПИЩЕВАЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЕГО ПОПУЛЯЦИЙ

В. В. ГРИЦЕНКО, В. М. СОЛОМАТИН

(Кафедра энтомологии)

Изучалась пищевая избирательность различных популяций колорадского жука по отношению к растениям семейства пасленовых, в том числе различных сортов картофеля. Обнаружена значительная гетерогенность особей во всех популяциях по этому показателю. Уровень избирательности по сортам картофеля ниже, чем в пределах семейства пасленовых. Отмечена некоторая избирательность по сортам картофеля при откладке яиц самками. Обсуждается экологическая структура популяций колорадского жука.

Пищевая специализация колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) является предметом тщательного изучения с целью определения устойчивых к этому вредителю форм и сортов пасленовых культур, уточнения спектра кормовых растений для данного вида, а также в связи с поиском антифидантных растений [9—11]. Основное внимание в указанных литературных источниках обращается на относительную устойчивость различных видов и сортов растений к колорадскому жуку, оцениваемую, как правило, по выживаемости и повреждениям личинками, а также по плодовитости самок. При этом возможная эколого-генетическая неоднородность самого колорадского жука, как правило, не учитывается.

В данной работе рассматривается изменчивость популяций колорадского жука по отношению к различным кормовым растениям. Пищевая избирательность и связанный с ней активный выбор среды обитания являются главными факторами в процессе экологической дифференциации насекомых-фитофагов [2, 5]. Вместе с тем популяционную гетерогенность вредителей необходимо учитывать как для более надежного отбора устойчивых сортов, так и для более полного понимания популяционной структуры, адаптивных возможностей и вредоносности насекомых. В этой связи наибольший интерес представляет пищевая избирательность имаго, осуществляющих активный выбор и заселение растений. Такой подход позволил детально проанализировать экологическую структуру популяций у ряда видов листоедов, систематически относительно близких к колорадскому жуку [6—8].

### Методика

Опыты проводились в 1981—1986 гг. в Краснодаре (учхоз Краснодарского СХИ), Тирасполе (ОПХ НИИОЗ), в Дагестане (Буйнакский район), в Москве (Тимирязевская академия) и Московской области (в дальнейшем соответственно краснодарская, тираспольская, буйнакская и московская популяции). В популяциях из данных районов делали выборки по 40—70 особей имаго с разных (иногда — с одного) кормовых растений, относящихся к семейству пасленовых, а также с картофеля различных сортов. Далее пищевая избирательность жуков определялась следующим образом. Каждому жуку, помещенному в отдельную чашку Петри, пред-

лагались листья двух разных кормовых растений. Начало питания жука на одном из них регистрировалось как выбор корма, после чего опыт продолжался до 6 раз с каждым жуком. Это позволило оценить пищевую избирательность каждой особи и получить распределение для выборок по 7 условным группам избирательности (см. рисунок). Для общей оценки предпочтения кормовых растений подсчитывалась сумма выбора по всем особям выборки. Различия в частоте выбора разных кормовых растений, а также между разными популяциями колорадского жука оценивались по методу  $\chi^2$  [3].

## Результаты

Пищевую избирательность колорадского жука указанных популяций изучали по отношению к трем основным пасленовым культурам — картофелю, томату и баклажану. В Краснодаре и Тирасполе колорадский жук встречается на всех трех культурах, поэтому здесь собирались и тестировались по 3 выборки особей с близкорасположенных участков, занятых данными культурами. В ДагАССР массовое распространение колорадского жука приурочено к среднегорной зоне (Буйнакский район), где возделывается только картофель, в равнинных районах — основной зоне возделывания томата — он встречается реже. В связи с этим нами тестировалась одна выборка с картофеля из буйнакской популяции.

