

На правах рукописи

ГРИЦЕНКО Вячеслав Владимирович

**ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ
ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ И НАСЕКОМЫХ**

Специальность 03.00.16 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

МОСКВА - 2008

Работа выполнена на кафедре энтомологии Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева

Научный консультант:

доктор биологических наук, профессор

Глотов Николай Васильевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

Асланян Марлен Мкртычевич

доктор биологических наук, профессор

Любарский Евгений Леонидович

доктор биологических наук,

ведущий научный сотрудник

Фролов Андрей Николаевич

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных Уро РАН

Защита диссертации состоится «24» января 2009 г. в 14³⁰ час. на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 в Казанском государственном университете по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлёвская, 18, главное здание, ауд. 211
Факс: (843) 238-71-21

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Казанского государственного университета

Автореферат разослан « » _____ 2008 г.

и размещен в сети Интернет на сайте ВАК www.vak.ed.gov.ru

Ученый секретарь

диссертационного совета

Зелеев Р.М.

Общая характеристика работы

Актуальность проблемы. Познание популяционной структуры видов является принципиальным вопросом эволюционной биологии, биологической систематики, экологии, поскольку во всех этих направлениях вид является элементарной единицей, а популяция – реальная форма устойчивого существования вида. Популяционная и эволюционная биология XX века продемонстрировала всеобщее явление высокой генетической гетерогенности природных популяций, как основу существования и воспроизведения видов и необходимую базу микроэволюционных процессов (Четвериков, 1926; Майр, 1968; Dobzhansky, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1973; Левонтин, 1978; Айала, 1984; Яблоков, 1987). Вместе с тем, многие проблемы, связанные с изменчивостью популяций - ее адаптивная и эволюционная роль, соотношение детерминистских и стохастических факторов (отбор, дрейф) в ее поддержании и преобразовании, связь с условиями среды обитания, роль генных потоков и изоляции в ее структуризации, адекватность методов ее оценки и интерпретации – остаются дискуссионными.

Современное развитие молекулярной биологии и все более широкое использование молекулярно-генетических маркеров (Futuyma, 1998) дает очень большой, однако односторонний вклад в изучение изменчивости популяций, оставляя в стороне ее экологические аспекты. Развитие представлений о пространственно-временной гетерогенности среды как самостоятельного эволюционного фактора (Ludwig, 1950), обоснование значения фенотипической пластичности в адаптации организмов (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986), формирование биоценотического эволюционного направления (Тимофеев-Ресовский, 1996; Жерихин, 2003), выявление генетико-средовых взаимодействий, распространенных в популяционной изменчивости (Глотов, 1983) подчеркивают необходимость дальнейшего синтеза популяционно-генетических и экологических идей, подходов, методов. Для полного и правильного представления о популяционной структуре видов важен анализ не только генетической, но именно эколого-генетической изменчивости.

Во взаимодействиях человека с различными организмами важно понимание их популяционной организации и популяционной изменчивости, поскольку популяция должна служить единицей рационального сохранения природных видов, эксплуатации промысловых видов, контролирования вредоносных видов.

Популяционные структуры различных видов представляют собой многообразные и многоуровневые иерархические системы, организуемые комплексом взаимодействующих генетических и экологических факторов. Данная работа представляет попытку выяснения этой организации путем анализа изменчиво-

сти. При этом оценивали соотношение меж- и внутривидовой изменчивости, показывающее, какую долю видовой экогенотипической изменчивости представляет каждая популяция; определяли количество и выраженность уровней популяционной структуры, анализировали распределение изменчивости по этим уровням и структуру изменчивости признаков - вклады различных экологических и генетических факторов и взаимодействий между ними. В решении этих задач использованы разнообразные по объектам, признакам и методам подходы. Каждый из изучаемых объектов предоставляет благоприятные и интересные возможности в выяснении определенных сторон организации изменчивости, в которой при всей специфике обнаруживаются общие черты. Рассматривали изменчивость истинно полиморфных и условно полиморфных признаков, морфометрических количественных признаков, поведенческих признаков, связанных с выбором среды обитания, а также взаимосвязи между ними. Соответственно характеру объектов и признаков, использовали различные схемы сбора материала, полевые и лабораторные эксперименты, методы статистического анализа. Методы и результаты работы применимы к изучению популяционной изменчивости широкого круга растений и животных.

Цели и задачи исследований. Цель работы заключается в анализе явления иерархической структурированности популяционной изменчивости и оценке вклада в нее комплекса экологических и генетических факторов на примере различных видов растений и насекомых.

Основными задачами исследований являлись:

1. Выяснение общих черт и особенностей эколого-генетической организации изменчивости различных видов в связи с их приспособленностью к среде обитания.
2. Оценка влияния и взаимодействия экологических и генетических факторов в изменчивости полиморфных и количественных признаков.
3. Изучение соотношения изменчивости на меж- и внутривидовом уровнях как основного показателя структуры вида.
4. Сопоставление вкладов пространственной и временной гетерогенности среды в общую фенотипическую изменчивость.
5. Разработка методов детализации оценки внутривидовой изменчивости.
6. Эколого-генетическое изучение пищевой избирательности насекомых – фитофагов, как основного фактора популяционной дифференциации.
7. Сравнительная оценка эффективности различных методов эколого-генетического анализа популяционной изменчивости.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. В популяционной структуре видов растений и животных формируется многоуровневая эколого-генетическая организация изменчивости, которая по-

тенциально задается биологическими параметрами размножения и распространения вида и реализуется в зависимости от характера пространственно-временной гетерогенности среды.

2. В организации изменчивости растений наряду с высокой фенотипической пластичностью систематически выявляется взаимодействие генотип-среда, выраженное в неоднозначной реакции разных особей на изменения условий среды.

3. В популяциях животных (на примере насекомых) важным структурообразующим фактором служит направленный выбор среды обитания, имеющий существенную наследственную основу и зависимый от распределения и варьирования условий.

4. Взаимосвязи экологических и генетических факторов проявляются в изменчивости как количественных признаков в форме непосредственных генетико-средовых взаимодействий, так и качественных признаков в форме детерминируемой средой фенетической изменчивости или экологически обусловленного генетического полиморфизма.

5. Изучение эколого-генетической организации изменчивости осуществимо практически для неограниченного круга видов растений и животных, с использованием разнообразных подходов и методов, диктуемых особенностями вида, среды его обитания и анализируемыми признаками. Принципиальными моментами являются оценка изменчивости на разных уровнях популяционной структуры и эколого-генетический анализ родственных групп особей в контрастных условиях среды.

Научная новизна. Основная новизна работы заключается в последовательном применении общих принципов и комплекса методов эколого-генетического анализа популяционной изменчивости к различным объектам - видам растений и насекомых. Впервые, на примере овсяницы Воронова, проведен анализ изменчивости методами клонирования, посемейных посевов и экспресс-тестов. На примере дикорастущей алычи реализована детализация прямого эколого-генетического анализа внутрипопуляционной изменчивости. У колорадского жука осуществлены: точный эколого-генетический анализ изменчивости элементов рисунка, детальное изучение структуры скрещиваний, исследования изменчивости пищевой избирательности. У зерновки пятнистой впервые проанализировано наследования выбора растений хозяев с использованием разных схем отбора и межлинейных скрещиваний. У зверобойного листоеда обнаружена экологическая обусловленность генетического полиморфизма окраски. В популяционной системе ивового листоеда исследованы уровни экологической дифференциации и генетического обмена между биологическими расами и внутривидовыми группировками. Сформулированы представления об эколого-генетической организации популяционной изменчивости.

Практическая значимость. Обоснованные представления об эколого-генетической организации изменчивости экономически значимых видов необходимы для рациональной их эксплуатации и контролирования. Апробированные в работе методы комплексного многофакторного эколого-генетического анализа применимы к изучению популяционной изменчивости широкого круга природных и культурных растительных и животных объектов. Фундаментальные положения работы перспективны в развитии экологического образования.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на ежегодных научных конференциях РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева (1980, 1985, 1988, 2003), выездной научной сессии секции эволюционной и популяционной генетики Научного Совета АН СССР по проблемам генетики и селекции (Махачкала – Гуниб, 1976), научной конференции института Общей Генетики АН СССР (Москва, 1978), на XIV Международном генетическом конгрессе (Москва, 1978), на II и IV Всесоюзных совещаниях по фенетике популяций (Москва, 1979; Борок, 1990), на I и II Всесоюзных конференциях по проблемам эволюции (Москва, МГУ, 1984, 1988), на I и II Всероссийских популяционных семинарах (Йошкар-Ола, 1997, 1998), на XI съезде Русского Энтомологического общества (Санкт-Петербург, 1997), на II Вавиловской Международной конференции (Санкт-Петербург, ВИР, 2007) и Международной конференции «Научное наследие Н.И. Вавилова – фундамент отечественного и мирового сельского хозяйства (Москва, РГАУ-МСХА, 2007).

Публикация результатов исследований. По материалам диссертации опубликовано 40 печатных работ, в том числе 1 монография (в соавторстве) и 18 публикаций в изданиях, рекомендуемых ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и библиографического списка. Диссертация изложена на 403 страницах машинописного текста, содержит 97 таблиц и 35 рисунков. Библиографический список содержит 602 работы (232 на русском и 370 на иностранных языках).

