

## ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ПОЛИМОРФИЗМ ИМАГО КОЛОРАДСКОГО ЖУКА НА ТЕРРИТОРИИ БАШКОРТОСТАНА<sup>1</sup>

**Г.В. Беньковская**

*ГУ РАН Институт  
биохимии и генетики  
Уфимского научного центра*

*Россия, 450054, Уфа,  
пр. Октября, 71*

*e-mail: bengal2@yandex.ru*

Фенетический анализ ряда выборок имаго колорадского жука, собранных на территории Башкортостана, с использованием фенотипического рисунка покровов имаго показал, что по интегральному признаку интенсивности меланизации можно выделить три основных морфотипа, определяемых как ахромисты (А-тип), меланисты (М-тип) и промежуточный тип (П-тип). Сопоставление данных по динамике частот встречаемости морфотипов с данными по изменению уровня чувствительности к инсектицидам из классов ФОС и пиретроидов показало, что за прошедшие годы на территории Башкортостана наблюдался ускоренный рост как резистентности, так и доли ахромистов в составе популяций вида. Это обстоятельство привело к предположению о лежащих в основе наблюдаемого феномена адаптивных преимуществах, присущих А-типу имаго. Для проверки этого предположения в ряде экспериментов и наблюдений получены данные, характеризующие основные морфотипы с позиции оценки их адаптивности.

Ключевые слова: колорадский жук, полиморфизм, морфотипы, адаптивность.

### Введение

Полиморфизм и его функциональное значение в расселении колорадского жука на территории евразийского континента привлекают внимание к себе в первую очередь в связи с попытками повышения точности прогнозов развития и распространения резистентности у этого вида к средствам защиты растений. Стремительное завоевание им новых территорий и многократное нарастание численности этого вида классифицируется как уникальный по своим масштабам и последствиям «экологический взрыв» [1].

На многих примерах было показано, что отдельные, иногда мелкие особенности признаки оказывают влияние на адаптивный потенциал особей, отражаясь на их жизнеспособности и плодовитости. Гены и генетические комплексы, контролирующие проявление этих признаков, считаются плейотропными. Для многих из них генетические основы раскрыты не до конца, и перспективы изучения их еще очень велики. Количественные признаки, к которым относится и степень пигментации покровов животных, обеспечиваются активностью ряда полиморфных генов [2, 3]. Рисунок покровов взрослого колорадского жука – один из таких признаков.

Многими исследователями отмечена связь уровня устойчивости колорадского жука к современным инсектицидам с особенностями окраски покровов имаго [4-9]. Результаты многолетних наблюдений и экспериментов свидетельствуют о том, что изменчивость рисунка покровов имаго имеет наследственную основу, однако очевидно, что этот признак контролируется несколькими сложными генетическими системами [10-13]. Анализ отдельных вариаций элементов рисунка покровов имаго привел нас к мысли о сбалансированном полиморфизме по признаку степени меланизации в природных популяциях, сопряженном с дифференциацией жизненных стратегий особей, относящихся к трем выделенным морфотипам – меланистам, ахромистам и промежуточному типу [14, 15]. Динамика соотношения частот встречаемости свидетельствовала о нарастании доли ахромистов в составе населения колорадского жука на территории Башкортостана, одновременно с которым был отмечен рост уровня резистентности к фосфорорганическим и пиретроидным инсектицидам [9, 16]. Полученные доказательства повышенной относительной приспособленности имаго, относящихся к морфотипу ахромистов (А-тип), к воздействию инсектицидов, заставили выдвинуть предположение о существовании ряда различий в эколого-физиологических характеристиках морфотипов. Работа посвящена проверке этого предположения.

<sup>1</sup> Работа выполнена при частичной грантовой поддержке РФФИ: №08-04-97015-р\_поволжье\_a.



### Объект и методы исследования

Методы наблюдений в природных условиях.

*Фенологические учеты выхода имаго.* Изменения частот встречаемости имаго всех выделяемых морфотипов оценивали в полевых условиях на частных посадках картофеля в Иглинском районе, методом маршрутного учета. Имаго собирали с растений картофеля по диагональной линии участка через каждые 10-15 метров в начале периода массового выхода имаго летней генерации и через неделю. Общий объем выборки при трехкратной повторности в каждом учете составлял не менее 70 особей. Для собранных имаго проводили феногетический анализ и рассчитывали доли каждого морфотипа.