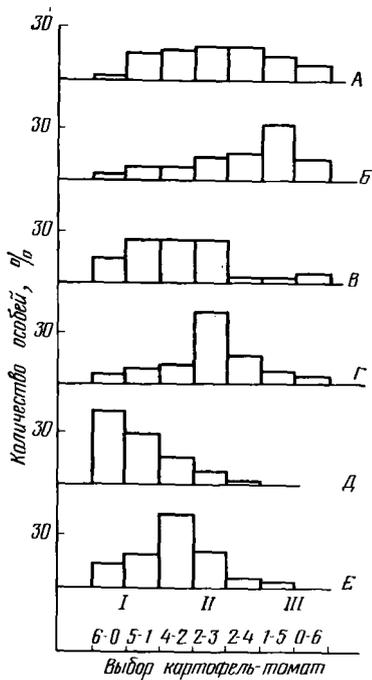
Общая характеристика предпочтений свидетельствует о значительных различиях между популяциями. Обычно колорадский жук предпочитает питаться на растениях картофеля и баклажана и гораздо реже — на растениях томата [1]. Однако красnodарская популяция проявила себя в наших опытах необычно: в большинстве случаев (44 %) жуки выбирали баклажан, реже (32 %) — томат и еще реже (24 %) — картофель. В поле же плотность заселения соответствовала ожидаемой, наибольшая она была на картофеле и баклажане, наименьшая — на растениях томата. Неизвестно, чем вызваны эти различия. Однако возможность сильных изменений пищевых предпочтений в популяции следует иметь в виду. Пищевые предпочтения тираспольской популяции оказались более типичными. Жуки почти одинаково часто выбирали баклажан и картофель (в 35 и 36 % случаев соответственно) и несколько реже (29 %) — томат. Буйнакская популяция в основном предпочитала картофель (48 %), несколько меньше — баклажан (41 %) и совсем редко — томат (11 %). Чаще предпочитали картофель растениям томата и жуки московской популяции. Это вполне естественно для популяций, формировавшихся в зонах преимущественного возделывания картофеля.

Т а б л и ц а 1

Выбор кормовых растений у разных популяций колорадского жука

Культура, с которой взяты особи	Тест	Выбор растения	
		число   %	
Краснодарская популяция			
Баклажан	Баклажан : картофель	282:84	77,0***:23,0
	Баклажан : томат	285:81	77,9***:22,1
Томат	Картофель : томат	169:197	46,2:53,8
	Картофель : томат	124:230	35,0***:65,0
	Баклажан : томат	175:179	49,4:50,6
Картофель	Баклажан : картофель	292:62	82,5* * *:17,5
	Баклажан : картофель	265:101	72,4***:27,6
	Картофель : томат	166:200	45,4:54,6
	Баклажан : томат	220:146	60,1***:39,9
Тираспольская популяция			
Баклажан	Баклажан : картофель	197:115	63,1***:36,9
Томат	Картофель : томат	158:160	49,7:50,3
Картофель	Баклажан : картофель	135:171	44,1*:55,9
	Картофель : томат	159:81	66,2***:33,8
Буйнакская популяция			
Картофель	Баклажан : картофель	158:232	40,5***:59,5
	Картофель : томат	452:82	84,6***:15,4
	Баклажан : томат	360:90	80,0***:20,0
Московская популяция			
Картофель	Картофель : томат	206:94	68,7***:31,3

П р и м е ч а н и е . Одной звездочкой отмечено наличие существенной разницы при  $P < 0,05$ , тремя — при  $P < 0,001$ .



Изменчивость популяций колорадского жука по пищевой избирательности.

Выборки жуков: А — Краснодар, с картофеля; Б — Краснодар, с томата; В — Тирасполь, с картофеля; Г — Тирасполь, с томата; Д — Буйнакск, с картофеля; Е — Москва (ТСХА), с картофеля. Группы особей: I — предпочитающие картофель, II — не оказывающие предпочтения, III — предпочитающие томат.

