

УДК: 591.492: 595.78

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)

Фасулати С.Р.

*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).* – Фасулати С.Р. – На примерах колорадского жука и вредной черепашки охарактеризованы основные закономерности микроэволюционных процессов формообразования у насекомых-фитофагов при территориальном расселении и в связи с антропогенными воздействиями, протекающих в условиях двух основных типов агроэкосистем (картофель и зерновые злаки) с различной способностью к саморегуляции. Описана внутривидовая структура обоих видов вредителей, включающая во вторичном ареале колорадского жука 8 аллопатрических рас на уровне экотипов, в северо-восточном фрагменте ареала вредной черепашки – 5 экотипов, выделенных методами фенетики популяций. Обоснована необходимость своевременной индикации и мониторинга адаптогенеза насекомых-фитофагов на уровне популяций к применяемым средствам защиты растений, включая устойчивые к вредителям сорта возделываемых растений.

Ключевые слова: агроэкосистема, вид, ареал, популяция, полиморфизм, микроэволюция, индукторы, морфа, экотип.

Адрес: ГНУ "Всероссийский НИИ защиты растений (ВИЗР)" РАСХН, лаборатория энтомологии и иммунитета растений к вредителям, шоссе Подбельского, д. 3, г. Санкт-Петербург – Пушкин, Россия, 196608; E-mail: vizrspb@mail333.com

*Formation of intraspecific structure at insects in the conditions of agroecosystems on examples of Colorado potatoes beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 (Coleoptera, Chrysomelidae) and Sunn pest *Eurygaster integriceps* Puton, 1881 (Heteroptera, Scutelleridae).* – Fasulati S.R. – On examples of a Colorado potatoes beetle and sunn pest characterizes the basic laws of microevolution processes of form-building at insects-phytophages at territorial moving and in connection with the anthropogenic influences, agroecosystems proceeding in the conditions of two basic types (a potato and grain cereals) with various ability to self-control. Described the intraspecific structure of both species of the wreckers, including in secondary area Colorado potatoes beetle 8 allopatric races at level of ecotype, in a northeast fragment of area sunn pest – 5 ecotype, allocated with methods of phenetic populations. Proved necessity of timely indication and monitoring adaptable genesis insects-phytophages at level of populations to applied protection frames of plants, including grades of cultivated plants steady against wreckers.

Keywords: agroecosystem, species, area, population, polymorphism, microevolution, inductors, morph, ecotype.

Address: Scientific research institute of plants protection of Russian Academy of Agrarian Sciences, highway Podbelsky, h. 3, St.-Petersburg – Pushkin, Russia, 196608; E-mail: vizrspb@mail333.com

Вступлення

Разработка и совершенствование систем интегрированной защиты сельскохозяйственных культур, экологической основой которых являются устойчивые к вредоносным объектам сорта возделываемых растений, требуют знания и учета особенностей приспособительной изменчивости и внутривидовой структуры вредителей и патогенов. Это важно не только для повышения эффективности систем защиты растений, которые должны иметь зональную специфику – в том числе и в связи с

биологической разнокачественностью местных рас и популяций вредоносных биотрофов, адаптированных отбором к условиям разных зон обитания в пределах их видовых ареалов. Научно обоснованные интегрированные системы защиты растений должны обеспечивать, помимо этого, снижение пестицидной нагрузки на агроэкосистемы в целях оздоровления окружающей среды и получения незагрязненной продукции, а также сдерживание процессов адаптации консументов

к применяемым средствам защиты растений и другим факторам антропогенного воздействия на агроэкосистемы в целях предотвращения возможных отрицательных экологических последствий [8, 16, 22, 24]. К наиболее нежелательным из подобных последствий относится, например, появление новых, часто более агрессивных и вредоносных рас или иных внутривидовых форм вредителей или патогенов растений. Это происходит в случаях, когда адаптационный консументов к применяемым против них средствам защиты растений или иным лимитирующим факторам среды проявляется главным образом на популяционном уровне, принимая характер формообразовательной адаптивности - т.е. процессов микроэволюции, ведущих к изменению генетической структуры популяций биологических видов адекватно новым условиям их обитания за счет селективного отбора наиболее приспособленных генотипов. Направленность и темпы этих процессов во многом различны у обитателей разных типов экосистем в зависимости от целого ряда факторов.

Согласно общим положениям популяционной и эволюционной биологии, индукторами микроэволюционных процессов в популяциях живых организмов являются лимитирующие факторы среды, избирательно воздействующие на разные генотипические формы «вида-мишени» и вызывающие, таким образом, селективный отбор тех его внутривидовых форм, которые имеют адаптивные преимущества в изменившихся условиях обитания. В связи с этим процессы микроэволюции, независимо от факторов-индукторов и типа экосистем, особенно ускорены у наиболее изменчивых биологических видов, отличающихся высокой степенью полиморфизма генетической природы [2, 20, 37, 39]. Известно, что чем более изменчив вид, тем шире и его экологическая пластичность, характеризующая широту адаптивного и эволюционного потенциала вида. Данный потенциал может быть реализован посредством микроэволюционных преобразований структуры популяций вида при изменениях условий их обитания. Весьма часто условия обитания видов, населяющих как естественные, так и антропогенные экосистемы (в том числе агроэкосистемы), меняются вследствие их территориального расселения, приводящего к формированию видовых ареалов. В связи с этим микроэволюционные процессы обычно интенсивно протекают в популяциях видов-вселенцев, или адвентивных видов, на этапах их акклиматизации и натурализации в новых местообитаниях, и рассматриваются как неотъемлемая часть процессов биологических

инвазий [1]. В результате практически все широкоареальные виды, освоившие различные природно-климатические зоны, характеризуются сложной внутривидовой структурой, сложившейся на основе географической изменчивости популяций и представленной серией аллопатрических надпопуляционных форм расового уровня - экотипов, геотипов, подвидов и т.п. [2, 15, 18, 20, 37]. В то же время, как отмечают те же авторы, в природе не менее редки и явления симпатрического формообразования, вызываемые изменениями условий питания видов (например, формирование симпатрических "рас по хозяину") и другими микростациональными факторами.

Наиболее известным, классическим примером адвентивного экологически пластичного вида, отличающегося высокими темпами территориальной экспансии и освоившего целый ряд новых для себя видов кормовых растений, среди насекомых-фитофагов является колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae), находящийся с 1959 г. в состоянии перманентного «экологического взрыва». Его экологическая пластичность, обусловленная широким спектром адаптационного полиморфизма по многим параметрам и другими биологическими особенностями, сформировавшимися в ходе сопряженной эволюции жука с насыщенными ФАВ пасленовыми растениями в полузасушливых горных полупустынях юго-запада США [7, 8, 24, 30], весьма способствует успешной адаптивности жука в широком диапазоне экологических условий. Однако становится очевидным, что в этом отношении колорадский жук не уникален, и аналогичные свойства типичны для всех массовых вредителей, относимых к числу доминирующих и особенно супердоминантных видов фитофагов важнейших сельскохозяйственных культур, любой из которых может служить моделью антропогенной микроэволюции насекомых в условиях разных типов агробиоценозов. Помимо колорадского жука, это клоп вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae), хлопковые совки рода *Heliothis* (Lepidoptera, Noctuidae), гессенская муха *Mayetiola destructor* Say (Diptera, Cecidomyiidae), бурая рисовая цикадка *Nilaparvata lugens* Stal. (Homoptera, Delphacidae), и целый ряд других. Представляется, что подобные виды фитофагов оказались способными к освоению не только новых видов и форм кормовых растений, но и всего комплекса крайне нестабильных условий агробиоценозов, и в результате - к трансформации из нейтральных в массовые

вредоносные виды только благодаря более широкому спектру адапционного полиморфизма по сравнению со своими ближайшими сородичами (табл. 1). Видимо, не случайно вредители-доминанты и супердоминанты составляют в соответствующих родах растительных насекомых очевидное меньшинство от общего количества видов своего рода, обладающих чертами сходства пищевой специализации [24, 34].