*Оценка ассортативности спаривания имаго.* Во время маршрутного учета с растений собирали спаривающихся имаго. Феногетический анализ проводили отдельно для каждой пары.

*Учет распределения имаго по ярусам.* Было выбрано 3 модельных участка картофеля, по 10 растений на каждом. Верхний ярус каждого растения определялся на высоте от 50 до 100 см. от уровня почвы, нижний – от уровня почвы до 50 см. На каждом растении в период массового выхода и откладки яиц перезимовавшими имаго проводили сбор особей по ярусам с последующим феногетическим анализом.

Методы лабораторных экспериментов.

*Оценка реакции на освещение.* При оценке реакции на освещение жуков распределяли по чашкам Петри (по 5 жуков в каждой чашке, 3х-кратная повторность для каждого морфотипа), сверху прикрытым темной бумагой. Через 10 минут бумагу убирали и в течение 5 минут наблюдали за реакцией жуков (определяли направленность движения по отношению к источнику света). Рассчитывали количество движущихся к источнику света имаго для каждой минуты наблюдений.

*Оценка реакции на пищевой стимул.* При оценке реакции на пищевой стимул использовали Т-лабиринт, в который помещали каждого жука отдельно и наблюдали за его поведением. Регистрировали начало двигательных реакций и время, за которое он добрался до корма. Для каждого морфотипа в эксперименте было взято по 5 особей.

*Оценка физиологических реакций на температурные стрессы.* Имаго колорадского жука подвергали кратковременным температурным стрессам (+50°C или -10°C). При оценке реакции на тепловой стресс жуков индивидуально сажали в чашку Петри, которую помещали в термостат с прозрачной дверцей и наблюдали за поведением. Регистрировали время наступления фазы гиперактивности и теплового оцепенения. После наступления теплового оцепенения экспозицию прекращали. Гибель учитывали через сутки.

При оценке реакции на холодовой стресс жуков индивидуально сажали в чашку Петри и помещали в холодильную камеру на 5 минут. После прекращения экспозиции регистрировали время начала двигательной реакции, восстановление двигательной активности, полный выход из оцепенения. Выживаемость учитывали через сутки.

В каждом эксперименте для каждого морфотипа брали имаго в 5-кратной повторности (1 особь/чашка Петри).

*Оценка чувствительности к действию инсектицидов.* Чувствительность перезимовавших имаго колорадского жука, собранных в июне 2006 г. в 15 районах Республики Башкортостан, к действию инсектицидов в диагностических концентрациях оценивали в лабораторных экспериментах. Диагностические концентрации (соответствуют удвоенной концентрации, при которой гибель обработанной группы составляет 95%) подбирали в предварительных лабораторных экспериментах. Имаго обрабатывали топикальным методом рабочими растворами инсектицидов в дозе 1 мкл / особь. Растворы наносили микрошприцем марки МШ-1 в выемку на переднегруди имаго. После обработки насекомых рассаживали в чашки Петри по 20 особей в двух повторностях для каждого варианта обработки. Обработанных жуков кормили чистыми листьями картофеля. Учет гибели вели через 72 часа. При этом описывали морфотипы выживших, погибших и парализованных имаго.

В экспериментах использовались инсектициды из разных групп:

- пиретроиды: дельтаметрин (децис КЭ, 25 г/л, АVENTИС Кроп Саенсис Г.м.б.х., Германия), эсфенвалерат (сэмпей, КЭ 50 г/л; Ниппон Сода, Япония), λ – цигалотрин (каратэ, КЭ 50 г/л, Байер Кроп Сайенс АГ, Германия).



- фосфорорганические инсектициды: фосмет (фталофос, КЭ 20%), малатион (карбофос) СП (100 г/кг; ФГУП ВНИИХСЗР), пиримифос-метил (актеллик, КЭ 500 г/л; Сингента Кроп Протекшн АГ, Австрия).
- нерестиоксины: бенсултап (банкол, СП 50%; Takeda Chemical Industries Ltd., Япония).
- неоникотиноиды: тиаметоксам (актара, ВДГ 250 г/кг; Сингента Кроп Протекшн АГ, Австрия), ацетамиприд (моспилан, РП 200 г/кг, Ниппон Сода ЛТД, Япония).
- фенилпиразолы: фипронил (регент, КЭ 25 г/л, Сингента Кроп Протекшн АГ, Австрия).