ГЛАВА I. ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ПОДХОДЫ К ЕЕ ИЗУЧЕНИЮ

В главе I представлен обзор научной литературы по проблемам популяционной и эволюционной биологии, связанными с популяционной структурой вида и организацией изменчивости в популяциях. Рассматривается история исследований изменчивости природных популяций и развитие основных направлений в этой сфере. Проанализированы основные факторы организации изменчивости в популяциях растений и животных: система размножения и распространения, гетерогенность среды обитания. Отмечены важные экологические явления в популяционной изменчивости: фенотипическая пластичность и взаимодействие генотип-среда. Рассматриваются уровни и формы эколого-

генетической дифференциации популяционной структуры вида: географические популяционные объединения, дифференциация локальных популяций, пространственно-экологические субпопуляционные группы, в частности – дифференциация насекомых-фитофагов на растениях хозяевах, внутрипопуляционные семейно-экологические микрогруппировки. Отмечена важность исторического аспекта в изучении популяционной структуры вида. Обсуждаются процессы антропогенного воздействия на изменчивость природных популяций. Обоснованы теоретические и прикладные аспекты изучения эколого-генетической организации изменчивости.

В итоге обзора сформулировано представление об эколого-генетической организации изменчивости как о многообразной и многоуровневой системе. Ее основные черты потенциально задаются биологическими параметрами вида, системой размножения и распространения и реализуются в зависимости от характера пространственно-экологической гетерогенности среды обитания (рис.1). Обоснована необходимость дальнейшего объединения методов и идей популяционной генетики и экологии.

ГЛАВА II. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОВСЯНИЦЫ ВОРОНОВА *FESTUCA WORONOWII* НАСК.

Овсяница Воронова – многолетний крупный плотнокустовой злак, являющийся заметным элементом субальпийских лугов Кавказа. Этот вид отличается высокой способностью к доминированию в фитоценозах, образуя на обширных пространствах характерные формации – пестроовсяницевые луга. Овсяница Воронова известна высокой экологической пластичностью, ставшей предметом дискуссии целого ряда исследователей. Она развивается в широком диапазоне условий: на разных высотных уровнях, различных образующих породах и типах почв, на склонах разной экспозиции, в сухих и увлажненных местах, в разнообразных растительных ассоциациях (Гроссгейм, Ярошенко, 1929; Буш, Буш, 1936; Токунова, 1938; Шенников, 1938; Магакьян, 1950; Гогина, 1961; Нахуцришвили, 1974). Эколого-генетическое исследование овсяницы Воронова ранее не предпринималось и представляло значительный интерес. Исследования проводили в Горном Дагестане – месте массового развития пестроовсяничников на фоне резкого контрастного разнообразия среды. Оценивали изменчивость 9 количественных признаков генеративного и вегетативного побегов и 7 соотношений между ними. Межпопуляционную изменчивость рассматривали по выборкам из 7 эколого-географически различных пунктов Дагестана. Внутрипопуляционную изменчивость изучали по 7 выборкам, полученным в экологически контрастных участках, на северном и южном склонах Гунибского плато за 3 последовательных года.

Комплексные оценки фенотипической изменчивости показывают значительную структурированность популяций овсяницы Воронова. В парных сравнениях средних значений различия между выборками разных популяций статистически значимы ($P < 0.05$) в 65,7% случаев, а между выборками из одной популяции - в 33,5% случаев. По отдельным признакам размах межпопуляционных различий превышает внутривнутрипопуляционную амплитуду в 1.5-5.5 раз. Общий характер популяционной структуры отражает картина распределения выборок из разных популяций и одной популяции в проекциях главных компонент изменчивости (рис.2).

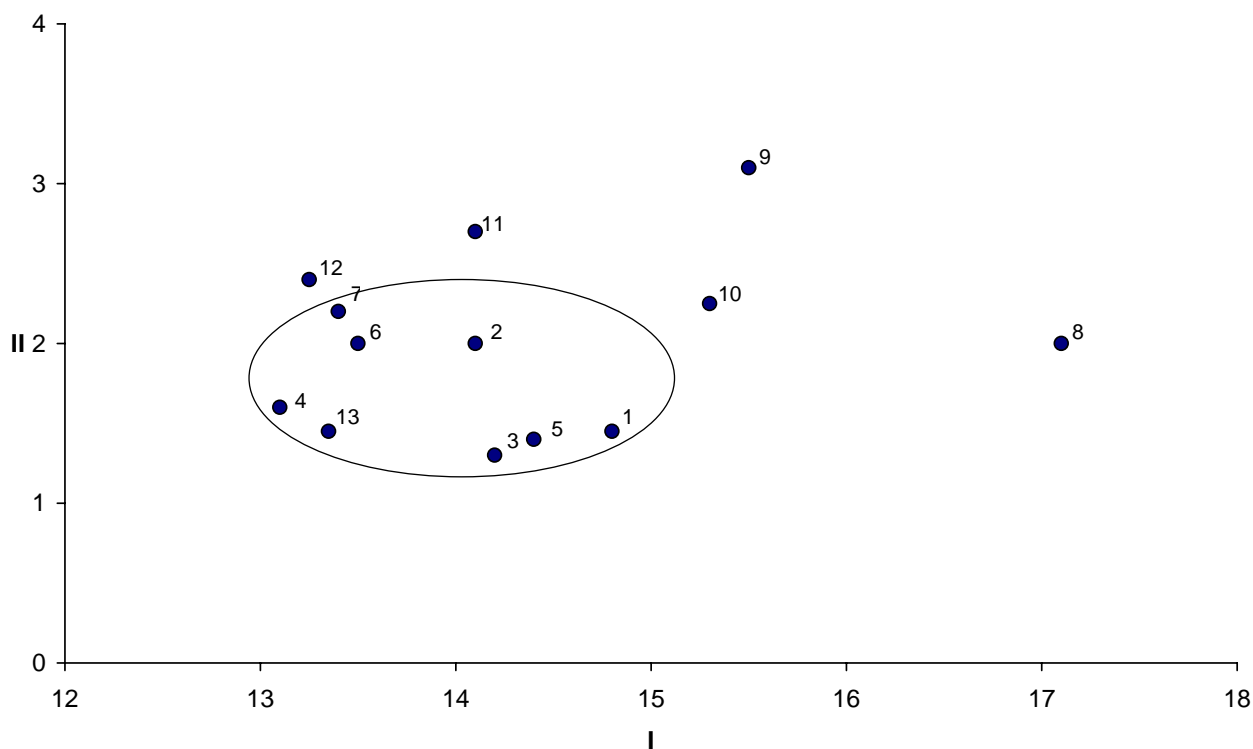


Рис.2. Распределение популяционных выборок овсяницы Воронова в проекциях I-II главных компонент изменчивости количественных признаков. Выборки: 1. Гуниб-Ю76 2. Гуниб-С76 3. Гуниб-ЮС77 4. Гуниб-С77 5. Гуниб-Ю78 6. Гуниб-ЮС78 7. Гуниб-С78 8. Тлимеэр 9. Гочоб 10. Куруш 11. Рутул 12. Хнов 13. Гергебиль - диапазон изменчивости выборок популяции Гуниб

В межпопуляционной изменчивости заметно подразделение эколого-географических популяционных групп северного известнякового региона (популяции Гуниб и Гергебиль), южного сланцевого региона (популяции Рутул, Хнов, Куруш), центрального сланцевого региона (популяция Гочоб). Наиболее обособлена мелкая изолированная популяция плато Тлимеэр, растения которой отличаются гигантизмом. Во внутривнутрипопуляционной структуре выделяются экологически контрастные группировки южного и северного склонов. Различия между ними превосходят амплитуду годичной изменчивости. По средним оценкам коэффициентов вариации межпопуляционная изменчивость составляет

62.3%, различия внутривидовых экологических группировок – 22,9%, годовая изменчивость – 14.8% от общего разнообразия.

Эколого-генетический анализ изменчивости проводили путем культивирования родственных групп особей (клонов и семей) в разных условиях. Использовали три разных метода анализа. В опыте с клонированием реплики растений с северного и южного склонов Гунибской популяции выращивали на двух контрастных участках, экологически соответствующих местам произрастания. В посемейных посевах на разных эколого-географических фонах семена от материнских особей популяции Гуниб культивировали на двух опытных участках – в Гунибе и в Москве (МСХА). В экспресс-тесте посемейно собранные семена проращивались на средах со стимулятором роста (гиббереллин), контрольной (вода) и с ингибитором роста (нитрат аммония). Во всех случаях основным параметром изменчивости служила высота растений. Результаты отражают как характер изменчивости овсяницы Воронова, так и возможности разных методов (табл. 1).

Таблица 1

Оценка эколого-генетической изменчивости Гунибской популяции овсяницы Воронова по высоте растений разными методами анализа

Метод	Число семей (клонов)	Компоненты изменчивости (доли влияния %)				Внутриклассовый коэффициент корреляции (r)
		Семьи (клоны)	Условия	Семьи - условия	Внутри семей (ошибка)	
Клонирование	50	9.0	47.0	0	44.0	17.1
Посемейные посевы	23	11.3	36.2	15.3	37.1	41.7
Экспресс-тест	37	7.7	84.1	4.1	4.1	74.1

В изменчивости овсяницы Воронова наибольшая доля определяется условиями среды; генотипические различия семей относительно невелики, но всегда статистически значимы; оценки других компонент различны при использовании разных методов. В опыте с клонированием ошибка максимальна, а взаимодействие семьи-условия не проявляется. При посемейных посевах взаимодействие статистически значимо и сопоставимо с эффектами семей. Наиболее полно раскрывается изменчивость в экспресс-тесте. При резком увеличении средовой компоненты ошибка минимальна и, по отношению к ней четко выделяются эффекты семей и взаимодействия их с условиями. Оценка эколого-генетической изменчивости (r) в этом случае максимальна. Различия группировок южного и северного склонов популяции Гуниб в опытах с клонированием и экспресс-

тестом не воспроизводились, что указывает на преимущественно экологический, модификационный их характер. Взаимодействие семьи-условия иллюстрируется разнообразием реакций семей на среды экспресс-теста (рис. 3).