Микроэволюционные процессы у насекомых, населяющих агроэкосистемы, могут быть индуцированы естественными абиотическими факторами, что наблюдается при акклиматизации адвентивного вида в случае инвазии его популяции за пределы зоны климатического оптимума, если вид является полиморфным по параметрам абиотических адаптаций. Однако в условиях агропроизводства индукторами микроэволюционных процессов у консументов чаще становятся факторы

антропогенного воздействия на агроэкосистемы, важнейшими из которых являются устойчивые к вредителям виды и сорта возделываемых растений, а также широко используемые химические и микробиологические средства защиты растений [8, 24]. С одной стороны, преимущественное возделывание сортов сельскохозяйственных культур, сочетающих высокие потребительские качества с устойчивостью к болезням и вредителям, является основой экологической оптимизации систем интегрированной защиты растений. В то же время к ряду устойчивых сортов тех или иных культур, которые обладают механизмами иммунологической защиты преимущественно избирательного воздействия на внутривидовые генотипические формы фитофагов и индуцируют селективный отбор их отдельных генотипов, возможна ускоренная адаптация соответствующих видов вредителей на популяционном уровне.

Таблица 1. Доля массовых вредителей, относимых к сверхдоминантным видам в энтомофауне агробиоценозов, в некоторых родах насекомых

Род насекомых (отряд, семейство)	Количество видов:		Наиболее характерные представители
	все в роде	массовых вредителей	
Leptinotarsa (Coleoptera, Chrysomelidae)	48	1	Колорадский жук
Lema (Coleoptera, Chrysomelidae)	12*	2	Пьявицы: красногрудая, рисовая
Diabrotica (Coleoptera, Chrysomelidae)	14-15	2	Западный кукурузный жук
Anisoplia (Coleoptera, Scarabaeidae)	25*	1	Хлебный жук кузька
Eurygaster (Heteroptera, Scutelleridae)	15	2	Клопы-черепашки: вредная, маврская
Oscinella (Diptera, Chloropidae)	12	2	Шведские мухи
Heliothis (Lepidoptera, Noctuidae)	>30	3	Хлопковые совки

* В пределах территории бывшего СССР (Определитель насекомых ЕЧ СССР, 1965, т.2)

Среди видовых и сортовых признаков растений, определяющих их устойчивость к членистоногим вредителям, избирательным воздействием на разные генотипы фитофагов обладают механизмы физиологического и оксидативного барьеров иммуногенетической системы растений, т.е. физиологически активные вещества (ФАВ) вторичного обмена растений и продукты их окисления [4, 5, 7, 24]. Присутствие в тканях и органах растений таких веществ, многие из которых токсичны, является характерной особенностью, например, различных видов пасленовых, крестоцветных, тыквенных растений, хлопчатника и других культур. Трофически связанные с этими культурами виды насекомых-фитофагов и их природные популяции обычно полиморфны по показателям чувствительности к тем или иным ФАВ своих растений-хозяев. В связи с этим

ФАВ в повышенных концентрациях, являясь защитными механизмами («природными инсектицидами»), например, большинства устойчивых к вредителям форм картофеля, овощных пасленовых культур и хлопчатника, при широкомасштабном возделывании таких сортов одновременно индуцируют ускоренный селективный отбор более агрессивных генотипов таких опасных вредителей, как колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) и хлопковая совка *Helicoverpa armigera* Hbn. (Lepidoptera, Noctuidae). Это приводит к формированию резистентности к ФАВ, что сопровождается потерей такими сортами своей устойчивости к вредителям в связи с микроэволюционными преобразованиями структуры их популяций. Теми же биологическими особенностями специализированных фитофагов растений с

высоким содержанием ФАВ обусловлено и ускоренное, при преобладании движущей формы естественного отбора, формирование их популяциями резистентности к инсектицидам различных химических классов, поскольку они обычно также основаны на ФАВ [24, 27]. С другой стороны, преобладание у растений защитных механизмов неизбирательного действия, относимых в основном к морфологическому, ростовому, атрептическому, ингибиторному, органогенетическому барьерам, не провоцирует в популяциях фитофагов ускорения формообразовательной адаптивности в связи с равной элиминацией особей разных генотипов, и способствует сохранению исходной генетической структуры популяций консументов при преобладании стабилизирующей формы отбора.

Наконец, темпы формообразовательных процессов в популяциях консументов во многом зависят от степени структурно-функциональной целостности всей экосистемы, чем определяется ее способность к саморегуляции и поддержанию экологического равновесия (гомеостаза). В ненарушенных, сбалансированных в видовом отношении природных биогеоценозах все эволюционные явления обычно протекают плавно, замедленно и сопряженно у всех компонентов сообщества, имея вид так называемой «когерентной эволюции» при преобладании стабилизирующей формы естественного отбора [14, 19]. Ее темпы у насекомых в природе на 5-6 порядков ниже потенциально возможных в связи с неослабленным функционированием механизмов биоценотической регуляции. Если же экосистема дезинтегрирована (в том числе в результате антропогенных воздействий), то в ней вследствие обеднения видового биоразнообразия предельно ослаблено действие биоценотических факторов сдерживания. При их отсутствии эволюционные процессы в неравновесных экосистемах принимают вид «некогерентной эволюции» (термин тех же авторов). Она, наоборот, отличается резким преобладанием движущей формы отбора и многократно ускоренными темпами, которые фактически определяются только популяционно-генетическими свойствами каждого отдельного компонента ценоза.

Агрэкосистемы как рукотворные сообщества обычно несбалансированы в структурно-функциональном отношении. Однако и их способность к саморегуляции значительно различается в зависимости от свойств растения-продуцента, т.е. вида и сорта возделываемой культуры, и наиболее существенными из таких свойств являются названные выше видовые и сортовые признаки, определяющие устойчивость растений к

фитофагам. Очевидно, что вторичные ФАВ растений и продукты их окисления, избирательно действующие на разные генотипы фитофагов и индуцирующие их адаптиогенез на популяционном уровне, являются факторами дестабилизации всего агробиоценоза – особенно в сочетании с массивным применением инсектицидов против адаптирующихся к ФАВ вредителей. Напротив, механизмы неизбирательного действия, принадлежащие к атрептическому, ингибиторному и другим барьерам иммуногенетической системы растений, способствуют сохранению целостности и повышают устойчивость всего сообщества [24].

Типичными примерами агробиоценозов названных двух основных типов являются соответственно посадки картофеля и посевы зерновых злаков, а наиболее наглядно иллюстрируют закономерности адаптиогенеза фитофагов в их специфических условиях такие виды вредителей-супердоминантов, как колорадский жук и клоп вредная черепашка.

Материалы и методы исследований

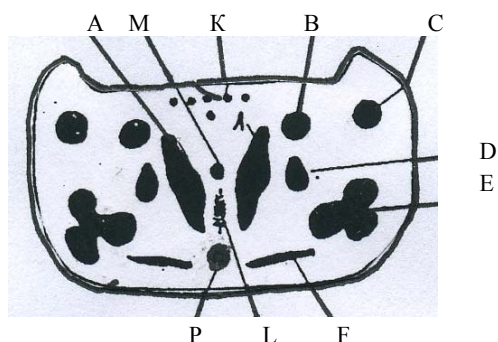
В исследованиях микроэволюционных процессов и внутривидовой структуры у любых биологических видов применяются различные методы популяционной биологии и внутривидовой систематики, позволяющие без проведения специальных генетических исследований достаточно надежно выявлять и разграничивать их популяции и другие биотаксономические единицы, различающиеся по своей генетической структуре и эпигенетическому ландшафту. Этим требованиям отвечают классические методы фенетики популяций (феногенетики) для анализа структуры видов, полиморфных по признакам внешней морфологии особей [22, 28, 40], обобщенные А.Г. Васильевым [2]. Они технически просты, не требуют дорогостоящей аппаратуры и реактивов, и в то же время часто более информативны, чем тонкие инструментальные методы молекулярной систематики, включающие ДНК-баркодинг с использованием RAPD- и ПЦР-анализа [2, 17].