*Измерение фенолоксидазной активности и уровня содержания катехоламинов.*

Измерение ДОФА-оксидазной активности. В работе использовался модифицированный метод оценки фенолоксидазной активности Е. Ю. Животенко и др. [17]. Гемолимфу имаго колорадского жука в экстрагирующем буфере трис-НСI 0.05 М, рН 7.5, 1 мМ дитиотрейтола (ДТТ, Merck, Германия) и 0.05 мл/л тритона X-100 (Triton X-100, Merck, Германия) при соотношении количества биоматериала и экстрагирующего буфера (трис-НСI 0.05 М, рН 7.2) 1:20 центрифугировали 10 мин при 12000 g на центрифуге К-24. В супернатанте определяли содержание белка по методу Бредфорда [18] и ДОФА-оксидазную активность. Реакционная смесь для измерения ДОФА-оксидазной активности состояла из 3 мл 0.05 М Na-ацетатного буфера, рН 5.0, содержащего L-β-3,4-дигидроксифенилаланин (L-DOPA, ICN Biomedical Inc., США) в количестве 1 мг/мл. Реакцию начинали добавлением к смеси 50 мкл гомогената, инкубация длилась 5 мин при 37°C. Количество образовавшегося в результате реакции дофахрома измеряли на спектрофотометре СФ-46 при 475 нм. ДОФА-оксидазную активность выражали приростом оптической плотности в минуту в перерасчете на концентрацию белка (ед. акт./мин·мг белка).

Измерение активности тирозиназы. Для определения активности тирозиназы использовался аналогичный спектрофотометрический метод. В реакционную смесь в качестве субстрата вносили L-тирозин (1 мг/мл) (L-tyrosine, Merck, Германия), инкубация длилась 30 мин.

Определение уровня содержания катехоламинов. Проводили в гомогенатах, как целых особей, так и отдельных органов и тканей, при соотношении количества биоматериала и экстрагирующего буфера (трис-НСI 0.05 М, рН 7.2) 1:20 по модифицированной нами методике Н.А. Вилковой [19]. При этом гомогенат после центрифугирования в количестве 100 мкл вносили в 1.5 мл дистиллированной воды, добавляли 1.5 мл 0.1 М раствора NaOH, после встряхивания вносили 0.25 мл раствора Фолина (Folin-Ciocalteu's phenol reagent, Merck, Германия), предварительно разбавленного в 10 раз. Измерения проводили на спектрофотометре СФ-46 при длине волны 750 нм, в качестве контроля использовали ту же реакционную смесь без внесения гомогената (его заменяли равным количеством экстрагирующего буфера). Для расчета концентрации катехоламинов в растворе предварительно построена калибровочная кривая по адреналину.

Вычисление средних величин с ошибкой, определение достоверности различия по критерию Стьюдента проводили принятыми методами [20].

## Результаты и их обсуждение

Развитие имаго, относящихся к морфотипам ахромистов и меланистов, в природных условиях проходит с разной скоростью, о чем свидетельствуют результаты фенологических учетов выхода из почвы особей летней генерации.

Сравнение частот встречаемости имаго выделенных морфотипов при учетах с промежутком в 7 суток могло помочь установить, с одинаковой ли скоростью происходит в природных условиях развитие особей, относящихся к разным морфотипам.

Результаты учетов представлены в табл. 1.

Таблица 1

### Результаты фенологических учетов выхода имаго колорадского жука летней генерации

№ учета	Доли морфотипов, %			Соотношение полов, %	
	М	П	А	самки	самцы
1	52.87±5.61	44.20±5.05	2.90±0.87	63.57±1.20	35.90±2.63
2	36.83±20.37	59.63±18.29	3.50±1.5	58.47±8.14	41.46±8.13

В целом состояние этой генерации можно оценить по соотношению в выборках самок и самцов. К моменту второго учета их соотношение было близким к равному. Это оз-



начает, что различия в скорости развития имаго не вызваны какими-либо нарушениями в структуре популяции.

По результатам первого учета (табл. 1), проведенного в начале выхода имаго летней генерации, преимущественную долю в выборке составили меланисты (М). Несколько ниже доля особей промежуточного типа (П). Доля ахромистов (А) составила 2,90 %. Следующий учет, проведенный через неделю, показал, что преимущественную долю составляют особи промежуточного типа (П). Эти данные свидетельствуют о различиях в скорости развития имаго разных морфотипов, что можно отнести к их биоэкологическим особенностям.