Изменчивость по пищевой избирательности. Так, по результатам опыта выборку можно условно разделить на 3 группы: I — облигатно (в 5—6 случаях) избирающая «свое» кормовое растение, II — «чужое» и III — не делающая явного выбора между ними. Эту характеристику рассмотрим на примере теста «картофель: томат», примененного на 4 популяциях (рисунок). В целом заметно, что популяции и отдельные их группировки по кормовым растениям из зон возделывания разных пасленовых культур (Краснодар и Тирасполь) отличаются высоким уровнем изменчивости. В них значительна доля особей как крайних, так и центральных групп распределения. При этом встречаются особи, облигатно избирающие «чужое» кормовое растение (8—25%). Популяции из зоны возделывания картофеля (московская, буйнакская) значительно более однородны. Среди них практически не встречаются особи, облигатно предпочитающие растения томата. Московская популяция несколько разнообразнее, в ней преобладают «неразборчивые» жуки центральных групп. В буйнакской популяции большинство особей строго избирают картофель.

Процесс формирования экологических группировок в популяции можно косвенно проанализировать при сопоставлении трех выборок из Краснодара (табл. 2). 1-я и 2-я выборки взяты с небольших смежных участков томата и баклажана, а 3-я — с растений томата, удаленных от этих участков на 500 м. Оказалось, что первые две выборки сильнее различаются между собой, нежели последняя. Жуки с растений томата, находящихся по соседству с растениями баклажана, чаще предпочитают «свое» кормовое растение. Такие различия, на наш взгляд, можно объяснить только тем, что на смежных участках разных пасленовых культур идет более активная миграция особей в соответствии

Изменчивость по пищевой избирательности внутри популяции можно рассматривать путем сравнения выборки жуков краснодарской и тираспольской популяций с разных кормовых растений (табл. 1). В краснодарской популяции каждую группировку тестировали по 3 парным комбинациям кормовых растений. В большинстве случаев отмечались существенные предпочтения одной культуры из пары. Заметными были различия и между выборками с разных культур. Жуки как с баклажана, так и с картофеля в основном предпочитали растения баклажана и не проявляли избирательности в паре картофель: томат. При этом степень предпочтения баклажана томату у жуков с баклажана выражалась сильнее. Жуки с томата предпочитали растения баклажана и томата картофеля и не проявляли существенного предпочтения при выборе между томатом и баклажаном.

В тираспольской популяции выборки тестировались только по некоторым интересным вариантам. Здесь выборки с томата и баклажана также существенно отличались от выборки с картофеля. При этом жуки с картофеля и баклажана предпочитали «свое» кормовое растение, жуки с томата в равной степени выбирали томат и картофель.

Индивидуальное тестирование позволяет детально изучить изменчивость пи-

Распределение жуков с разных участков по выбору кормовых растений  
в варианте «томат : баклажан» (Краснодар)

Растение, с которого взята выборка	Число жуков	Группа по пищевой избира- тельности*			Выбор кормового растения, %	
		I	II	III	томат	баклажан
Смежные участки						
Томат	58	23	24	11	60,0	40,0
Баклажан	61	0	28	33	20,1	77,9
Удаленный участок						
Томат	59	8	42	9	50,6	49,4

\* I — предпочитающая томат; II — не оказывающая предпочтения; III — предпочитающая баклажан.

с их пищевой избирательностью. В результате на соседних участках баклажана и томата преобладают жуки, облигатно их предпочитающие. Таким образом, изменчивость по пищевой избирательности и активный выбор среды обитания способствуют дифференциации экологических группировок.

Для более детального анализа экологической структуры популяций и изменчивости по пищевой избирательности нами изучалась избирательность по отношению к разным сортам картофеля. Общий характер ее рассматривался на одной выборке жуков с опытного поля ТСХА (смесь сортов картофеля). Сорта картофеля, среди них Темп, Детскосельский, Огонек, Прикульский ранний, Бинтье, относительно менее повреждаемые колорадским жуком [II], сравнивались в паре со стандартом сортом Лорх. В опыт был включен также томат. В целом жуки проявили невысокую избирательность по отношению к сортам картофеля. Несколько реже, чем Лорх, они предпочитали сорта Прикульский ранний, Бинтье и Темп (на 6—10%;  $P > 0,05$ ). Сорта Огонек и Новинка выбирали несколько чаще (на 12—13%;  $P > 0,05$ ). В то же время растения томата жуки выбирали вдвое реже, чем Лорх.