Колорадский жук и клопы-черепашки обладают полиморфизмом рисунка тела имаго и потому весьма удобны для изучения микроэволюционных процессов у насекомых-фитофагов методами феногенетики. Применительно к этим видам нами адаптированы феногенетические методы анализа популяционной структуры видов с проявлениями рисуночно-цветового полиморфизма, основанные на определении и сравнении частот встречаемости морф (морфотипов) в их популяциях, обитающих в

разных экологических условиях [8, 24, 31, 32, 33].

Так, у колорадского жука мы выделили и учитываем 9 морф имаго по признакам рисунка центральной части переднеспинки жуков, а у

вредной черепашки и родственных ей видов – 4 морфы имаго в зависимости от наличия, степени выраженности или отсутствия узора на верхней стороне тела клопов, а также от плотности (светлоты) фона их окраски (рис. 1).



ФЕНЫ	Пятна А и В слиты с обеих сторон: фен АВ	Рисунок несимметричный – пятна А и В слиты с одной стороны: фен (АВ)	Пятна А и В разделены: фен В
Пятно Р меланизировано (черное): фен Р	 Морфа № 1	 Морфа № 2	 Морфа № 3
Пятно Р не меланизировано (серо-желтое, бурое, желто-бурое): фен (р)	 Морфа № 4	 Морфа № 5	 Морфа № 6
Пятно Р отсутствует: фен (-)	 Морфа № 7	 Морфа № 8	 Морфа № 9

Рис. 1. Морфы (морфотипы), тестируемые по рисунку центральной части переднеспинки имаго колорадского жука. Вверху – схема узора переднеспинки имаго колорадского жука с буквенными обозначениями пятен (Кохманюк, 1982); внизу в таблице представлены 9 морф (морфотипов), различающихся по фенам центральной части узора переднеспинки жука (Фасулати, 1985, 1988).

Фактический цвет тела клопов (тон окраски) не принимается во внимание, так как появление угольно-черных особей (меланистов) обычно связано с модификациями, а природа других различий окраски тела клопов-черепашек (заметных главным образом у сухих коллекционных экземпляров) не ясна и предположительно связана с условиями

фиксации, сушки и хранения насекомых. У обоих изучаемых видов насекомых, согласно общим правилам выбора фенов или их аналогов [2], рассматриваемые нами морфы различаются по дискретным неметрическим пороговым признакам, не сцепленным с полом, и представляют собой фенетические композиции - сочетания отдельных фенов.

Внутривидовая изменчивость по названным группам признаков проявляется сходным образом как у всех близких видов жуков-листоедов рода *Leptinotarsa* Stal., так и у всех близких видов клопов-черепашек рода *Eurygaster* Lap., полностью соответствуя закону Н.И. Вавилова о гомологических рядах в наследственной изменчивости. В связи с этим генетическая природа наблюдаемого рисуночного полиморфизма имаго в обоих родах насекомых не вызывает сомнений, и поэтому использование названных признаков и морф в качестве фенотипов представляется вполне правомочным.

Сравнительный фенетический анализ популяций колорадского жука и вредной черепашки в наших исследованиях сочетается с использованием стандартных лабораторных методов популяционной экологии насекомых [31], элементов ареалографии видов, а также методик ВИЗР по изучению устойчивости форм растений к вредителям [9, 10].

Результаты исследований и их обсуждение
Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). Вся 150-летняя история территориальной экспансии данного вредителя, начиная с 1859 г., является одним из наиболее наглядных примеров ускоренной, некогерентной микроэволюции вагильного адвентивного вида насекомого вследствие биологических инвазий или антропогенных воздействий на агробиоценозы. На его же примере, по нашим данным, четко проявляются общие черты и основные этапы процессов биологических инвазий адвентивных видов в целом [1] и выявляются специфические особенности этих процессов у насекомых-фитофагов в условиях агроэкосистем [9, 23, 24, 34]. Высокие темпы микроэволюции колорадского жука обусловлены широким спектром адаптационного полиморфизма и другими биологическими особенностями самого вредителя, насыщенностью пасленовых растений вторичными ФАВ типа гликоалкалоидов, а также практическим отсутствием в посадках картофеля биоценологических факторов сдерживания, включая низкую долю устойчивых к жуку сортов и отсутствие специализированных природных энтомофагов вредителя в фауне Евразии. Все это способствует дестабилизации и дезинтеграции агробиоценозов картофеля и овощных пасленовых культур, особенно в зонах вселения и акклиматизации колорадского жука,

где он еще является чужеродным видом-вселенцем [23, 24] и вследствие этого в случаях успешной акклиматизации проявляет все признаки типичного "вида-загрязнителя", пагубного для экосистем зон инвазий [1].

О высоких темпах адаптационного колорадского жука почти во всех зонах его инвазий том свидетельствует уже сам факт расширения его видového ареала за 150 лет перманентного экологического взрыва примерно в 3 тысячи раз [8]. Только в России и сопредельных странах всего за 54 года (с 1956 г.) вредитель продвинулся с запада на восток на 5000 км – от Калининграда до Минусинска, охватив в последние 10-15 лет полностью или частично территории Ленинградской, Архангельской областей, Карелии и многих районов Сибири, где постоянное обитание этого вида ранее представлялось невозможным [24, 33, 34]. В последние 10 лет также возник и непрерывно расширяется изолированный от основного ареала вида его дальневосточный очаг в Приморском крае.

Применение методов фенетики популяций насекомых позволило нам картировать в восточной части вторичного ареала колорадского жука 8 надпопуляционных эколого-географических форм на уровне экотипов: северный, центральный, промежуточный, юго-восточный, южный, западно-казахстанский, среднеазиатский (рис. 2), а в последние годы – также сибирский.

Они представляют собой внутривидовые аллопатрические группировки - популяционные комплексы, территориально соответствующие основным агроклиматическим зонам и различающиеся выявленными среднестатистическими характеристиками фенетической структуры по частотам встречаемости 9 морф имаго жука в местных популяциях вида. Как видно на рисунке, различия параметров фенооблика экотипов жука достигают уровня смены доминирующих морф, каковыми являются: в популяциях северного экотипа, по средним многолетним данным – 1-я, юго-восточного и южного – 6-я, всех азиатских экотипов – 3-я морфа. Дальневосточный очаг вида в этом плане пока не может быть объективно охарактеризован, так как на первом этапе инвазий, т.е. в зонах вселения и акклиматизации адвентивного вида, эпигенетический ландшафт и, соответственно, параметры фенооблика его популяций еще не сложились.