Различия в развитии имаго, по нашим предположениям, могут затрагивать и процессы репродукции. Самым простым способом проверки этого предположения является выявление ассортативности спаривания.

Среди собранных во время спаривания (*in copulo*) имаго были обнаружены все три морфотипа. 78 пар, для которых было зарегистрировано спаривание, по соотношению самок и самцов различных морфотипов распределились таким образом (табл. 2), что достаточно редкими были сочетание самцов А-типа и самок П-типа, а также самок А-типа и самцов М-типа.

Таблица 2

**Ассортативность скрещивания перезимовавших имаго колорадского жука  
в природных условиях**

Варианты скрещивания	Самки	Самцы	Число пар	Доля пар в общей выборке, %
1	А	А	2	2.6
2	А	П	8	10.2
3	А	М	3	3.8
4	П	А	3	3.8
5	П	П	24	30.8
6	П	М	12	15.4
7	М	А	-	-
8	М	П	13	16.7
9	М	М	13	16.7

Частота встречаемости ахромистов в модельной выборке составила всего 11.5% (8.3 % для самок и 3.2 % для самцов). Наибольшая частота отмечена для имаго П-типа – 53.2% (25% для самок и 28.2% для самцов). Для меланистов эта величина составила, соответственно, 35.3% (14.5 для самок и 16.5 для самцов). Эти значения могли бы означать, что ахромисты просто не смогут образовать пары из-за низкой встречаемости, особенно это касалось самцов. Тем не менее, из образованных ими 5 пар 2 составили пары ахромистов, 3 – пары ахромистов с самками промежуточного типа, но ни одной пары «ахромист – меланистка» зарегистрировать не удалось, хотя самок-меланисток встретилось в выборке почти вдвое больше, чем ахромисток.

Это является, видимо, свидетельством того, что в природных условиях активную роль при спариваниях исполняют самцы, и по нашим наблюдениям именно самцы А-типа реализуют ассортативность при спаривании. Установление механизмов ассортативности, а также других особенностей репродукции имаго разных морфотипов требует дальнейших исследований.

Поведенческие стереотипы имаго, относящихся к различным морфотипам, свидетельствуют о существовании полиморфизма по реактивности на различные стимулы.

В лабораторном эксперименте определяли скорость реакции имаго на освещение после непродолжительного периода темноты. В день эксперимента мы пользовались естественным освещением из окна, причем свет из-за облачности был рассеянным. При таких условиях имаго М-типа никакой реакции в течение первых пяти минут наблюдений не проявляли. В то же время движение в направлении источника света уже на первой минуте эксперимента было зарегистрировано для 10% ахромистов и такой же доли особей промежуточного типа, а на третьей минуте эксперимента на свет реагировало более 35% ахромистов и 30 % особей П-типа. Результаты свидетельствуют о том, что для них характерен более низкий порог чувствительности к яркости освещения, чем для меланистов.



Ранее гелиотропизм имаго колорадского жука был отмечен [21], но без соотнесения с морфотипами.

В условиях деляночного эксперимента на модельных растениях картофеля было установлено, что имаго, относящиеся к разным морфотипам, предпочитают разные ярусы растений картофеля. Имаго А-типа отмечены только в нижнем ярусе. Меланисты (М) в нашем эксперименте были обнаружены только в верхнем ярусе. Для имаго промежуточного типа такого предпочтения не отмечено.

Физиологические характеристики, касающиеся чувствительности к различным стимулам, должны касаться и более сложных актов поведенческой активности [22]. В эксперименте, проводившемся в лабораторных условиях (табл.3) имаго, помещенные в Т-лабиринт со свежими листьями картофеля без предварительного голодания, реагировали на пищевой стимул (запах свежих листьев картофеля) с разной скоростью. Быстрее всех начинали двигаться имаго промежуточного типа, они же быстрее достигали корма. Медленнее всех реагировали ахромисты (А). Продолжительность во времени от начала реакции до достижения корма больше всего оказалась у особей промежуточного типа.