Сравнения выборок жуков с разных сортов картофеля проведены для трех популяций. В Тирасполе жуки с сортов Светлячок и Воротынский ранний практически одинаково часто выбирали оба сорта. В учхозе «Михайловское» Московской области жуки с сортов Невский и Бирюза слабо предпочитали «свой» сорт, различия между выборками недостоверные ( $P > 0,05$ ). Сходные результаты получены в совхозе «Верейский» Московской области для сортов Бирюза, Гатчинский и Лорх.

В распределении по пищевой избирательности сортов картофеля особи, избирающие облигатно определенный сорт, встречаются редко, основную массу (75—90 %) составляют особи центральных групп. Таким образом, уровень изменчивости пищевой избирательности сортов картофеля значительно ниже, чем разных пасленовых культур; экологическая дифференциация выражена слабо, и, как следствие, сколько-нибудь отчетливые внутривидовые группы не выделяются.

Несколько иные результаты получены при анализе выбора сортов картофеля самками для яйцекладки. Так, самки одной выборки из ТСХА отложили яиц на сорте Темп вдвое меньше, чем на сорте Лорх (165,8+63,3 и 320,2+23,9 соответственно). Самки с сортов Невский и Бирюза из учхоза «Михайловское» отдавали предпочтение «своему» сорту. Так, фактическое и ожидаемое количество яиц, отложенных за сутки на растения сорта Бирюза самками с сорта Невский, составило соответственно 89 и 124 шт., самками с сорта Бирюза — 231 и 196, а на растения сорта Невский — 176 и 141 (самки с сорта Невский); 187

и 222 шт. (самки с сорта Бирюза);  $\chi^2=30,7$ ;  $P<0,001$ . Вероятно, у колорадского жука избирательность растений при откладке яиц более строгая, чем при питании.

### Обсуждение

Полученные результаты дают некоторое представление об экологической структуре популяций колорадского жука. У этого вида наблюдается значительная как межпопуляционная, так и внутривидовая изменчивость по пищевой избирательности. Среди популяций можно выделить три группы особей: явно предпочитающих «свое» кормовое растение и жестко к нему приуроченных, не отдающих определенного предпочтения в выборе корма и предпочитающих «чужое» кормовое растение. Особи последней группы, как правило, встречаются реже, а в некоторых популяциях практически отсутствуют. Исходя из этого, можно предположить, что пищевая избирательность определяется не только и даже не столько воспитанием личинок на определенном кормовом растении, а и генетическими факторами, что отмечается на других видах листоедов [6—8].

Популяции из зон возделывания разных пасленовых культур (Краснодар, Тирасполь) обладают большей изменчивостью по пищевой избирательности. В них имеется значительное число особей всех трех групп. На близкорасположенных участках картофеля, томата и баклажана формируются внутривидовые экологические группировки, которые существенно различаются по пищевой избирательности. Жуки с томата нередко предпочитают обычно менее привлекательное кормовое растение томат. Формирование группировок, вероятно, происходит вследствие направленной миграции имаго в период массового лета, при котором особи с разной избирательностью концентрируются на предпочитаемых растениях. Экологическая дифференциация популяций колорадского жука в условиях агробиоценозов не достигает уровня биологических рас. Этому, в частности, препятствуют возможность свободного обмена между группировками, высокие миграционные способности вида, постоянная смена кормовых культур в севооборотах, изменение структуры посевных площадей, истребительные мероприятия. По-видимому, в большинстве случаев данные экологические группировки достигают лишь уровня экоэлементов [2]. Наличие значительной индивидуальной изменчивости по пищевой избирательности при неглубокой степени дифференциации, вероятно, обеспечивает оптимальный уровень экологической пластичности популяций в «открытых» и флюктуирующих экосистемах. Популяции, существующие в зоне возделывания картофеля (Московская область, горный Дагестан), заметно однороднее по пищевой избирательности. Однако и здесь значительна группа «неразборчивых» особей, за счет которой колорадский жук может осваивать другие кормовые растения.