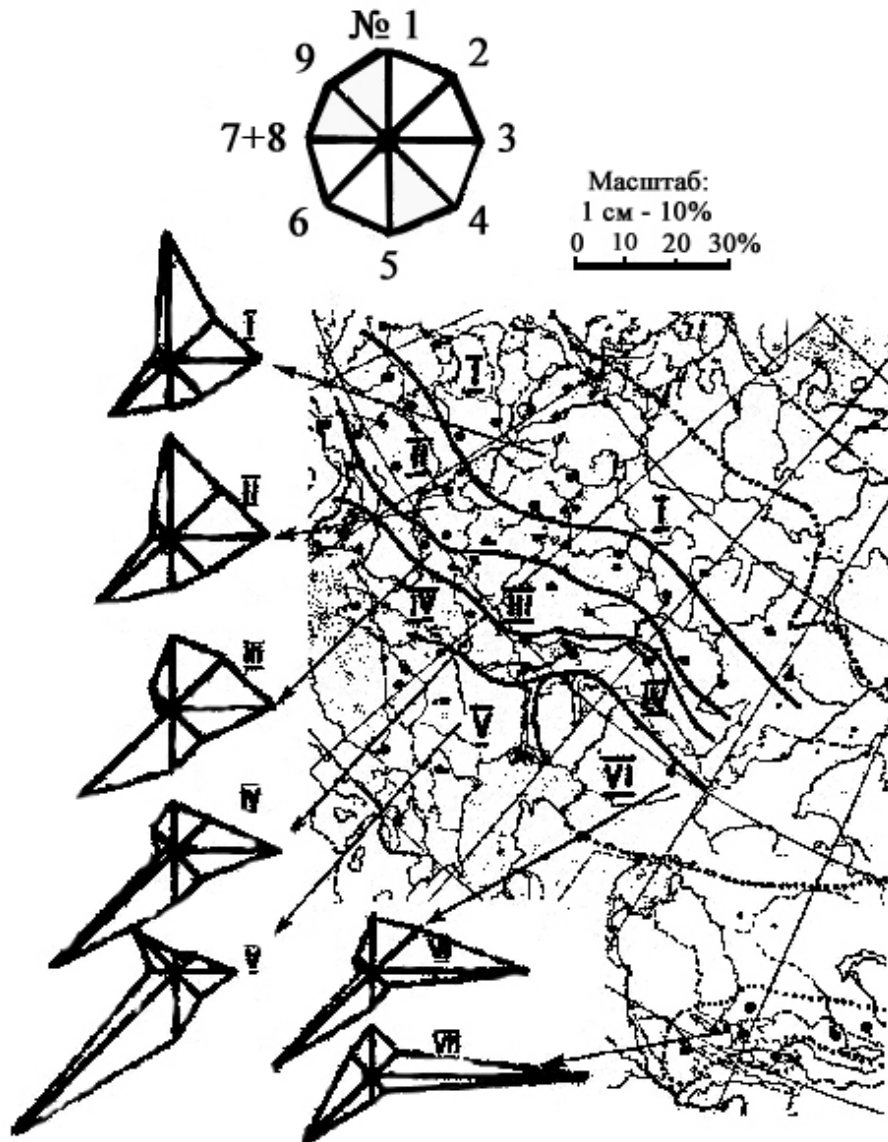


Рис. 2 Фенетическая структура экотипов колорадского жука, выделенных в восточном фрагменте его вторичного ареала (по Вилкова, Фасулати, 2001).

На диаграммах показаны средние частоты встречаемости 9 морф имаго (в %), выделенных в основных агроклиматических зонах.

Сверху над рисунком – порядок изображения частот морф на осях диаграмм и масштаб.

Экотипы колорадского жука: I – северный, II – центральный, III-промежуточный, IV – юго-восточный, V-южный, VI – казахстанский, VII- среднеазиатский.

Пунктиром показана средняя граница ареала колорадского жука в 2000 году, точками – географические популяции жука, изучавшиеся в ВИЗР методами фенетики в 1978 г.

Выделенные экотипы колорадского жука различаются по многим эколого-физиологическим параметрам, что свидетельствует об индуцировании процессов внутривидовой дивергенции вредителя различными факторами экзогенного воздействия на его популяции. По нашим

данным, в Ленинградской области и на сопредельных территориях европейского Севера, а также в Средней Азии и в Сибири была вполне вероятной индукция микроэволюционных процессов в инвазийных популяциях колорадского жука непосредственно абиотическими факторами и

прямой отбор его генотипических адаптивных форм: в Северо-Западном регионе РФ - с пониженными требованиями к теплу, в Средней Азии – наиболее термофильных, а на Урале и в Сибири – самых морозостойких [24, 35]. Так, у личинок северного экотипа жука из Ленинградской области ускорены темпы развития по сравнению с личинками южного экотипа из Дагестана, особенно на фоне низких (16-17°C) постоянных температур в условиях лабораторного эксперимента (табл. 2). Очевидно, отбор наименее теплолюбивых генотипов жука в условиях Ленинградской, Псковской, Новгородской, Вологодской областей предопределил возможность акклиматизации вида в данном регионе, успех которой подтверждают также наблюдаемые нами факты ежегодного развития во всех районах Ленинградской области одной полной и неполной второй генерации вредителя в течение

всего периода его постоянного обитания, начиная с 1998 года.

Однако более распространены случаи индуцирования микроэволюционных процессов в популяциях колорадского жука физиологически активными веществами и другими антропогенными факторами, связанными с агропроизводством. Об этом свидетельствуют и свойственные каждому экотипу вредителя широкие пределы микростабиальной (биотопической) изменчивости фенотипа их популяций. Так, всего за 50 с небольшим лет, с 1954 г., жук сформировал популяции с высокими показателями резистентности к большинству применяемых инсектицидов любой химической природы [23, 24, 27]. Популяции жука с высоким уровнем резистентности к пиретроидным препаратам обычно отличаются повышенной частотой встречаемости особей морф №№ 3, 6 и 9.

Таблица 2. Сравнительная продолжительность развития личинок и куколок второй генерации северной и южной рас колорадского жука при различной температуре среды. ВИЗР, лабораторный опыт, 2003 г.

Средняя температура за период развития, °С	Экотип колорадского жука	Повторность опыта	Минимальная продолжительность развития преимагинальных фаз в днях (среднее ± ошибка) и уровень значимости различий:		
			Личинки	Предкуколки и куколки	Все развитие без фазы яйца
+ 17 ... 18	Северный * Южный ** <i>P</i>	12	21,4 ± 0,7	20,7 ± 0,5	42,1 ± 1,2
		14	29,1 ± 1,6 <i>0,05</i>	23,4 ± 2,2 -	52,5 ± 3,9 <i>0,05</i>
+ 20 ... 21	Северный Южный <i>P</i>	9	20,4 ± 0,5	18,9 ± 1,4	39,3 ± 1,5
		7	19,5 ± 0,8 -	19,3 ± 1,2 -	39,6 ± 2,1 -
+ 24 ... 25	Северный Южный <i>P</i>	7	13,8 ± 0,7	11,5 ± 0,4	25,3 ± 0,6
		18	16,9 ± 0,6 <i>0,01</i>	11,8 ± 0,3 -	28,7 ± 0,8 <i>0,01</i>
+ 27 ... 28	Северный Южный <i>P</i>	13	12,1 ± 1,2	14,7 ± 1,6	26,8 ± 1,7
		15	14,5 ± 0,9 -	15,0 ± 1,7 -	29,5 ± 1,7 -

* Популяция колорадского жука из Ленинградской области (природные кладки яиц);

** Популяция из Республики Дагестан (сбор имаго З.Ш.Дибировой; разведение в лаборатории).

Имеются примеры постепенной адаптации популяций колорадского жука к ряду устойчивых сортов картофеля в зонах их массового возделывания – таких, как сорта Огонек, Гатчинский, Зарево, Раменский и др., а также к культуре томата в тех районах США и юга Европы, где томат традиционно преобладает в площадях посадок пасленовых культур [9, 23, 24, 32, 35, 42, 44]. На посадках видов и сортов пасленовых растений, насыщенных ФАВ и способных индуцировать адаптационный генез популяций вредителя за счет селективного отбора тех или иных его

генотипов, фенетическая структура соответствующих микростабиальных популяций вредителя обычно отличается от типичной для его местной географической расы (экотипа), и в ней чаще всего повышена доля особей морфы № 1 – как, например, на посадках устойчивого к жуку сорта картофеля Петербургский в Ленинградской области (табл. 3) или на посадках сортов Зарево и Раменский, на массивах межвидовых селекционных форм картофеля, на посадках томата в других регионах (рис. 3).