Таблица 3

#### Реакция имаго колорадского жука на пищевой стимул

Фенотип	Время начала двигательной реакции, мин	Время достижения корма, мин
А	7.94±2.08*. **	9.73±1.05*. **
П	0.68±0.59	3.39±0.57
М	4.08±1.03	5.39±1.86

\* - достоверные различия средних для А и П-типов, \*\* - для А и М-типов.  $p \leq 0.05$ .

В эксперименте, проводившемся после 2-х недельной старваии (табл. 4), эти соотношения в скорости резко изменились.

Таблица 4

#### Влияние старваии имаго колорадского жука на скорость пищевых реакций

Фенотип	Время начала двигательной реакции, мин	Время достижения корма, мин
А	0.48±0.22*. **	2.50±0.47**
П	1.11±0.30	2.39±0.70
М	1.06±0.44	5.20±0.98

\* - достоверные различия средних для А и П-типов, \*\* - для А и М-типов.  $p \leq 0.05$ .

Максимальной скоростью реакции отличались ахромисты (А). Для меланистов (М) отмечена самая низкая скорость достижения корма. Поведенческая реакция, которую мы зарегистрировали у ахромистов, может свидетельствовать об их более высокой приспособленности к временному недостатку пищи.

В следующем эксперименте мы оценивали чувствительность имаго различных морфотипов к резким изменениям температуры.

В лабораторных экспериментах нам удалось установить, что у имаго М и П-типа при тепловом стрессе гораздо быстрее наступает фаза гиперактивности (табл. 5); в то же время тепловое оцепенение у них наступает достоверно позже, чем у ахромистов (А). У меланистов фазу гиперактивности и тепловое оцепенение отмечали несколько раньше, чем у особей промежуточного типа. Гибель особей М-типа при переживании теплового стресса выражалась в процентном отношении меньшими величинами, чем у А-типа. Наибольшей чувствительностью к тепловому воздействию, судя по этому показателю, обладали особи промежуточного типа.

Более высокая устойчивость к холодovому стрессу отмечена у имаго А-типа. Развитие фаз холодovого стресса в наших условиях наблюдать было невозможно, поэтому о чувствительности к резкому снижению температуры мы судили по разнице во времени восстановления двигательной активности после наступления холодovого оцепенения (табл. 6).

По времени начала двигательной реакции меланисты (М) и ахромисты (А) достоверно отличаются от особей промежуточного типа. Ахромисты (А) быстрее восстанавливают двигательную активность, чем значительно отличаются от меланистов. Время полного выхода из оцепенения было больше у меланистов (М), что позволяет говорить о бо-



лее высокой чувствительности к холодовому воздействию. Это подтверждается значениями смертности, зарегистрированной через сутки после экспозиции. Результат этого эксперимента служит косвенным доказательством более высокого адаптивного потенциала особей А-типа. Способность переносить резкие похолодания, а в природных условиях – утренние заморозки в начале летнего сезона имеет большое значение в период, когда имаго активно спариваются и откладывают яйца.

Таблица 5

**Фазы развития теплового стресса у имаго колорадского жука (t экспозиции +60°C)**

Фенотип	Время наступления гиперактивности, мин	Время наступления теплового оцепенения, мин	Гибель через сутки после экспозиций, %
А	0.87±0.43*. **	6.20±2.39*. **	60
П	0.24±0.12	9.08±2.45	80
М	0.2±0.06	8.70±2.98	50

\* - достоверные различия средних для А и П-типов, \*\* - для А и М-типов. p ≤ 0.05.

Таблица 6

**Фазы восстановления активности после холодового стресса у имаго колорадского жука (t экспозиций -10°C, время экспозиций 5 мин.)**

Фенотип	Время начала двигательной реакции, мин	Восстановление двигательной активности, мин	Время полного выхода из оцепенения, мин	смертность через сутки, %
А	1.30±0.18*	7.05±2.84**	13.03±3.97**	0
П	2.09±0.85	10.80±5.13	11.53 ± 5.21	20
М	1.32±0.34*	12.00±4.07	16.084 ± 2.33	40

\* - достоверные различия средних для А и П-типов, \*\* - для А и М-типов. p ≤ 0.05

Кратковременное тепловое воздействие оказало различные эффекты на плодовитость имаго А- и М-типа. У самок А-типа плодовитость в 2 с лишним раза превышала тот же показатель для самок М-типа: за 15 суток наблюдений самки А-типа отложили 1.8 кладок/самку, а самки М-типа 0.8 кладок/самку. Выживаемость личинок в потомстве имаго А-типа, перенесших тепловой стресс, также оказалась выше, чем в потомстве имаго М-типа. 50% личинок, вышедших из яиц, отложенных самками А-типа, дожили до III возраста, тогда как все потомство самок М-типа, перенесших тепловой стресс, погибло при линьке на II возраст.