Рис. 3. Распределение семей овсяницы Воронова по относительной длине ростка на контрастных средах экспресс-теста

Доля семей, существенно отклоняющихся по норме реакции от популяционной средней, составляет 48,6%, что свидетельствует о распространенности генетико-средовых взаимодействий в популяциях овсяницы Воронова. В целом, популяционная структура овсяницы Воронова характеризуется значительной межпопуляционной дифференциацией, соответствующей резкому расчленению рельефа и контрастности среды Горного Дагестана.

Внутрипопуляционные группировки, на склонах разной экспозиции являются чисто экологическими и не обнаруживают существенной генетической дифференциации. В изменчивости овсяницы Воронова проявляется очень высокая фенотипическая пластичность наряду со значимой генетической гетерогенностью и выраженными генетико-средовыми взаимодействиями. Очевидно, эти свойства обеспечивают овсянице Воронова устойчивое доминирование в широком диапазоне условий обитания. Данные исследования подчеркивают необхо-

димось оценки эколого-генетической популяционной изменчивости, проявляющейся на фоне гетерогенной среды.

ГЛАВА III. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДИКОРАСТУЩЕЙ АЛЫЧИ *PRUNUS DIVARICATA* LED.

Дикорастущая алыча на Кавказе привлекала внимание ботаников, генетиков и селекционеров своей чрезвычайной изменчивостью окраски плодов, а также других признаков плода, листа и побега; широкой комбинаторикой признаков, распространенной во всех ее популяциях (Екимов, 1929; Вавилов, 1931; Еремин, 1969; Магомедмирзаев, 1985). Обладая значительной габитуальной вариабельностью, алыча в природе представлена тремя жизненными формами: многоствольное дерево, одноствольное дерево и куст. Сочетание семенного и вегетативного корнеотпрыскового размножения обеспечивает воспроизведение алычи в виде генотипически различных одиночных особей и в виде куртин – естественных клонов, представленных генотипически идентичными особями. Эти свойства алычи дают интересные и благоприятные возможности детального эколого-генетического анализа популяционной изменчивости без смены поколений.

Нами стационарно исследована изолированная популяция алычи в Дагестане, на Гунибском плато, в области верхних границ распространения вида. Наиболее подробно изучали изменчивость количественных признаков листа, по 7 размерным и структурным показателям и 2 индексам. В течение 3 лет отбирали материал (по 10 листьев из разных частей кроны) от 399 одних и тех же растений. Среди них – 169 одиночно растущих особей и 230 особей в составе 38 куртин. Наиболее распространенная в популяции кустовидная форма чаще встречается в куртинах (68.7%), чем среди одиночных растений (47.9%); частота многоствольных деревьев выше среди одиночных растений (31.4%), нежели в куртинах (15.7%).

В анализе первичной изменчивости путем парных сравнений средних значений признаков листа наиболее велики естественные различия между крупными древовидными формами и мелкой кустовидной формой, статистически значимые в 83.8% сравнений. Меньший уровень различий (65.7 %) наблюдается в сравнениях по годам. Учет метамерной внутрикронной изменчивости признаков и влияния условий разных лет дает возможность рассмотреть эколого-генетическую структуру изменчивости одиночных особей различных жизненных форм в двухфакторном дисперсионном анализе (табл. 2).

Таблица 2

Структура изменчивости признаков листа алычи у одиночных особей в двухфакторном дисперсионном анализе. Доли влияния (%) факторов в общей дисперсии. Жизненные формы: О – одноствольное дерево; М – многоствольное дерево; К – куст

Признак	Жизненная форма	Факторы			
		Особь	Год	Взаимодействие Особь - Год	Ошибка (внутри- кронная)
1. Длина черешка	О	55.8	4.4	9.2	30.6
	М	43.6	1.7	13.3	41.4
	К	53.1	1.5	11.5	33.9
2. Длина листа	О	54.8	3.4	14.4	27.4
	М	55.6	1.8	15.0	27.6
	К	55.4	1.9	17.7	25.0
3. Длина основания листа	О	46.0	1.3	16.6	36.1
	М	44.5	3.0	14.2	38.3
	К	44.8	3.6	15.6	35.9
4. Длина вершины листа	О	41.7	6.0	9.0	43.3
	М	38.8	4.4	14.1	42.7
	К	42.6	1.9	16.1	39.4
5. Ширина полулиста	О	56.9	2.2	13.9	27.0
	М	54.6	1.1	16.7	27.6
	К	44.2	1.7	20.2	33.9
6. Число жилок	О	26.9	2.0	4.5	66.6
	М	27.4	1.3	6.8	64.5
	К	26.9	0	6.6	66.5
7. Число зубцов	О	37.9	15.4	6.6	40.1
	М	23.1	15.7	11.6	49.6
	К	25.9	15.7	11.2	47.2
Индексы: 8. 2/5	О	49.8	0	8.4	41.8
	М	46.6	2.1	13.0	38.3
	К	39.3	0	10.7	50.0
9. 2/6	О	28.5	0.4	9.1	62.0
	М	33.0	0	9.8	57.2
	К	29.4	0.8	11.4	58.4

Структура изменчивости разных жизненных форм оказывается удивительно сходной. В ней преобладают компоненты различий между особями и внутрикронной изменчивости листьев, причем первая из них – наибольшая в изменчивости размерных признаков, вторая – наибольшая в изменчивости структурных признаков и индексов. Компонента условий года, за исключением одного признака очень мала. По отношению к ней неожиданно велика компонента взаимодействия особь-год, отражающая разнообразие реакций особей на условия разных лет. Тот же анализ, проведенный для клоновых, растущих в

куртинах, особой наиболее массовой кустовидной формы показывает иное распределение изменчивости (табл. 3).

Таблица 3

Структура изменчивости признаков листа кустовидной формы алычи в куртинах в двухфакторном дисперсионном анализе. Доли влияния (%) факторов в общей дисперсии

Признак	Факторы			
	Особь	Год	Взаимодействие Особь - Год	Ошибка (внутрикронная)
1. Длина черешка	19.1	8.9	12.1	59.9
2. Длина листа	24.0	15.4	15.5	45.1
3. Длина основания листа	19.8	13.1	16.8	50.3
4. Длина вершины листа	14.9	13.9	7.7	63.5
5. Ширина полупласти	23.2	13.9	12.9	50.0
6. Число жилок	1.3	5.4	4.5	88.8
7. Число зубцов	5.6	28.4	6.0	60.0
8. Индексы: 2/5	10.4	5.8	12.7	71.1
9. 2/6	8.6	6.4	9.9	75.1

Наиболее заметно сокращение компоненты различий между клоновыми особями – в 2 –2.5 раза по сравнению с одиночными особями. По остальным компонентам происходит перераспределение с увеличением вклада внутрикронной изменчивости и выравниванием вкладов года и взаимодействия особь-год. Учет соотношения компонент у одиночных и клоновых особей позволяет перейти к дальнейшей детализации структуры изменчивости, подразделяя компоненты различий между особями и взаимодействия особь-год на преимущественно генотипическую и модификационную составляющие (табл. 4). В рассматриваемой структуре наиболее стабильна по признакам компонента различий особей, отражающая комплексно их генотипическое разнообразие и влияние гетерогенности условий произрастания (15-25% общей изменчивости). От 5 до 30% изменчивости определяются негенетическими возрастными и средовыми различиями особей. Взаимодействие особь-год разлагается на две сходные по величине компоненты, отражающие дифференцированное проявление генотипических и модификационных различий особей в разные годы. Не разлагаемые компоненты внутрикронной изменчивости и влияния года сохраняют, соответственно, максимальный и минимальный вклады в изменчивость.

Таблица 4

Детализация структуры изменчивости признаков листа алычи путем сопоставления параметров для особей кустовидной формы одиночных и в составе куртин. Доли влияния (%) факторов в общей изменчивости

Признак	Фактор: источники изменчивости					
	Одиночная особь: генотип, макросреда	Особь в куртине: мезосреда онтогенез	Год: Погодные условия	Одиночная особь – год: генотип-условия	Особь в куртине – год: Взаимодействие онтогенез- условия	Ошибка (внутри-кронная): микросреда, органогенез
1. Длина черешка	20.0	27.1	1.5	3.0	8.5	33.9
2. Длина листа	25.5	29.9	1.9	7.3	10.4	25.0
3. Длина основания листа	17.5	27.3	3.6	2.1	13.5	35.9
4. Длина вершины листа	25.6	17.0	1.9	11.2	4.9	39.4
5. Ширина полулиста	15.9	28.3	1.7	10.7	9.5	33.9
6. Число жилок	22.1	4.8	0	3.2	3.4	66.5
7. Число зубцов	17.1	8.8	15.7	6.6	4.6	47.2

Эти результаты подтверждают комплексный эколого-генетический характер наблюдаемых в популяциях различий между особями, а также их годичной изменчивости.