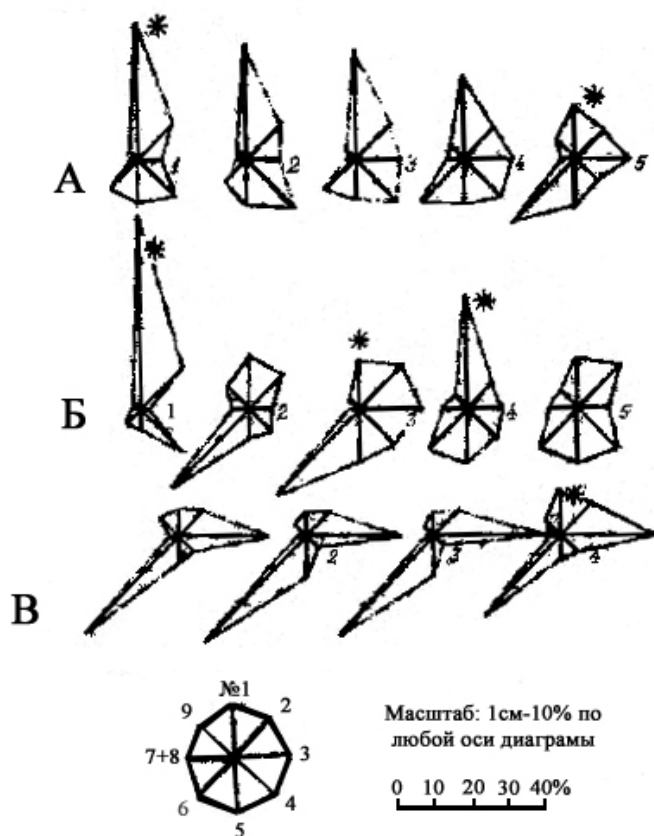


Рис. 3 Примеры различной фенетической структуры локальных популяций колорадского жука на посадках разных видов и сортов пасленовых растений (частоты встречаемости 9 морф имаго в % к общему числу особей).

А – в Киевской области в 1982 г (сбор имаго 3 августа на полях ОПХ «Немешаево» Украинского НИИКХ): 1-сорт картофеля Зарево (выборка 232 жука); 2- сорт Гатчинский (5252); 3 – сорт Незабудка (416); 4-сорт Темп (983); 5 – сорт Полесский розовый (576);

Б – в Московской области в 1990 году (сбор имаго 16 августа на коллекционном поле МО ВИР): 1- массив межвидовых гибридов картофеля с преобладанием высокоустойчивых форм (выборка 105 жуков); 2- сорт Невский (125); 3-сорт Искра (118); 4 – сорт Зарево (115); 5- сорт Истринский (173);

В – в Самарской области в 2000 году (сбор имаго 12 августа на полях Поволжского НИИСС): 1- сорт картофеля Ермак (выборка 241 жук); 2 - сорт Ресурс (336); 3- сорт Дезирэ (319); 4 – посадка томатов (213).

* Звездочками возле диаграмм отмечены варианты с устойчивыми к вредителю формами кормовых растений.

В то же время для жуков северного экотипа вида оптимальным кормом ныне является только картофель, а неблагоприятным, в отличие от его более южных форм (включая закарпатскую и молдавскую) – культура не только томата, но и баклажана. При питании личинок их листьями в лабораторных опытах общая преимагинальная выживаемость особей из Ленинградской области на обеих овощных культурах почти одинаково низкая и обычно составляет 5-30%. Очевидно, это является прямым доказательством того, что в Ленинградскую область проникли особи популяций вредителя, расселявшихся в течение почти 80 лет из Франции по территории Европы «северным» путем, т.е. через северные районы Германии, Польши, далее через

Калининградскую область, страны Балтии, Псковскую и (или) Новгородскую области, где они реально не сталкивались в полевых условиях с культурами томата и баклажана и потому остались не адаптированными к ним обеим.

В целом роль биотических и других антропогенных факторов, т.е. видовых и сортовых особенностей возделываемых растений-хозяев, а также применяемых средств защиты растений на основе ФАВ, в индуцировании дивергентных микроэволюционных процессов у колорадского жука, а следовательно, и в формировании его внутривидовой структуры в расширяющемся ареале представляется более весомой, чем роль климата.

Таблица 3. Примеры различий фенетической структуры локальных субпопуляций колорадского жука на посадках разных сортов картофеля в Ленинградской области в 1-м летнем поколении имаго

Сорта картофеля	Выборка жуков, n = 100%	Частоты встречаемости (доли в % к общему числу особей) морф №№ 1-9 переднеспинки имаго:								
		№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7	№ 8	№ 9
1999 год, коллекционное поле ВИР им. Н.И.Вавилова (г. Пушкин), сбор жуков 28 июля										
Невский	91	18,7 a	11,0 a	23,1 a	4,4 a	6,6 a	35,1 a	0	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	0	1,3
Лиза	117	14,5 a	3,4 b	27,3 a	15,4 b	13,7 b	17,9 b	2,6	2,6	2,6
Дориза *	115	27,0 b	14,8 a	34,7 b	4,4 a	4,4 d	13,0 b	0	0	1,7
2001 год, сортоиспытательный участок Гатчинского района Ленинградской обл. (с. Рождествено), сбор жуков 15 августа										
Луговской	138	22,5 a	12,3	15,2 a	26,1 a	7,2 a	10,1 a	2,9	2,2	1,5 a
Петербургский *	142	34,5 b	16,2	10,5 b	16,2 b	9,2 a	9,2 a	2,1	2,1	0 a
Пушкинец	97	23,7 a	13,4	17,4 a	13,4 b	11,3 b	12,4 b	1,0	1,0	6,2 b
2004 год, Гатчинский район Ленинградской обл., посадки картофеля Меньковской ОС Агрофизического НИИ, сбор жуков 22 августа										
Невский	115	26,9 a	16,5	13,0	17,4	14,8 a	9,6 a	0,9	0,9	0
Петербургский *	120	40,0 b	15,0	12,5	15,9	7,5 b	8,3 a	0,8	0	0
Снегирь	114	32,5 a	12,3	10,5	14,9	9,5 b	14,9 b	0,9	0	3,5
Луговской	231	26,4 a	13,4	15,2	16,4	10,8 b	13,0 b	0,9	2,2	1,7
2004 год, Карельский перешеек: поля хозяйств Всеволожского и Приозерского районов Ленинградской обл., сбор жуков 31 августа										
Луговской	164	36,0 a	12,2 a	9,2 a	20,7 a	12,8 a	7,3 a	0	2,5	1,3
Невский	198	31,3 a	8,6 b	15,1 b	17,7 a	12,1 a	11,6 b	1,0	1,0	1,5
Петербургский *	135	40,8 b	11,9 a	18,5 b	13,3 b	6,7 b	8,1 a	0	0,7	0
* сорта, устойчивые к колорадскому жуку; a, b – значимые различия сортовых вариантов (P > 0,95)										

Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae).

Этот вид также характеризуется динамическим ареалом, который в настоящее время, по нашей оценке, превышает по площади первоначальный (анцестральный) ареал черепашки в 4-5 раз и продолжает расширяться путем диффузии [23]. Считается, что изначально вид обитал только в горных районах Передней и Средней Азии, включая Кавказ, а расселение его на окружающих обширных равнинных территориях в пустынной и субтропической зонах Азии и в степной зоне Восточной Европы произошло в последнее тысячелетие (по некоторым данным – в последние 400 лет) по мере возрастания численности населения и расширения зон возделывания зерновых злаков в соответствующих регионах [6]. Имеются основания признать, что в последнее столетие данный вредитель, отнесенный наравне с колорадским жуком к категории супердоминантных видов, существует в основных районах товарного производства зерна также в состоянии «экологического взрыва», поскольку очевидны характерные черты этого явления.