Поскольку чувствительность к резким изменениям температуры обусловлена рядом генетически предопределенных свойств нервной системы, а также покровов, установление различий между морфотипами имаго – вероятное подтверждение их генетических различий.

Основная проблема, из-за которой колорадский жук остается объектом пристального внимания, является быстрое формирование устойчивости к инсектицидам. Установив ряд различий в чувствительности к воздействию абиотических и биотических факторов, мы должны были проверить, есть ли различия между морфотипами имаго и по чувствительности к инсектицидам.

В эксперименте, проведенном на имаго из 15 районов Башкортостана, установлены различия в чувствительности ко всем группам испытанных инсектицидов. Не наблюдалось смертности под действием диагностических концентраций пиретроидных препаратов (дециса и сэмпая) только для имаго, относящихся к ахромистам. Для них же отмечено минимальное значение смертности при действии диагностических концентраций ФОС. Для меланистов характерно отсутствие парализованных особей в вариантах с неоникотиноидами. По результатам этого эксперимента оценивалась также относительная приспособленность морфотипов имаго к действию инсектицидов уже в каждой из обследованных локальных популяций [23]. В итоге были рассчитаны средние для всех обследованных 15 выборок имаго значения относительной выживаемости λ и относительной приспособленности ω (табл. 7).

Показатель выживаемости λ, рассчитанный по результатам оценки чувствительности к инсектицидам, наибольшее значение принимает для ахромистов. Выживаемость



как меланистов, так и особей промежуточного типа, достоверно ниже. Различия по этому показателю для имаго П- и М-типов в то же время недостоверны.

Таблица 7

**Приспособленность морфотипов имаго колорадского жука  
к действию инсектицидов**

Показатели	Ахромисты	Промежуточный тип	Меланисты
Относительная выживаемость, $\lambda$	0.82±0.18	0.61±0.23	0.57±0.25
Относительная приспособленность, $\omega$	1.0	0.74	0.69

Относительная приспособленность ( $\omega$ ) к действию инсектицидов из групп пиретроидов, ФОС, неоникотиноидов, фенилпиразолов, соответственно, выше у ахромистов, чем у имаго П- и М-морфотипов.

Считается распространенной гипотеза, согласно которой ферментные генотипы и экологические характеристики являются субъектами разных направлений естественного отбора [24]. Хочется, однако, заметить, что в качестве характеристик «ферментных генотипов» (имеются в виду аллозимные спектры полиморфных ферментов) далеко не всегда выбираются ферментные системы, одновременно маркирующие как метаболические, так и фенетические различия между особями. Нам представляется оправданным использование для сопоставления характеристик ферментативной системы, причастной к регуляции уровня содержания катехоламинов в органах и тканях насекомых – фенолоксидазной системы, включающей функционально различающиеся компоненты: тирозиназу и ДОФА-оксидазу [14, 25, 26].

В эксперименте с оценкой чувствительности к действию инсектицидов одновременно определяли уровни активности фенолоксидаз и содержания катехоламинов в гемолимфе имаго различных морфотипов. В контроле и в опытных вариантах спустя 10 суток после обработки диагностической концентрацией одного из инсектицидов изменения относительно контроля свидетельствуют о различиях между морфотипами как в отношении реактивности ферментов фенолоксидазного комплекса, так и в динамике уровня содержания катехоламинов (табл. 8).