Изменчивость признаков плода изучали за 2 года массового плодоношения алычи. Частота плодоносящих особей сходна у многоствольных и одноствольных деревьев (43.6 и 36.4%) и значительно ниже для кустовидной формы (12.1%). Количественные признаки плода оценивали у 94 особей (по 10 плодов от каждой) по 6 параметрам размеров косточки и семени и 3 индексам. Эти показатели более стабильны, чем признаки листа. У разных жизненных форм они значительно различались в 18.5% парных сравнений, а по годам различий не обнаружено. В Гунибской популяции алычи встречаются 5 основных форм окраски плодов: красная (44.7%), желтая (27.6%), вишневая (14.9%), оранжевая (8.5%) и фиолетовая (4.3%). Их частоты у разных жизненных форм существенно не различаются ($P > 0.6$). Анализ связи полиморфизма окраски плодов с изменчивостью количественных признаков проводили путем сравнения средних значений между двумя объединенными группами форм: красноплодными и желтоплодными. Различия форм окраски по количественным признакам листа очень малы и непостоянны, значимо проявляются лишь в 7.4% сравнений. По признакам

плода они несколько более велики и регулярны, проявляются в 18.5% сравнений, причем значения признаков всегда выше у желтоплодных растений. Таким образом, полиморфизм окраски плодов слабо и лабильно связан с количественными признаками, что увеличивает комбинаторику фенотипической изменчивости алычи.

В целом, исследования показывают, что три системы в изменчивости алычи: жизненные формы, полиморфизм окраски плодов и изменчивость количественных признаков - варьируют относительно независимо, создавая эффект «сверхполиморфизма» (Магомедмирзаев, 1985). В структуре изменчивости количественных признаков существенны и сопоставимы как генотипические, так и экологические вклады. При высоком уровне изменчивости ее общая популяционная структура одинакова и стабильна у разных жизненных форм. Влияние годичных условий проявляется не столько в общих для популяции изменениях, сколько в виде эколого-генетического взаимодействия. Апробированный на алыче опыт детального эколого-генетического анализа изменчивости без смены поколений применим к природным популяциям широкого круга древесных растений.

ГЛАВА IV. ОРГАНИЗАЦИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА *LEPTINOTARSA DESEMLINEATA* SAY

Колорадский жук, известный как первостепенный вредитель картофеля, является также объектом интенсивных популяционных исследований. Бурная экспансия колорадского жука за последние полтора века связана с высокой жизнестойкостью, экологической пластичностью и гетерогенностью популяций этого вида (Ушатинская, ред. 1981; Hare, 1990; Гриценко, 1998; Фасулати, Вилкова, 2000). Эти свойства, наряду со способностью освоения новых кормовых растений, наглядной морфологической изменчивостью, массовостью и доступностью в агроценозах, представляют весьма удобные и интересные возможности для изучения эколого-генетической организации изменчивости.

В системах морфологической изменчивости наиболее известна изменчивость рисунка преднеспинки имаго колорадского жука, впервые описанная В. Тауэром (1906) и учитываемая в многочисленных современных исследованиях (Кохманюк, Климец, 1976; Кохманюк, 1978, 1987; Фасулати, 1985, 1986, 1987; Гриценко, Соломатин, 1990). В рисунке переднеспинки выделяются 5 групп изменчивых элементов с разной степенью их проявления и слияния от «светлых» форм, с ослаблением и дезинтеграцией, до «темных» меланистических форм, с сильным развитием и интеграцией элементов (рис. 4). При определенной корреляции, группы элементов свободно комбинируют, образуя множество вариантов рисунка.

Рис. 4. Признаки рисунка переднеспинки колорадского жука и их изменчивость (по Tower, 1906; Кохманюк, 1982; с дополнениями)

Изучение фенотипической изменчивости проводили на материале, полученном в период с 1980 по 2004г, включающем 39 выборок из 13 популяций, относящихся к 6 различным регионам и насчитывающем в общей сложности свыше 10000 особей. В некоторых выборках помимо признаков рисунка учитывали 2 признака размеров особей. Основные формы изменчивости рисунка переднеспинки обнаруживаются во всех популяциях, однако их частоты варьируют в весьма широких пределах в зависимости от ряда факторов. Изменчивость неоднозначно выражена у разных полов. Уровень различий самок и самцов по частотам разных элементов рисунка составляет от 1.2 до 8.6-кратного. По одной группе элементов меланистическая форма преобладает у самок, по четырем другим – у самцов. Это определяет необходимость дифференцированного по полу анализа материала. Общая картина распределения популяционных выборок по частотам 2 групп центральных элементов рисунка представлена на рис. 5. Несмотря на некоторые различия характер популяционной дифференциации сходен у самок и самцов. Очевидно выделение южной и северной географических популяционных групп, частично перекрывающихся, но значительно расходящихся по частотам элементов группы А-В в направлении увеличения частот меланистической формы в северных популяциях. По количественным признакам отчетлива тенденция увеличения размеров особей северных популяций.

В пределах каждой группы заметно некоторое расхождение локальных популяций. Наиболее заметен огромный размах внутривнутрипопуляционной изменчивости, в значительной степени перекрывающий диапазон расхождения разных популяций. В популяциях выделяются экологические группировки на разных пасленовых культурах, разных сортах картофеля, пространственные группировки и выборки разных лет.

Рис. 5. Распределение популяционных выборок самок (I), и самцов (II) колорадского жука по частотам меланистических форм 2 признаков рисунка переднеспинки: - выборки южных популяций, - выборки северных популяций, - диапазоны выборок отдельных популяций

По средним оценкам коэффициентов вариации признаков рисунка межпопуляционные различия составляют 40.2%, а внутрипопуляционные – 59.8% общей изменчивости. Сходные уровни, соответственно 36.8 и 63.2% отмечены по количественным признакам. Таким образом, любая популяция колорадского жука потенциально способна воспроизводить значительную долю видовой изменчивости. Среди факторов среды, влияющих на изменчивость рисунка, наиболее заметно действие температуры в период развития особей. Анализ этого

влияния проведен на многолетних выборках из популяции с опытных полей РГАУ-МСХА (Москва) (табл. 5).

Таблица 5

Связь температуры развития личинок с частотами форм рисунка имаго в Московской популяции колорадского жука (**, * - уровни значимости)

Год	Средняя температура июля, °С	Пол	Частота признака, %		
			А	Р	ВН
1986	17.9	самки	50.0	38.9	31.5
		самцы	37.2	44.7	48.9
1989	19.4	самки	24.8	34.8	18.4
		самцы	16.7	41.0	40.2
1998	18.9	самки	33.9	25.8	25.0
		самцы	29.4	43.1	45.1
1999	22.2	самки	22.2	47.4	50.0
		самцы	16.3	47.8	72.1
2000	19.2	самки	41.8	39.7	27.7
		самцы	43.8	47.9	40.2
2001	23.2	самки	14.9	32.1	26.9
		самцы	12.0	25.4	51.2
2002	23.0	самки	20.6	29.1	28.1
		самцы	14.3	34.8	50.5
2003	20.8	самки	52.5	40.9	32.6
		самцы	39.2	50.6	55.1
2004	19.3	самки	30.1	29.3	19.3
		самцы	30.1	38.8	34.3
Корреляция температуры с частотой формы (r_s)		самки	-0.70*	+0.07	+0.18
		самцы	-0.72**	-0.42	+0.61*

Наиболее значительны отрицательные корреляции частоты меланистической формы А со средними температурами июля – периода массового развития личинок колорадского жука. Такая связь соответствует тенденции расхождения северной и южной популяционных групп.

Анализ связей изменчивости и приспособленности особей наиболее интенсивно проведен в отношении выживания при зимовке и успеха в скрещиваниях. Выживание разных форм при зимовке оценивалось в 3 лабораторных и 3 полевых опытах, где диапаузирующие жуки, помещенные в сосуды с почвой, в течение зимнего периода подвергались действию пониженной искусственной или естественной температуры. В 4 из 6 опытов (3 лабораторных и 1 полевом) отмечены статистически значимые различия форм по выживанию. В большинстве случаев различия наблюдались по формам группы элементов А-В (рис. 6), в одном случае – по группе Р- 0.

Рис. 6. Динамика выживания форм колорадского жука при зимовке

Различия в выживании форм проявлялись неоднозначно: в 3 случаях большее выживание было у меланистической формы А, в одном – у «светлой» формы В. Вероятно, связь изменчивости рисунка с жизнеспособностью жуков в период зимовки имеет характер лабильного эколого-генетического взаимодействия.

Структура скрещиваний, представляющая динамичное соотношение панмиксии с разными системами неслучайного скрещивания (ассортативным и селективным скрещиванием, инбридингом), способна служить значительным фактором организации изменчивости в популяциях животных (Lewontin et al., 1968; Гриценко и др., 1983). В популяциях колорадского жука структура скрещиваний изучена сравнительно мало и фрагментарно (Малоземов, 1982, 1991; Климец, 1987). Подробный анализ характера скрещиваний проведен на одной крупной выборке из Краснодарской популяции, включавшей 211 пар на фоне 504 не спаривавшихся особей (Гриценко, Соломатин, 2000). Структуру рассматривали по признакам рисунка переднеспинки, признакам надкрылий, параметрам размеров особей. Скрещивания оценивали на положительную ассортативность (преимущественное скрещивание особей одних и тех же форм) и селективность (большее участие в скрещиваниях особей определенной формы) (табл. 6). Положительное ассортативное скрещивание отмечено по 2 из 4 анализируемых признаков рисунка; по признакам размеров – не обнаружено. Селективное скрещивание (половой отбор) по рисунку переднеспинки и размерам проявляется определенно и однозначно. Оно выражено только у самок и благоприятствует меланистическим формам и особям крупных размеров. Скорее всего, такие самки более участвуют в скрещиваниях вследствие большей половой активности и рецептивности. Результаты свидетельствуют о существовании сложной структуры скрещиваний у колорадского жука и указывают на адаптивное значение изменчивости рисунка переднеспинки.