Так, проведенный нами анализ разрозненных и фрагментарных данных литературы о географическом распространении вредной черепашки [3, 11, 12, 13, 16, 21, 23, 25, 26, 38, 43] свидетельствует об ускорении диффузного расширения ее ареала на северо-запад и северо-восток с конца 30-х гг. XX века по настоящее время, с проникновением вида в этот период в ряд районов лесостепной зоны России, Украины и Молдавии, в Румынию, Болгарию, Венгрию, в западные и восточные области Казахстана (с разных направлений) и в Алтайский край. В связи с этим вредная черепашка также должна рассматриваться как адвентивный вид для многих регионов, хотя и обладающий значительно более медленными, чем у колорадского жука, темпами территориальной экспансии вследствие меньшей вагильности [23]. Необходимо отметить, что расселение вредной черепашки в Румынии (куда клоп проник из Молдавии) в направлении с востока на запад и северо-запад с огибанием Карпатской дуги с юга в период с 1939 по 2000 г. [43] и по территории Венгрии [21] создают реальную угрозу проникновения вредителя в низменную юго-западную часть Закарпатской области со стороны этих стран в любой следующий год, и нельзя даже исключить того, что вредная черепашка, если ее как следует поискать, здесь уже обитает. Далее, с 50-х гг. XX века устойчиво возрастают численности и вредоносность клопа, учащаются вспышки его массового размножения, а в ряде районов

Северного Кавказа в последние годы выявляются популяции вредителя с более чем 50-кратным показателем резистентности к применяемым инсектицидам. Все это предполагает активизацию адаптивных процессов у черепашки на популяционном уровне.

Это подтверждают результаты проведенного нами фенетического анализа структуры популяций черепашки в пределах северо-восточного фрагмента ее видového ареала по собственной методике [23, 33]. На данной территории нами выделены 5 аллопатрических рас черепашки на уровне экотипов, три из которых населяют степную зону Восточной Европы и Западного Казахстана (рис. 4).

В их фенетической структуре четко прослеживается смена доминирующих морф клопа с возрастанием частоты 1-й морфы (с контрастным темно-серо-белым и иногда черно-белым узором тела почти без полутонов) в направлении с юга на север и северо-запад. Ее средняя доля в популяциях северо-степного экотипа черепашки, например, в Самарской и Воронежской областях, превышает 55%, тогда как в Краснодарском крае (южно-степной экотип) численно преобладают клопы 2-й морфы (с малококонтрастным черно-серым или светло-серо-белым полутональным узором), а в Средней Азии частоты встречаемости 1, 3 и 4-й морф почти одинаковы (рис. 5). Если же учесть, что в Средней Азии, судя по коллекционным материалам ЗИН РАН и ВИЗР, преобладают отсутствующие в Европе клопы яркой желто-оранжевой окраски (все европейские клопы в живом состоянии, за исключением иногда встречающихся меланистов – почти нейтрально-серые с весьма небольшим цветным оттенком), а также встречаются особи с бесформенными размытыми пятнами вместо типичного «мраморного» узора (пока нами эти признаки в качестве фенотипов не использовались), то не исключено, что европейские и среднеазиатские группировки популяций вредной черепашки могут принадлежать и к разным подвидам *E. integriceps*. Что касается микростадиальной изменчивости фенетической структуры популяций черепашки, то на примере Ростовской области показаны различия фенотипа локальных популяций вредителя в зависимости от уровня инсектицидного пресса на посевах зерновых злаков (табл. 4). Так, в большинстве хозяйств Азовского, Аксайского, Кагальницкого, Неклиновского и Тарасовского районов, где длительное время проводились сплошные обработки посевов зерновых злаков пиретроидными препаратами, в местных популяциях черепашки возрастает частота встречаемости клопов 1-й морфы как на севере

ареала вида [23]. Различия же частот встречаемости морф черепашки в выборках клопов с посевов разных видов и сортов

кормовых растений выражены слабее, чем у колорадского жука.

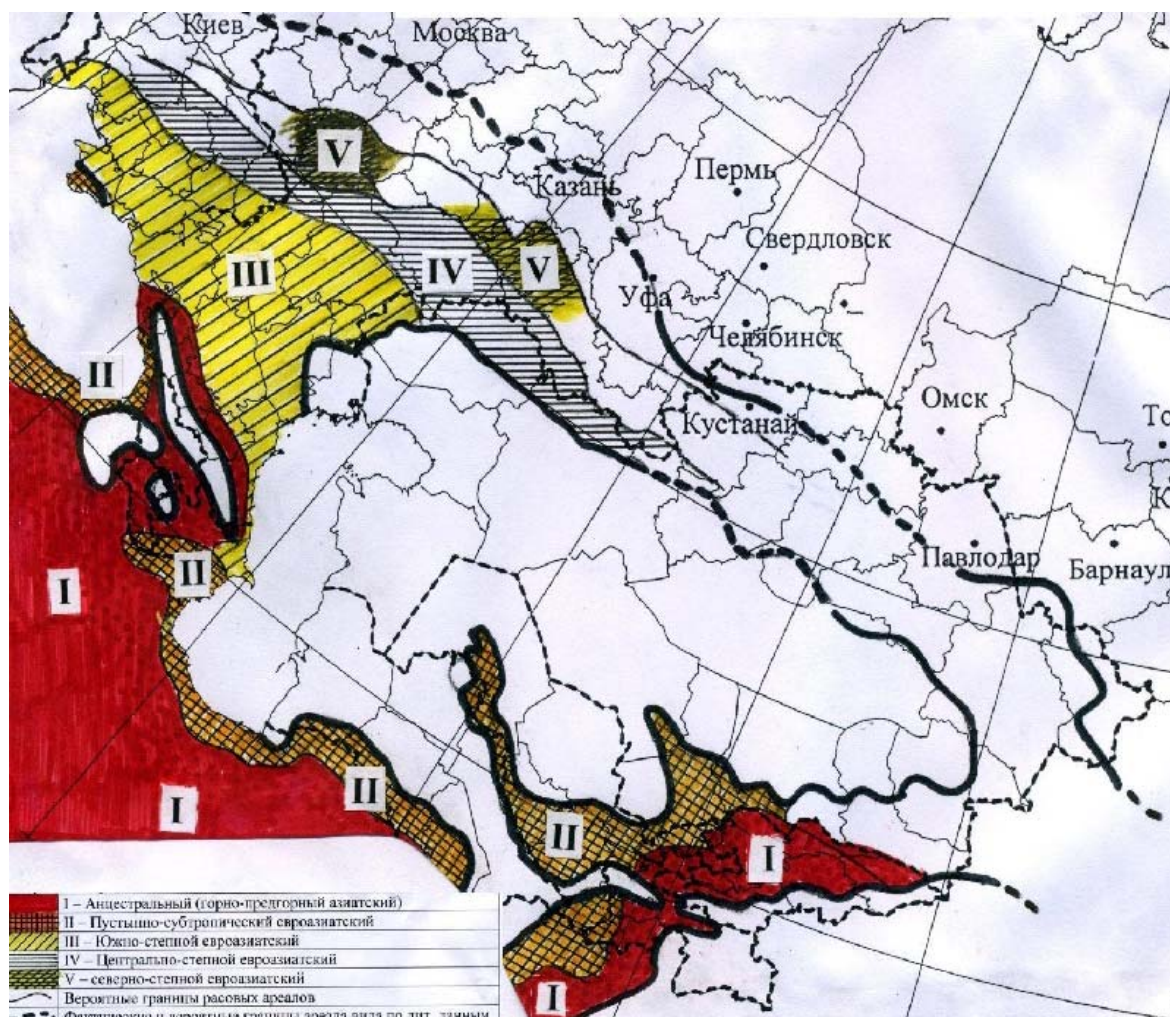
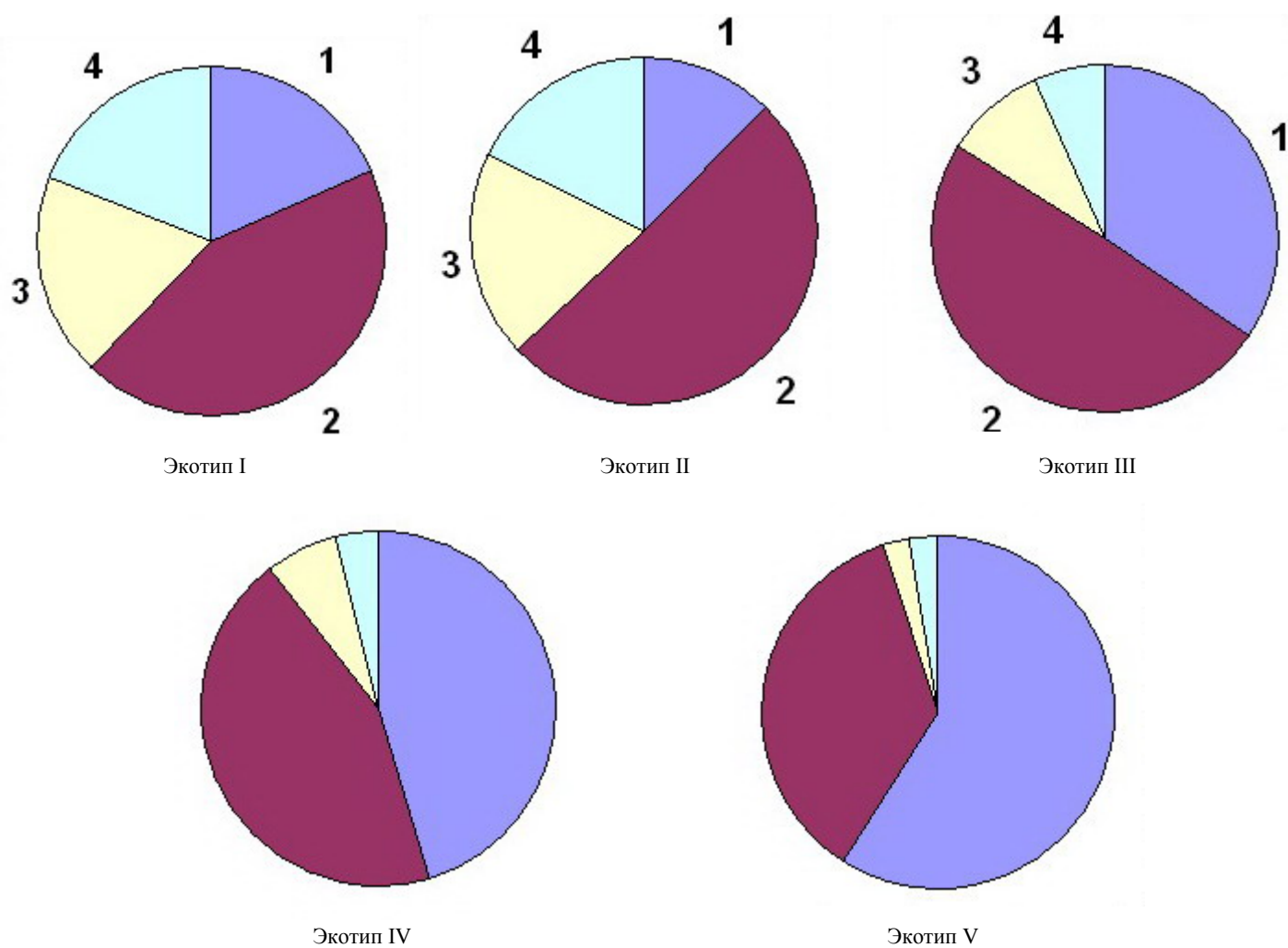