Таблица 8

**Изменение уровня активности фенолоксидаз и содержания катехоламинов  
в гемолимфе имаго колорадского жука после токсического стресса  
(10 сут. после воздействия)**

Морфотип	Пол	Активность тирозиназы, усл. ед. /мин·мг белка		Активность ДОФА-оксидазы, усл. ед. /мин·мг белка		Содержание катехоламинов, мг/мл·мг белка	
		контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
Ахромисты	Самки	0.0008± 0.00009	0.00082± 0.0001	0.0029± 0.0002	0.0026± 0.0008	4.65± 2.2	13.31± 2.6***
	Самцы	0.0002± 0.000021	0.0009± 0.0001*	0.0006± 0.00004	0.0003± 0.00002*	8.13±0.9	3.89±0.3*
Меланисты	Самки	0.0013± 0.0001	0.0002± 0.00001**	0.005± 0.0002	0.0012± 0.00009**	8.23±0.8	5.99±0.3*
	Самцы	0.00025± 0.00005	0.0006± 0.0001**	0.0012± 0.0002	0.0007± 0.0002*	5.97±1.3	9.77± 2.65*

Достоверность различия с контрольными вариантами: \* –  $p \leq 0.05$ ; \*\* –  $p \leq 0.01$ ; \*\*\* –  $p \leq 0.001$ .

Как следует из полученных результатов, самки А-типа долго (на протяжении 10 суток) сохраняют повышенный уровень содержания катехоламинов в гемолимфе. Вероятно, это обусловлено сохранением высокой активности тирозиназы и почти в 2 раза более низким, чем у самок М-типа, исходным уровнем активности ДОФА-оксидазы. Динамика изменений активности тирозиназы и уровня катехоламинов различна не только у особей одного пола, но разных морфотипов. Отмеченные различия между самками и самцами одного морфотипа позволяют считать, что гормональный статус, и особенно – различия в уровне метаболизма гонадотропинов, могут быть основной причиной такой разницы [27].



Таким образом, фенетический полиморфизм имаго колорадского жука оказывается своеобразной маркерной характеристикой, и с ним сопряжены многообразные виды биохимического, физиологического, поведенческого полиморфизма, имеющие жизненно важное значение.

### Заключение

Оценка приспособленности фенотипов колорадского жука свидетельствует об их дифференцированной жизнеспособности. Тем не менее, адаптивной ценностью обладают все фенотипы. Проявляется это в разных условиях и обеспечено явлением сбалансированного полиморфизма.

Выявленные эколого-физиологические особенности имаго колорадского жука, относящихся к разным морфотипам, свидетельствуют о полиморфизме жизненных стратегий, позволяющем поддерживать высокий адаптивный потенциал в локальных популяциях вида.

### Список литературы

1. Фасулати С.Р. Адаптация колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) и устойчивые к нему сорта картофеля в условиях Ленинградской области // Тез. докл. XII съезда Русского энтомологического общества. – Санкт-Петербург, 2002. – С. 357.
2. Лобашев М.Е., Инге-Вечтомов С.Г. Физиологическая генетика. – Л.: Медицина, 1976. – 472 с.
3. Иванов В.И., Барышникова Н.В., Билева Дж.С. и др. Генетика. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. – 638 с.
4. Фасулати С.Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в Европейской части СССР // Экология. – 1985. – № 6. – С. 50-56.
5. Климец Е.П. Выявление чувствительности колорадского жука к действию инсектицидов с помощью фенотипов // Фенетика природных популяций. Тез. докл. – М., 1988. – С. 111-117.
6. Васильева Г.И., Фасулати С.Р., Шевченко Н.М. и др. Фенотипическая структура популяций колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) как показатель развития их резистентности к пиретроидным инсектицидам / Тез. докл. XII съезда Русского энтомологического общества. – Санкт-Петербург, 2002. – С. 55-56.
7. Беньковская Г.В., Удалов М.Б., Поскряков А.В., Николенко А.Г., Феногенетический полиморфизм колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say и его чувствительность к инсектицидам на территории Башкирии // Агрехимия. – 2004. – №12. – С. 23-28.
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 раст. – СПб: ВИЗР, ИЦЗР. – 2005, № 1. – С. 3-15.
9. Удалов М.Б. Структура популяции колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say на Южном Урале. Дисс. ... канд. биол. наук. – Уфа: Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, 2006. – 177 с.
10. Присный А.В. Механизмы изменчивости рисунка переднеспинки колорадского жука // Изв. Харьковского энтомолог. о-ва. – 1993. – Т. 1, вып. 1. – С.87-105.
11. Гриценко В.В., Глотов Н.В., Орлинский Д.Б. Эколого-генетический анализ изменчивости центральных элементов рисунка переднеспинки у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Зоол. журн. – 1998. – Т. 77. – № 3. – С. 278 – 284.
12. Беньковская Г.В., Удалов М.Б., Хуснутдинова Э.К. Генетическая основа и фенотипические проявления резистентности колорадского жука к фосфорорганическим инсектицидам // Генетика. – 2008. – Т.44, № 5. – С.638-644.
13. Zhang J., Goyer C., Pelletier Y. Environmental stresses induce the expression of putative glycine-rich insect cuticular protein genes in adult *Leptinotarsa decemlineata* (Say) // Insect Mol. Biol. – 2008. – V. 17, № 3. – P. 209-216.
14. Беньковская Г.В. Дифференциация жизненных стратегий и фенотипы имаго *Leptinotarsa decemlineata* Say // Особь и популяция. Материалы IX Всероссийского популяционного семинара. Уфа, 2-6 октября 2006 г. – Уфа, 2006. – Ч. 1. – С. 23-28.
15. Беньковская Г.В., Никоноров Ю.М. Полиморфизм рисунка покровов имаго колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae) на Южном Урале // Любимцевские чтения. 2008. Современные проблемы эволюции (сборник докладов). – Ульяновск: УЛГПУ, 2008. – Т. 2. – С 198-204.
16. Леонтьева Т.Л., Беньковская Г.В., Удалов М.Б. Экологические проблемы резистентности колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) к инсектицидам в Башкортостане // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VII Межрегион. совещ. энтомологов Сибири