Таблица 6

Оценки ассортативности и селективности скрещиваний в Краснодарской популяции колорадского жука (df – число степеней свободы, P – вероятность соответствия панмиксии)

Признак		Оценка ассортативности			Оценка селективности			
		χ^2	df	P	Пол	χ^2	df	P
Рисунок переднеспинки	A-B	2.18	4	>0.5	самки	8.58	2	<0.025
					самцы	0.44		>0.75
Р-0		16.16	4	<0.01	самки	13.33	2	<0.01
					самцы	0.07		>0.95

	UHV	12.27	1	<0.001	самки самцы	6.10 0.80	1	<0.025 >0.25
	E	0	1	>0.99	самки самцы	14.84 -	2	<0.001 -
	D+E	-	-	-	самки самцы	- 0.03	1	- >0.95
Рисунок надкры- лий	S	-	-	-	самки самцы	0.12 0.43	1	>0.5 >0.5
	L	-	-	-	самки самцы	2.89 0.001	1	>0.05 >0.95
Замок надкрылий		-	-	-	самки самцы	0.60 0.66	1	>0.75 >0.25
Длина надкрылий		1.77	4	>0.75	самки самцы	17.56 4.38	2	<0.001 >0.1
Ширина переднеспин- ки		6.51	4	>0.1	самки самцы	6.39 4.52	2	<0.05 >0.1

Характер связей с кормовыми растениями, основанный на пищевой избирательности, нередко является ключевым фактором популяционной структуризации насекомых-фитофагов (Гриценко и др, 1983; Diehl, Bush, 1984; Фролов, 1987). В связи с этим проведены исследования пищевой избирательности и экологической дифференциации популяций колорадского жука на разных пасленовых культурах и сортах картофеля. Изучали выборки из 4 популяций разных регионов. Пищевую избирательность жуков определяли методом индивидуального тестирования (Гриценко, Соломатин, 1988). Каждой особи предлагали листья двух разных кормовых растений; опыт повторяли до 6-кратного выбора. В двух южных популяциях Краснодара и Тирасполя тестированы группировки особей на посадках картофеля, томатов и баклажанов. Между ними обнаружены существенные различия в направлении сравнительно большего предпочтения «своих» кормовых растений, статистически значимые в 9 из 11 сравнений. Наиболее наглядно локальная дифференциация по кормовым растениям продемонстрирована в Краснодарской популяции, при оценке избирательности особей с двух смежных участков томатов и баклажан и с отдаленного от них на 500 м участка томатов (табл. 7).

Таблица 7

Локальная дифференциация колорадского жука на томате и баклажане в Краснодарской популяции

Культура, участок	Число особей	Распределение особей по выбору томатов - баклажаны			Выбор томатов %	Значимость различий: χ^2 (df=2) P (1-2 - сравнения)
		выбирающие томаты (6-0, 5-1)	промежуточный выбор (4-2, 3-3, 2-4)	выбирающие баклажаны (1-5, 0-6)		
1 Баклажаны	61	0	28	33	22.1	<u>1-2</u> 34.20 <0.001
2 Томаты смежные	58	23	24	11	60.0	<u>1-3</u> 24.53 <0.001
3 Томаты отдаленные	59	8	42	9	50.6	<u>2-3</u> 12.28 <0.01

Помимо различий между особями на разных культурах здесь очевидна более резкая дифференциация группировок в зоне контакта разных культур. Различия между группировками формируются не под прямым влиянием кормовых растений, а в результате активного выбора среды обитания, на основе изменчивости пищевой избирательности особей. Распространенность и разнообразие характера этой изменчивости в различных популяциях иллюстрирует распределение особей по выбору в тесте с картофелем и томатами (рис. 7). Широкая изменчивость по пищевой избирательности существует не только в популяциях Краснодар и Тирасполя, но и в популяциях, существующих исключительно на картофеле (Гуниб, Москва) и представляет общее явление для колорадского жука. Тестирование особей Московской популяции на 8 сортах картофеля также показало наличие избирательности в их отношении, но меньшего уровня, чем на разных культурах. Разница в частотах выбора сортов составляла 5-10%, тогда как в выборе картофеля - томаты она достигает 30-40%.

Таким образом, в популяциях колорадского жука на базе изменчивости пищевой избирательности и при наличии гетерогенных кормовых растений формируются экологические группировки, не достигающие степени дифференциации биологических рас и находящиеся на уровне биотипов.

Существование популяций в нестабильных условиях агроценозов, с ротацией размещения культур и сортов, высокие миграционные способности колорадского жука, определяющие сильные потоки генов, препятствуют более глубокой дифференциации. Изменчивость пищевой избирательности колорадского жука создает потенциал для освоения новых растений-хозяев.

Выбор картофель - томаты
6-0 5-1 4-2 3-3 2-4 1-5 0-6

Рис.7. Распределение особей колорадского жука по пищевой избирательности

Несмотря на интенсивное использование изменчивости рисунка колорадского жука в качестве маркера популяционных процессов, ее эколого-генетические основы изучены недостаточно. Детальный анализ природы изменчивости центрального элемента рисунка переднеспинки (А-В) проведен в опыте со скрещиванием особей московской популяции (Гриценко и др., 1998). Потомство от 4 типов скрещиваний между особями форм А и В в 3-кратной повторности разделяли и выращивали на высоком и низком, температурных фонах. В анализе расщеплений потомства рассматривали 4 фактора (фенотипы материнской и отцовской особи, температура развития, пол потомков) и взаимодействия между ними. С помощью статистического пакета SAS (1988) использовали аналог дисперсионного анализа для качественных признаков. Вычисляли взвешенные наименьшие квадраты с ошибкой – параметры линейной модели и значения χ^2 – вероятности равенства параметра нулю (табл.8). Среди учитываемых факторов высоко значимы эффекты фенотипа матери, фенотипа отца и температуры развития. Прямого влияния пола потомков на их фенотипы не выявлено, однако значимо взаимодействие температура-пол. Результаты показывают комплексное эколого-генетическое определение признака, с аддитивными, но не-

равными материнским и отцовским вкладами, сильным влиянием температуры, проявляющемся в зависимости от пола.

Таблица 8

Результаты статистического анализа расщеплений в F₁
 (* стандартная ошибка для каждой оценки 0.0563)

Параметр	Оценка параметра*	χ^2 df=1	P
Генеральное среднее	1.0939	377.38	<10 ⁻⁴
Фенотип матери	-0.3114	30.57	<10 ⁻⁴
Фенотип отца	-0.1604	8.12	<10 ⁻²
Фенотип матери x фенотип отца	0.0171	0.09	0.76
Температура	0.2414	18.38	<10 ⁻⁴
Фенотип матери x температура	0.0320	0.32	0.57
Фенотип отца x температура	-0.0171	0.09	0.76
Фенотип матери x фенотип отца x температура	-0.0354	0.40	0.53
Пол	-0.0674	1.43	0.23
Фенотип матери x пол	-0.0441	0.61	0.43
Фенотип отца x пол	0.0584	1.07	0.30
Фенотип матери x фенотип отца x пол	0.0406	0.52	0.47
Температура x пол	0.1405	6.23	0.013
Фенотип матери x температура x пол	-0.0737	1.71	0.19
Фенотип отца x температура x пол	-0.0046	0.01	0.94
Фенотип матери x фенотип отца x температура x пол	-0.1181	4.40	0.036

Можно предполагать определение признака несколькими температурозависимыми генами, с частичным доминированием признака В, влияние материнского эффекта и большую температурную чувствительность признака у самок. Очевидно, фены рисунка колорадского жука не являются одномерными генетическими маркерами, а представляют собой комплексные эколого-генетические параметры популяционной структуры.

В популяционной изменчивости колорадского жука проявляется высокая экологическая пластичность и адаптивность. В структуре вида выражены эколого-географические популяционные объединения, локальные популяции и лабильные внутривидовые экологические группировки на разных пасленовых культурах и их сортах. Фенотипическое разнообразие колорадского жука представляет яркий пример комплексной многофакторной эколого-генетической изменчивости. Вероятно, благодаря сочетанию генетической гетерогенности и экологической пластичности колорадский жук демонстрирует

высокую способность к экспансии и воспроизведению в различных условиях, к развитию резистентности к инсектицидам, к преодолению сортоустойчивости, к освоению новых растений-хозяев. Необходимость сдерживания численности и вредоносности колорадского жука требует дальнейшего развития эколого-генетических подходов в его изучении.

ГЛАВА V. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПИЩЕВОЙ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ И ВОЗМОЖНОСТЕЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ У ЗЕРНОВКИ ПЯТНИСТОЙ *CALLOSOBRUCHUS MACULATUS* F.