Рис. 4. Экоотипы вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put., выделенные в северно-восточном фрагменте ее ареала методами фенетики популяции. По: Павлюнин и др., 2008

Таблица 4. Фенетическая структура популяций вредной черепашки в различных районах Ростовской области, летнее поколение

№ р-на	Название района	Объем материала:		Средние частоты встречаемости морфотипов имаго в %, $X \pm s$			
		выборок	клопов	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
1	Сальский	9	1107	33,7 ± 2,37 a	54,5 ± 1,81 a	6,0 ± 0,93 a	5,8 ± 0,77 a
2	Егорлыкский	13	2010	37,2 ± 2,90 a	57,0 ± 2,28 a	2,3 ± 0,52 b	3,5 ± 0,96 b
3	Кагальницкий	1	126	64,3 d	34,9 c	0 c	0,8 c
4	Семикаракорский	5	847	47,3 ± 1,98 b	48,1 ± 1,78 b	2,6 ± 0,72 b	2,0 ± 0,60 bc
5	Азовский	24	1797	45,5 ± 3,34 b	44,9 ± 2,04 b	4,8 ± 0,90 a	4,8 ± 1,09 a
6	Неклиновский	10	1171	59,8 ± 3,17 c	34,2 ± 2,43 c	4,9 ± 1,39 a	1,1 ± 0,27 c
7	Зерноградский	3	494	64,6 ± 3,60 d	32,3 ± 3,75 c	3,1 ± 0,25 b	0 c
8	Тарасовский	6	830	57,5 ± 3,60 c	37,1 ± 2,91 c	3,8 ± 0,78 b	1,6 ± 0,37 bc
9	Аксайский	1	212	52,3 bc	41,1 bc	7,6 a	0 c
10	Зимовниковский	4	608	59,7 ± 2,44 c	36,7 ± 2,68 c	1,9 ± 0,43 b	1,7 ± 0,69 bc
11	Миллеровский	3	498	73,2 ± 1,64 d	24,5 ± 1,27 d	1,9 ± 0,22 b	0,4 ± 0,20 c
В среднем по области:		79	9700	54,1 ± 3,50	40,4 ± 2,82	3,5 ± 0,62	2,0 ± 0,56
НСР (P>0,95)				9,89	7,96	1,75	1,58



Обозначения и наименования экотипов	Проанализировано:	
	выборок	особей
I – Анцестральный (горно-предгорный азиатский)	14	1637
II – Пустынно-субтропический евроазиатский	11	734
III – Южно-степной евроазиатский	248	22206
IV – Центрально-степной евроазиатский	11	2316
V – северно-степной евроазиатский	4	732
1, 2, 3, 4 по секторам диаграмм	Средние частоты встречаемости 4 основных морфотипов имаго в соответствующих географических популяциях черепашки (в % от общего количества особей имаго)	

Рис. 5. Фенетическая структура географических рас (экотипов), выделенных в ареале вредной черепашки *E. integriceps* Put. По: Павлюшин и др., 2008.

Очевидно, в связи с тем, что зерновые злаки, в отличие от картофеля и других пасленовых культур, не насыщены ФАВ и обладают в основном защитными механизмами неизбирательного действия на генотипические формы фитофагов и тем самым способствующими поддержанию стабильной структуры их популяций, у черепашки микроэволюционные процессы протекают значительно медленнее, чем у колорадского жука, во многом сохраняя черты когерентной эволюции. Видимо, они индуцируются и меньшим количеством экологических факторов. Об этом свидетельствует хотя бы сравнение темпов территориальной экспансии обоих видов. Так, максимальное приращение ареала вредной черепашки в том или ином направлении от внешних границ ее анцестрального ареала составляет примерно 2500 км и осуществилось как минимум за 400 лет – с начала XVII века, когда началось расселение черепашки по равнинным территориям [6, 36], а вероятнее – даже за период в 1000-1500 лет. И если современный ареал колорадского жука включает территории от субтропического пояса до северотаежной зоны, то ареал вредной черепашки – также от субтропического пояса, но только до зоны лесостепей, т.е. он охватил меньшее число климатических областей и провинций по их общепринятой классификации [36]. С другой стороны, в пределах степной зоны Украины, Поволжья и Северного Кавказа методами фенотипики у вредной черепашки картированы 3 экотипа, а у колорадского жука на той же территории – только 2 экотипа (рис. 3,

б). Это может означать, что адаптационный полиморфизм популяций черепашки выражен по параметрам абиотических адаптаций в большей степени, чем у колорадского жука, а по признакам пищевой специализации – в меньшей степени. В связи с этим вероятно, что ведущую роль во внутривидовой дивергенции вредной черепашки и диверсификации ее популяций играли природно-климатические факторы, а во второй половине XX века – также массивное применение инсектицидов; устойчивые же формы кормовых растений имели в этом плане значительно меньшее значение, чем у колорадского жука. Этим подтверждается значение барьеров и механизмов устойчивости к вредителям, свойственных злаковым культурам, как факторов экологической стабилизации и повышения степени саморегулируемости агроэкосистем [23].