и Дальнего Востока (в рамках Сибирской зоол. конф.). 20-24 сентября 2006 года. – Новосибирск, 2006. – С. 359-360.

17. Животенко Е.Ю., Кутузова Н.М., Филиппович Ю.Б. Изменение активности монофенол-монооксигеназы в онтогенезе комнатных мух и тутового шелкопряда // Онтогенез. – 1987 – Т. 18, № 2. – С. 208-211.

18. Скоупс Р. Методы очистки белков. – М.: Мир, 1985. – С. 342.

19. Вилкова Н.А. Методические рекомендации по изучению и оценке форм картофеля на устойчивость к колорадскому жуку – М.: РАСХН, 1993. – 48 с.

20. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

21. Ушатиная Р.С. Состояние активной жизнедеятельности и физиологического покоя колорадского жука, их место и роль в жизненном потенциале вида // Колорадский картофельный жук. – М.: Наука, 1981. – С. 202-250.

22. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. – М.: Высшая школа, 1971. – 447 с.

23. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982. – 488 с.

24. Bossart J.I., Scriber J.M.. Maintenance of ecologically significant genetic variation in the tiger swallowtail butterfly through differential selection and gene flow // Evolution (USA). – 1995. – V. 49, № 6. – P. 1163-1171.

25. Беньковская Г.В, Поскряков А.В., Сухорукова О.В. и др. Связь индукции активности фенолоксидазной системы и реализации фенотипической реакции у *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) // Тез. XII съезда РЭО. – С.-Пб, 2002. – С. 38.

26. Сухорукова О.В. Участие ферментов фенолоксидазного комплекса в защитных реакциях насекомых. – Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Уфа, 2002. – 24 с.

27. Груntenко Н.Е. Взаимодействие гонадотропинов и биогенных аминов в контроле адаптации имаго дрозофилы к стрессирующим условиям (генетико-физиологические аспекты). – Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Новосибирск, 2008. – 34 с.

## ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL FEATURES AND POLYMORPHISM OF COLORADO POTATO BEETLE ADULTS IN BASHKORTOSTAN

### G.V. Benkovskaya

Institute of Biochemistry  
and Genetics of Ufa Scientific  
Centre of RAS

Pr. Octyabrya, 71, Ufa,  
450054, Russia

e-mail: bengal2@yandex.ru

Phenetic analysis by cover spot pattern phenes of some adult Colorado beetle excerpts collected from Bashkortostan territory showed the opportunity of distinguishing three major morph types of adults, defined as the achromatists (A-type), melanists (M-type) and intermediate (I-type) morphs. Comparison of the morph types frequency dynamics and changes of susceptibility to pyrethroid and organophosphorous insecticides level revealed accelerated increase both of the resistance level and achromatists portion in the population structure of Colorado potato beetle in Bashkortostan. The circumstance led to a suggestion about the adaptive advantages, which are inherent to A-type adults as the basis of phenomenon observed. To test the suggestion we had got the experimental data characterizing morph types by their adaptiveness.

Key words: Colorado potato beetle, polymorphism, morph types, adaptiveness.