Зерновка пятнистая использована в данной работе в качестве объекта для экспериментального моделирования процессов дифференциации популяции на разных растениях-хозяевах и анализа изменчивости пищевой избирательности. Этот вид является амбарно-полевым вредителем некоторых южных зернобобовых культур. К основным кормовым растениям зерновки относятся вигна (*Vigna unguiculata*), маш (*Phaseolus aureus*), урд (*P. radiatus*) и адзуки (*P. angularis*). Нут (*Cicer arietinum*) почти так же благоприятен, но менее предпочитаем, а развитие на нем немного задерживается (Larson, 1927; Ishii, 1952; Wasserman, 1981, 1986). В оптимальных условиях развитие поколения у зерновки занимает около одного месяца. Имаго практически не питаются и главное проявление избирательности - выбор семян самками для откладки яиц. Быстрое развитие, простота и удобство культивирования сделали зерновку пятнистую популярным объектом лабораторных популяционно-генетических исследований (Messina, 1987, 1989, 1993; Fox, 1993; Kawecki, 1995).

Проведены опыты с двумя схемами отбора на пищевые предпочтения двух сильно различающихся культур: вигны и нута. Исходным материалом служила лабораторная популяция зерновки, длительно развивавшаяся на вигне. В опыте с массовым отбором, в каждом из 3 вариантов, 20 случайно взятых оплодотворенных самок помещали в равную объемную смесь семян вигны и нута (по 100 см³). После гибели самок семена вигны и нута разделяли и подсчитывали количество яиц на них. Для получения следующего поколения в одном варианте (В) оставляли только семена вигны, в другом (Н) – только семена нута, в контрольном варианте (К) – семена обеих культур. Среди вышедших жуков после свободного спаривания отбирали 20 самок с повторением последующего цикла. Показателем избирательности служило количество яиц, отложенных на семена разных культур. Опыт вели в течение 6 поколений. Данная схема моделирует дифференциацию на растениях-хозяевах с элиминацией потомства на одном из них, но с сохранением свободного скрещивания между особями. Результаты (рис. 8) свидетельствуют о неэффективности такого отбора. В итоге избирательность в противоположных вариантах отбора не отличалась значительно между собой и от исходного поколения. Причины падения выбора нута в контрольном варианте (дрейф, неконтролируемый отбор) остались неизвестными.

Рис.8 Результаты массового отбора по кормовым растениям у зерновки пятнистой

В опыте с индивидуальным отбором исходным материалом служила выборка из 54 оплодотворенных самок, индивидуально помещаемых в равную объемную смесь семян вигны и нута (по 10 см³). В каждом поколении определяли избирательность самок, из потомства которых отбирали семьи 2-3, показавших максимальный результат в направлении отбора. Скрещивали сибов из отобранных семей. Отбор проводили в 3 вариантах. В одном (ВВ) - при отборе на предпочтение вигны использовали потомство, развивавшееся на вигне. В другом (НН) - при отборе на предпочтение нута использовали потомство, развивавшееся на нуте. В третьем варианте (НВ) отбор на предпочтение нута сочетался с использованием потомства, развивавшегося на вигне. Данная схема моделирует дифференциацию с элиминацией потомства на альтернативном хозяине в условиях сильной изоляции и ограничения генетического обмена между группировками. Результаты опыта, проведенного в 10 поколениях, показали высокую и быструю эффективность такой схемы (рис. 9). Линии ВВ и НН статистически значимо различаются по избирательности уже со 2 поколения отбора. Отбираемая в «оппортунистическом» режиме линия НВ значимо отличается от линии ВВ со 2, а от линии НН – с 4 поколения, занимая промежуточное положение между ними. В итоге показатель выбора нута в линии НН увеличился на 244%, а в линии ВВ снизился на 80%.

Рис. 9. Результаты индивидуального отбора по кормовым растениям у зерновки пятнистой

Тестирование избирательности в линиях НН и НВ 6 поколения отбора у особей, развивавшихся на вигне и нуте, не показало существенных различий между ними в пределах линии. Следовательно, пищевая избирательность определяется не прямым влиянием кормового растения, а преимущественно генотипическими факторами. Сравнение плодовитости самок в начале и конце опыта обнаружило сильное ее снижение в линии ВВ, тогда как в других линиях заметных изменений не наблюдалось. Этот эффект возможно объясняется специфической инбредной депрессией, ассоциированной с определенными генами избирательности.

Для более точной оценки генетической основы избирательности зерновки пятнистой проведен гибридологический анализ по этому признаку. В нем использовали контрастно различающиеся линии с высоким (h) b и низким (L) выбором нута, полученные, соответственно, из вариантов НН и ВВ 6-го поколения опыта с индивидуальным отбором. Выбор нута в линии h составлял в среднем 41.4%, в линии L – 5.1%. Поставлено 8 реципрокных скрещиваний. Избира-

тельность оценивали как в предыдущем опыте. Всего, в F₁ проанализировано 54 особи, в F₂ – 158 особей, развивавшихся на нуте. Результаты (рис. 10) показывают картину непрерывного распределения по избирательности потомства в 1 и 2 поколениях. В обоих поколениях наблюдается почти одинаковая, промежуточная по отношению к родителям средняя избирательность с некоторым уклоном к линии L (11.2% и 11.9% выбора нута). Значительно более широкое распределение особей F₂ свидетельствует о расщеплении в этом поколении.

Рис. 10. Результаты гибридологического анализа пищевой избирательности у зерновки пятнистой

Наследуемость пищевой избирательности, по данным скрещиваний, сравнительно высока ($h^2=0.62$). С наибольшей вероятностью можно предполагать олигогенное наследование с участием как минимум двух генов с сильными эффектами и, возможно, с неполным доминированием в отношении выбора вигны.

Последующий опыт с линиями h и L по определению зависимости избирательности от соотношения семян вигны и нута в смеси показал наличие линейной связи этих параметров, специфической для разных линий. Таким образом, пищевая избирательность представляет собой преимущественно генетически детерминированный, стабильно выраженный признак.

Опыты с зерновкой пятнистой показывают наличие обширной изменчивости по пищевой избирательности даже в ограниченной лабораторной популяции. Эта изменчивость, благодаря значительной генетической детерминации, при определенных условиях способна стать основой для достаточно быстрой и резкой эколого-генетической дифференциации популяций. Важным условием дифференциации является изоляция (пространственная, экологическая, этологическая), ограничивающая поток генов между группировками на разных кормовых растениях. Подобные условия представляются вполне реальными для природных популяций многих насекомых-фитофагов.

ГЛАВА VI. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЫ ИВОВОГО ЛИСТОЕДА *LOCHMAEA CAPREAE* L.

Ивовый листоед является ярким примером симпатрического существования биологических рас на разных растениях-хозяевах. Этот широко распространенный вид представлен ивовой и березовой расами, первая из которых связана с мягколистными видами ивы: ивой козьей *Salix capreae*, ивой ушастой *S. aurita*; вторая – с березой пушистой *Betula pubescens*. Значительно реже жуки встречаются на менее благоприятных факультативных растениях-хозяевах – осине *Populus tremulae* и березе бородавчатой *Betula verrucosa*. Впервые различия между расами были обнаружены П. Контканеном (Kontkanen, 1932) и подробно описаны И.В. Кожанчиковым (1946). Детальное комплексное исследование популяционной структуры ивового листоеда проведено в цикле работ А.Г.

Креславским и А.В. Михеевым совместно с В.М. Соломатиным и автором данной работы.

Основные места массового обитания этого вида представляют молодые, преимущественно смешанные ивово-березовые поросли на опушках, просеках и вырубках, а также на верховых болотах, по краю заболоченных лесных водоемов и низин. Спаривание жуков происходит на кормовых растениях; самки откладывают яйца в растительную подстилку под ними, откуда потом личинки поднимаются на растения. Расы ивового листоеда различаются пищевыми предпочтениями имаго и способностью развития личинок. Ивовая раса жестко приурочена к своим хозяевам: имаго предпочитают иву березе в 97-99% случаев выбора, а личинки полностью неспособны к развитию на березе. У менее специализированной березовой расы имаго относительно немного (55-65 %) предпочитают березу иве, а личинки с равным успехом способны развиваться на обоих растениях. В отличие от видов-двойников особи разных рас способны свободно скрещиваться между собой и давать плодовитое потомство. Гибридологический анализ межрасовых скрещиваний показал моногенное наследование характера развития личинок с доминированием способности к развитию на березе. Внешне особи разных рас неразличимы; анализ 9 морфологических признаков не обнаружил значимых различий между ними. В природных и опытных условиях выявлена существенная положительная ассортативность скрещиваний особей разных рас. Прямые и косвенные оценки показывают очень низкий, несмотря на совместное обитание, уровень генетического межрасового обмена – порядка 1-5% (Михеев, Креславский, 1980, 1981; Креславский и др., 1981; Соломатин и др., 1984; Михеев и др., 1984; Михеев, 1986). Поэтому массовые скопления листоеда в смешанной ивово-березовой поросли следует рассматривать не как популяции, а как симпатрические экологически подразделенные популяционные системы.

Детальный анализ такой системы проведен в Московской области на территории Звенигородской биостанции МГУ в скоплении по берегам небольшого заболоченного карьера, с преобладанием березы пушистой и ивы ушастой. В весенний период начала массового размножения и миграций листоеда проводили массовое мечение особей с учетом участков, на которые подразделяли обследуемую территорию и растений, на которых находились особи. Через 2-3 недели, в конце массового размножения проводили повторное обследование с учетом места и кормового растения найденных меченых особей. Общие данные о составе популяционной системы за два года (табл. 9) свидетельствуют о значительной его стабильности.