Уровень изменчивости популяций по пищевой избирательности в отношении разных сортов картофеля значительно ниже, чем для разных пасленовых культур. Растения всех изученных нами 11 сортов картофеля поедались более охотно, чем томат. При совместном возделывании нескольких разных сортов популяции колорадского жука не дифференцируются на сколько-нибудь существенно различимые группировки. Жуки с разных сортов обычно весьма редко облигатно предпочитают «свой» сорт. Вместе с тем у самок при откладке яиц избирательность сортов картофеля может быть более строгой.

В дальнейшем особое внимание следует уделить сопоставлению лабораторных и полевых тестов на пищевые предпочтения, изучению миграций имаго в связи с выбором кормовых растений и анализу их избирательного характера, определению корреляций между избирательностью имаго и личинок колорадского жука, оценке вклада генетических и средовых факторов в изменчивость по пищевой избирательности, изучению морфологической структуры популяций этого вида.

Проведение таких комплексных эколого-генетических исследований позволит наметить новые подходы в стратегии и тактике защиты пасленовых культур от опаснейшего вредителя — колорадского жука.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Воротынцева А. Ф. Биологические особенности колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) как вредителя картофеля, баклажанов, помидоров в центральной зоне Молдавии и меры борьбы с ним. — Автореф. канд. дис., Кишинев. 1971. — 2. Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В. и др. Концепции вида и симпатрическое видообразование. — М.: Изд-во МГУ, 1983. — 3. Закс Л. Статистическое оценивание. — М.: Статистика, 1976. — 4. Кожанчиков И. В. Биологические формы ивового листоеда. — Тр. ЗИН АН СССР, 1946, т. 8, № 1, с. 7—42. — 5. Кожанчиков И. В. Пищевая специализация и значение ее в жизни насекомых. — Энтомол. обозрение, 1951, т. 31, вып. 3—4, с. 323—335. — 6. Михеев А. В., Креславский А. Г., Соломатин В. М. и др. Связи с кормовыми растениями и структура ивовой расы *Lochmaea sarreae*. — Зоол. журн., 1984, т. 63, № 2, с. 209—217. — 7. Соломатин В. М., Михеев А. В., Креславский А. Г. Структура березовой расы *Lochmaea sarreae* и различия экологических групп жуков по физиологическим показателям. — Зоол. журн., 1984, т. 63, № 4, с. 532—539. — 8. Соломатин В. М., Креславский А. Г., Михеев А. В. и др. Внутрипопуляционная экологическая дифференциация у жука-листоеда *Chrysochloa scabrae* на Кавказе. — Зоол. журн., 1976, т. 56, № 8, с. 1163—1171. — 9. Ушатинская Р. С./Отв. ред. Колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata*. — М.: Наука, 1981. — 10. Шапиро И. Д., Хролинский Л. Г. Оценка устойчивости картофеля к колорадскому жуку. — В кн.: Метод, рекомендации по оценке устойчивости картофеля и кукурузы к главным вредителям. Л.: Изд-во ВНИИЗР, 1980, с. 4—35. — 11. Шапиро И. Д. Иммуниет полевых культур к насекомым и клещам. — Л.: Изд-во АН СССР, 1985.

*Статья поступила 5 марта 1987 г.*

#### SUMMARY

Selectivity in different populations of Colorado potato beetle to plants of nightshade family, including various potato varieties, was studied. Essential heterogeneity of individuals was found in all populations, the difference between the samples being rather great. The level of selectivity to different potato varieties is lower than within nightshade family. Some selectivity to different potato varieties was found in females in the period of laying eggs. The ecological structure of Colorado potato beetle populations is discussed.