Таким образом, примеры колорадского жука и вредной черепашки наглядно иллюстрируют как характерные общие закономерности, так и специфические особенности процессов адаптивной микроэволюции у насекомых-фитофагов в условиях различных типов агробиоценозов. Их результатом становится появление популяций и рас вредителей с измененными свойствами, а следствием – резкое снижение эффективности многих средств защиты растений. В связи с этим необходимы своевременная индикация и мониторинг адаптиогенеза популяций насекомых-фитофагов к применяемым средствам защиты растений, включая устойчивые сорта сельскохозяйственных культур [23, 24].

1. Алимов А.Ф. и др. (колл. авторов) Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. – М.-СПб.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. – 436 с.
2. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург: Академкнига, 2005. – 640 с.
3. Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. – М: Наука, 1967. – с. 1-271.
4. Вилкова Н.А. Физиологические основы теории устойчивости растений к насекомым. Автор. докт. дисс. – Л., 1980. – 48 с.
5. Вилкова Н.А. Иммуниет растений к вредным организмам и его биоценологическое значение в стабилизации агроэкосистем и повышении устойчивости растениеводства / Вестник защиты растений, 2, 2000.с.3-15.
6. Вилкова Н.А., Виноградова Н.М., Поляков И.Я., Шапиро И.Д. Состояние и перспективы разработки проблемы защиты посевов пшеницы от вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae). / Энтомологическое обозрение, 1969, т. 48, 1.с. 25-43.
7. Вилкова Н.А., Ивашенко Л.С. Иммуниет растений к вредителям и его роль в биорегуляции агроэкосистем. /Тр. РЭО, т. 72, 2001, с. 74-75.
8. Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р. Стратегия защиты сельскохозяйственных растений от

- адвентивных видов насекомых-фитофагов на примере колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). /Вестник защиты растений. СПб., 2005, 3.
9. Вилкова Н.А., Фасулати С.Р. Изменчивость и адаптивная микроэволюция насекомых-фитофагов в агробиоценозах в связи с иммуногенетическими свойствами кормовых растений. /Труды РЭО, СПб., Наука, 2001, т. 72, с. 107-129.
10. Вилкова Н.А., Кандыбин Н.В., Фасулати С.Р., Коваль А.Г. Биоэкологические факторы экспансии колорадского жука.// Защита и карантин раст., 2001, № 1. С.19-23.
11. Григоров С. Вредная житна дървеница – постоянен неприятел по пшеницата у нас. / Растителна защита. София, 1970, Бр. 3, с. 14-18.
12. Доронина Г.М., Макарова Л.А. Агроклиматическое обоснование распространения вредной черепашки в северо-восточных районах ее ареала. / Тр. ВИЗР, Л, 1972, 38, с. 118-123.
13. Доронина Г.М., Макарова Л.А. Зональные особенности динамики численности вредной черепашки и их моделирование. /Тр. ВИЗР, Л., 1976, 50, с. 76-102.
14. Жерихин В.В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании. Экологическое прогнозирование. М., Наука, 1979, с. 113-131.
15. Завадский К.М. Учение о виде. Л., Изд. ЛГУ, 1961, 254 с.

16. Захаренко В.А. Рекомендации по предотвращению рисков чрезвычайных ситуаций биогенного характера, вызываемых вредными организмами. М., РАСХН, 2006, 110 с.
17. Кержнер И.М., Коротяев Б.А. Прошлое, настоящее и будущее таксономии. / Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.-СПб.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 218 с.
18. Конарев В.Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений: Изд. 2-е, доп. - СПб.: ВИР, 2001. 417 с.
19. Красилов В.А. Филогения и систематика. – Проблемы филогении и систематики. Мат. симп., Владивосток, 1969, с.12-30.
20. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., Мир, 1974, 460 с.
21. Нейморовец В.В., Гричанов И.Я., Овсянникова Е.И., Саулич М.И. Ареал и зоны вредоносности вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put/ (Heteroptera, Scutelleridae). / Вестник защиты растений, 2006, 4, с. 27-31.
22. Новожилов К.В. Фитосанитарная оптимизация растениеводства. //Проблемы оптимизации фитосанитарного состояния растениеводства. Сб. трудов Всерос. съезда по защите растений. СПб, 1997. С. 35-46.
23. Павлюшин В.А., Вилкова Н.А., Фасулати С.Р., Нефедова Л.И., Сухорученко Г.И. Адаптивные процессы у адвентивных видов фитофагов в условиях агробиоценозов. // Материалы 2 съезда по защите растений, Т.2. 2005. С 547-550.
24. Павлюшин В.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р., Вилкова Н.А. Колорадский жук: распространение, экологическая пластичность, вредоносность, методы контроля. / Защита и карантин раст. 2009, № 3 (Приложение). С. 1 (69) – 32 (100).
25. Поляков И.Я. (ред.). Распространение главнейших вредителей сельскохозяйственных культур в СССР и эффективность борьбы с ними. Методич. указ. М.-Л.: ВИЗР, 1975. 66 с.*
26. Пучков В.Г. Щитники. // Фауна Украины. Киев: 1961, т. 21, в.1, 338 с. (Укр яз.).
27. Сухорученко Г.И. Положение с резистентностью вредных видов в растениеводстве России в начале XXI века. Фитосанитарное оздоровление экосистем. Симпозиум «Резистентность вредных организмов к пестицидам»./ Мат. 2-го Всерос. съезда по защите растений. СПб., 2005, с.61-66.
28. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н, Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., Наука, 1977, 407 с.
29. Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М, Колос, 1971, 465 с.
30. Ушатинская Р.С. (отв. ред). Колорадский картофельный жук. М.: «Наука», 1981, 377.
31. Фасулати С.Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) в европейской части СССР. / Экология, 1985, № 6. С. 50-56.
32. Фасулати С.Р. Микроэволюционные аспекты воздействия сортов картофеля на структуру популяций колорадского жука. / Тр.ВИЗР, Л., 1988, с. 71-84.
33. Фасулати С.Р. Индикация адаптивных процессов у вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae) методами фенетики популяций. /Тр. Ставропольского НИИСХ, Ставрополь: «Аргус», 2005, с. 68-73.
34. Фасулати С.Р. Колорадский жук: 150 лет на картофеле, 50 лет в России. / Сб. науч. трудов СПГАУ «Научное обеспечение развития АПК в условиях реформирования», ч. 1, СПб., 2007, с. 171-176.
35. 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., Центр «Биоинженерия» РАН, 2000, с. 19-25.
36. Шапиро И.Д. Иммуниет полевых культур к насекомым и клещам. Л., ЗИН АН СССР, 1985, 321 с.
37. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М., Наука, 1980, 278 с.
38. Шек Г.Х. Вредная черепашка в Казахстане. /Защита растений от вредителей и болезней, 1963, 6, с. 16-17.
39. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. – М.: «Наука», 1968. 424 с.
40. Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.:Наука, 1980, 135 с
41. Яблоков А.В. Популяционная биология: Учеб. пос. для биол. спец. вузов. М.: «Высшая школа», 1987, 303 с.
42. Cantelo W.W., Cantwell G.E. Tomato yield loss as a result of simulated Colorado potato beetle (Coleoptera, Chrysomelidae) feeding. // Environ. entomol., 1983, v.12, N 6, p. 1646-1651.
43. Popov C., Barbulescu A., Leaota E., Gogu F., Dobrin Iu. Sunn pest management in Romania. // Romanian Agric. Res., 2003, 19-20. P. 55-67.
44. Shalk J.M., Stoner A.K. Tomato production in Maryland. Effect of different densities of the Colorado potato beetle. // J. Econ. Entomol., 1979, v. 72, N 6, p. 826-829.

Отримано: 11 червня 2010 р.

Прийнято до друку: 12 вересня 2010 р.