Таблица 9

Распределение имаго ивового листоеда по кормовым растениям в популяционной системе

Год	Число меченых особей	Распределение по кормовым растениям, %				
		Береза пушистая	Береза бородавчатая	Ива ушастая	Ива козья	Осина
1983	3091	62.4	1.6	32.7	2.6	0.7
1984	4296	56.1	1.6	36.6	3.3	2.4

Малочисленность группировки на иве козьей связана с редкостью этого вида в данном месте обитания, а редкость особей на осине и березе бородавчатой объясняется факультативным значением этих хозяев. Характеристика перемещений повторно найденных меченых особей дана в табл. 10. Таблица 10

Перемещения имаго ивового листоеда в популяционной системе

Год	Найдено повторно меченых особей	Сменивших участок %	Средний радиус активности, м	Сменивших растение %	
				Межрасовые смены	Внутрирасовые смены
1983	391	13.6	27.6	2.3	9.5
1984	522	2.9	7.7	5.0	10.7

Оценки общей численности скопления листоеда по пропорции меченых и немеченых среди повторно учитываемых особей составили за 2 года 22.4 и 34.7 тысяч имаго.

Подавляющее большинство особей осталось в пределах тех же участков на тех же растениях. Уровень пространственных миграций значительно меняется в годы наблюдений; уровень кормовых миграций более стабилен. Ограниченный радиус активности позволяет рассматривать данное скопление как локальную популяционную систему. Уровень внутрирасовых кормовых миграций даже при малочисленности ивы козьей в 2-4 раза превышает уровень межрасовых миграций. При более равномерном соотношении кормовых видов ивы можно ожидать гораздо большего внутрирасового обмена. Пищевую избирательность повторно найденных меченых особей тестировали путем индивидуального альтернативного выбора. Это позволяет сравнить избирательность оседлых и мигрировавших особей, рассматривая предпочтения последних в соответствии с характером миграций (табл. 11).

Таблица 11

Связь пищевой избирательности с миграциями особей на разных кормовых растениях в популяционной системе ивового листоеда (ИУ - ива ушастая; ИК – ива

козья; БП – береза пушистая; ББ – береза бородавчатая; О – осина; → направление миграции)

Тест	Группа особей	Число особей	Выбор первого растения в тесте, %	Значимость различий	
				χ^2 (df=1)	P
БП - ИУ	ИУ - ИУ	54	1.5	87.1	<0.001
	ИУ → БП	9	32.7		
	БП → ИУ	12	25.5	76.6	<0.001
	БП - БП	121	66.0		
ИУ - ИК	ИУ - ИУ	124	41.7	0.1	>0.7
	ИУ → ИК	5	46.7		
	ИК → ИУ	5	46.7	1.2	>0.2
	ИК - ИК	8	31.3		
ББ - БП	БП – БП	201	2.7	129.4	<0.001
	БП → ББ	17	24.8		
О - ИУ	ИУ - ИУ	79	19.6	54.6	<0.001
	ИУ → О	6	61.4		
	О → ИУ	6	11.8	4.3	<0.05
	О - О	7	26.9		

В перемещениях особей между березой и ивой, а также между ними и факультативными хозяевами резко выражена детерминация в соответствии с характером избирательности. Остающиеся на своих растениях особи значительно более их предпочитают, чем особи, перелетающие на другие растения. Только в обмене между особями с ивы козьей и ушастой эта тенденция выражена слабее и статистически не значима. Таким образом, эколого-генетическая структура популяционной системы ивового листоеда поддерживается на основе изменчивости пищевой избирательности особей путем направленного выбора среды обитания.

Популяционная система ивового листоеда представляет собою сложную, глубоко дифференцированную динамическую структуру, условно выражаемую следующей схемой (рис. 11).

Изоляция ивовой и березовой расы при полной симпатрии достигает почти межвидового уровня. Слабый обмен между ними преимущественно обеспечивает менее консервативная березовая раса. В пределах ивовой расы формируются слабо дифференцированные, свободно обменивающиеся группировки на разных видах ивы. Кроме того, каждая раса образует нестабильные группировки на факультативных хозяевах: ивовая раса – на осине, березовая – на березе бородавчатой.

Конкретный характер таких популяционных систем значительно варьирует, определяемый, прежде всего, разнообразием, соотношением и размещением кормовых растений, а также еще малоизученным влиянием мезо- и ксероморфности мест обитания, различным влиянием энтомофагов на иве и березе и другими экологическими факторами. Отсюда, в перспективе, *Lochmaea capreae* может служить показательным объектом изучения биоценотического формирования популяционной структуры вида.

ГЛАВА VII. ОРГАНИЗАЦИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЗВЕРОВОЙНОГО ЛИСТОЕДА *CHRYSOLINA VARIANS* L.

Зверобойный листоед обладает наглядным дискретным полиморфизмом окраски, подобно некоторым классическим объектам популяционной генетики. Его однотонная, металлически блестящая окраска тела выражена в трех основных формах: преобладающей красной, более или менее уступающей ей зеленой и значительно более редкой синей. Впервые этот вид был оценен по достоинству А.Г. Креславским, под руководством которого, совместно с А.В. Михеевым и В.М. Соломатиним, автор участвовал в комплексных исследованиях крупной популяции листоеда на территории Звенигородской биостанции МГУ, в Московской области. Исследования включали анализ наследования окраски, детальное картирование скоплений зверобоя и группировок листоеда на нем, учет частоты форм, оценку миграций особей путем массового мечения (Гриценко и др., 1986; Креславский и др., 1996). Впоследствии, этот материал дополнен данными по двум другим небольшим популяциям из Московской области.

Распространение зверобойного листоеда ограничено, прежде всего, произрастанием кормового растения - зверобоя пятнистого *Hypericum maculatum*, занимающего в основном антропогенно нарушенные осветленные места в лесах и возле них. В распространении зверобойного листоеда обнаруживается три экологически различных типа мест обитания. Открытые места представлены крупными широкими просеками на линиях электропередачи и противопожарных разрывов, наиболее крупными вырубками и полянами в лесу, обширными лесными опушками. Второй тип – промежуточные участки, представлен умеренной величины вырубками, полянами и опушками с небольшой степенью затенения. К третьему типу – лесные (закрытые) участки, относятся небольшие разреженные группировки зверобоя по обочинам лесных дорог, тропинок, на узких просеках и мелких полянах, более затененных и увлажненных. Результаты гибридологического анализа окраски, проведенного по всем вариантам скрещиваний между формами, убедительно показывают моногенное, промежуточное (с неполным доминированием) наследование этого признака (табл. 12). Красная и синяя формы являются гомозиготами, зеленая форма гетерозиготна. Ген, в гомозиготе определяющий красную окраску, обозначен – С^г. Распределение форм у самцов и самок не различается. Такой характер полиморфизма дает возможность точного определения генотипического состава популяционных группировок зверобойного листоеда.

Таблица 12

Наследование основных форм окраски (К – красная, З – зеленая, С – синяя)
у зверобойного листоеда

Тип скрещиваний	Число скрещиваний	Число потомков	Окраска потомков: число (%)		
			Красная	Зеленая	Синяя
К × К	26	912	912 (100)	0 (0)	0 (0)
К × З	19	1047	522 (49.9)	525 (50.1)	0 (0)
З × З	12	513	114 (22.2)	269 (52.4)	130 (25.3)
З × С	6	247	0 (0)	130 (52.6)	117 (47.4)
К × С	6	213	0 (0)	213 (100)	0 (0)
С × С	15	554	0 (0)	0 (0)	554 (100)

Распределение частот форм в многочисленных (44 выборки от 20 до 700 особей) локальных группировках зверобойного листоеда на территории ЗБС

очень гетерогенно (рис.12). В этой неоднородности обнаружена четкая экологическая приуроченность группировок с различными частотами к разным типам мест обитания; с тенденцией снижения частоты гена C^r с увеличением степени открытости участков. Суммарные данные представлены в табл. 13. Скопления открытых участков отличаются незначительным преобладанием красной (38-60%), высокой частотой зеленой (31-49%) и существенной частотой синей формы (3-19%). Группировки участков промежуточного типа имеют явное преобладание красной (68-84%), гораздо меньшую долю зеленой (15-35%), редкую встречаемость синей формы (0-8%). Для группировок лесных участков характерно подавляющее преобладание красной (70-95%), низкая частота зеленой (5-30%), практическое отсутствие синей формы.

Этой закономерности соответствуют данные по двум другим обследованным популяциям, представляющим ограниченные группировки на участках открытого - промежуточного типов. Частоты форм в этих достаточно отдаленных пунктах не различались значимо между собой, а по отношению к Звенигородской популяции занимали пограничное положение между группами открытых и промежуточных мест. В выборках популяции Михайловское частота гена C^r составляла от 0.763 до 0.854; в популяции Дубна – 0.760-0.774. В обеих популяциях за 2000-2001 годы наблюдалась высокая стабильность частот форм.

Рисунок 29. Частота красной формы зверобойного листоеда (обозначена штриховкой) в выборках с разных участков Звенигородской биостанции МГУ: 1 – скопление открытых участков на просеке пожарного разрыва; 2 – скопление промежуточных и закрытых участков в лесу. Масштаб 1: 20 000 (по Гриценко и др., 1986)

Таблица 13

Распределение форм окраски зверобойного листоеда в Звенигородской популяции при объединении выборок по типам мест обитания, 1983 г.

Типы мест обитания	Формы окраски: число %			Общая численность	Частота гена C^r
	Красная	Зеленая	Синяя		
Открытые	1001 46.2	934 43.1	232 10.7	2167	0.677
Промежуточные	565 69.8	226 27.9	18 2.2	809	0.838
Лесные	326 81.5	70 17.5	4 1.0	400	0.903

Это свидетельствует в пользу универсальности характера полиморфизма у зверобойного листоеда.

Возможность точного определения частот генотипов окраски, позволяет рассматривать их соответствие в популяциях и группировках соотношению Харди – Вайнберга (табл. 14). Во всех случаях наблюдается удивительно постоянное соответствие частот форм соотношению Харди-Вайнберга. Наиболее вероятной причиной этому представляется не отсутствие отбора или дрейфа, а повсеместная панмиксия, случайное скрещивание особей разной окраски. Это явление отмечалось нами при регистрации и суммировании данных о встреченных парах в Звенигородской популяции, а также ранее, на крупной выборке спаривавшихся особей из Карпат (Соломатин и др., 1977).

Таблица 14

Оценка соответствия частот форм окраски в популяционных группировках зверобойного листоеда соотношению Харди – Вайнберга

Популяция	Участки	Год	Значимость соответствия	
			χ^2 (df=1)	P
Звенигород	Открытые	1983	0.725	>0.7
	Промежуточные	1983	0.634	>0.7
	Лесные	1983	0	-
Михайловское	Открытые	2000	1.335	>0.5
	Открытые	2001	0.426	>0.9
Дубна	Открытые	2000	0.0004	>0.97
	Открытые	2001	0.822	>0.6
Общее по всем материалам			3.942 (df=14)	>0.995

Панмиктическое скрещивание устанавливает равновесное распределение частот генотипов при разных частотах генов, в мелких и крупных группировках.

Проведенная для популяций Михайловское и Дубна оценка 3 количественных размерных признаков не обнаружила заметных различий по ним между разными формами окраски (различия значимы лишь в 1 из 18 сравнений). Здесь, как и у алычи, связи полиморфизма с количественными признаками оказались трудно уловимыми.

Оценка миграций зверобойного листоеда в Звенигородской популяции путем массового мечения с повторным поиском показала значительно бóльшую активность по сравнению с ивовым листоедом. Из 15373 меченых за 1983-1986 г.г. особей повторно найдено 329. Среди них 11,6% сменили участок. Средний радиус активности составил 52,3 м, однако рекордная зарегистрированная дальность миграции достигла 1.8 км. Учитывая эти показатели, всю совокупность группировок на территории Звенигородской биостанции следует считать единой популяцией. Такой характер миграций и популяционной структуры зверобойного листоеда, вероятно, объясняется стратегией поиска доступной среды обитания, отличающейся фрагментарностью и нестабильностью. На этом фоне проявляется выраженная экологическая обусловленность генетического полиморфизма окраски. Механизм этого явления остается пока невыясненным. Маловероятно, что зависимость распределения форм от типа места обитания везде и одинаково определяется отбором. Попытки обнаружить различия форм по засухоустойчивости, плодовитости, поражению паразитами и болезнями не увенчались успехом. Более вероятным представляется активный и дифференцированный выбор мест обитания, с направленным распространением зеленой и синей форм на открытые участки, при более случайном распространении красной формы. Универсальный характер полиморфизма выражается в очень низкой межпопуляционной компоненте изменчивости и высоком (около 85%) внутрипопуляционном разнообразии. Таким образом, любая популяция, в зависимости от характера гетерогенности среды, способна воспроизводить характерную для вида структуру изменчивости.

Пример зверобойного листоеда показывает, что классический генетический полиморфизм окраски, несмотря на давнее его изучение, сохраняет большие возможности для дальнейшего познания эколого-генетической структуры природных популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение столь различных объектов из числа растений и насекомых преследовало некоторые общие цели и, при всем разнообразии использованных методов, основано на единых принципах эколого-генетического анализа популяционной изменчивости. Основными вопросами в подходе к каждому объекту

были: что представляет собой популяция в структуре вида, как ее изменчивость реализуется на фоне гетерогенной среды, каким образом изменчивость связана с главными биологическими свойствами вида. Эти вопросы стремились решить сопоставлением меж- и внутривидовой популяционной фенотипической изменчивости, определением уровней и форм иерархической популяционной структуры, анализом вклада и взаимодействия генетических и экологических факторов в популяционную изменчивость. Инструментами в этой работе служили уникальные и замечательные возможности, предоставляемые признаками, свойствами и условиями жизни объектов исследования. Доминирование овсяницы Воронова в поясе субальпийских лугов Горного Дагестана дало возможность рассмотреть популяционную организацию изменчивости вида на фоне резко структурированной, контрастно гетерогенной среды. Биологические свойства овсяницы позволили проанализировать ее изменчивость различными методами (клонирование, семейный посев, семейный экспресс-тест на контрастных средах). Высокая изменчивость дикорастущей алычи, выраженная в полиморфизме окраски плодов и варьировании признаков листа, наряду с разнообразием жизненных форм, сочетанием семенного и вегетативного размножения, а также четкой метамерии органов обеспечили проведение детального эколого-генетического анализа внутривидовой изменчивости без смены поколений. Наличие у колорадского жука многообразной изменчивости рисунка тела, олигофагии на пасленовых растениях, высокая массовость, экологическая пластичность и адаптивность этого вида позволили на обширном материале проанализировать различные уровни и факторы популяционной структуры. Быстрое развитие, олигофагия на бобовых культурах и однозначное проявление выбора растений-хозяев у зерновки пятнистой обеспечили возможности экспериментального исследования эффективности разных форм отбора по кормовым растениям и гибридологического анализа пищевой избирательности. Существование глубоко дифференцированных по кормовым растениям симпатрических рас ивового листоеда позволило детально исследовать эколого-генетическую структуру популяционных систем этого вида. Классический моногенный полиморфизм окраски зерноядного листоеда дал возможность выявления его экологической обусловленности в различных местах обитания.

Одним из главных общих следствий работы является обнаружение тесных и разнообразных взаимосвязей генетических и экологических факторов в организации популяционной изменчивости. Вместе с существенной генотипической изменчивостью высокая фенотипическая пластичность проявляется как в изменчивости количественных признаков овсяницы Воронова, так и в изменчивости качественных признаков колорадского жука; сопоставимые генетические и негенетические компоненты прослеживаются по количественным признакам алычи. При этом, помимо прямых эффектов генотипа и среды, обнаруживаются

существенные генетико-средовые взаимодействия, проявляющиеся в широком популяционном разнообразии норм реакции генотипа на различия и изменения среды. Экологическая дифференциация по кормовым растениям у колорадского жука, зерновки пятнистой, ивового листоеда базируется на преимущественно генотипической изменчивости выбора кормовых растений. Распределение генетического полиморфизма окраски зверобойного листоеда оказалось закономерно связанным с экологическими типами мест обитания. Все это указывает на необходимость комплексных эколого-генетических оценок популяционной изменчивости.

Сопоставление генетического полиморфизма с изменчивостью количественных признаков у алычи и зверобойного листоеда обнаруживало только относительно слабые и лабильные связи между этими системами. Более существенными, однако, так же лабильными были связи генетико-средового квазиполиморфизма колорадского жука с количественными признаками и некоторыми адаптивными свойствами. Это может свидетельствовать о тонкости, неоднозначности и специфичности экологических механизмов поддержания и распределения полиморфизма в популяциях.

Организация изменчивости в популяционной структуре вида, то есть, наличие, характер и степень иерархических уровней дифференциации, определяется, прежде всего, характером пространственно-временной гетерогенности среды обитания вида, устанавливающей уровни изоляции, отбора и дрейфа в популяционных системах, Биологические свойства видов, определяющие интенсивность и протяженность генных потоков, также существенным образом зависят от среды.

В целом, результаты работы показывают неразрывную связь популяционной организации изменчивости с гетерогенностью среды обитания. Понимание этой связи особенно важно в решении современных проблем, стоящих перед популяционной биологией.

Выводы

1. Основными показателями эколого-генетической организации изменчивости вида служат: соотношение межпопуляционной и внутривидовой изменчивости, отражающее степень дифференцированности популяций и их вклад в изменчивость вида, наличие и выраженность экологических внутривидовых группировок, временная вариабельность популяций, структура изменчивости по комплексам различных признаков, отражающая влияние генотипических и средовых факторов и взаимодействия между ними. Эти моменты могут быть решающими в оценке видовой биоразнообразия.
2. Различные объекты предоставляют разные возможности и подходы к анализу эколого-генетической организации изменчивости. Для первичной оценки ор-

организации изменчивости необходим комплекс выборок из разных популяций и внутривидовых групп за разные годы. Значительную детализацию оценки дает выделение в природной популяции семей или клонов, а также учет метамерных признаков. Точный эколого-генетический анализ требует экспериментов с культивированием родственных групп особей в контрастных условиях. Исследовали разные доступные признаки – полиморфные, количественные, параметры жизненного цикла. Каждый из исследованных видов растений и насекомых может служить моделью для раскрытия определенных сторон эколого-генетической организации изменчивости.

3. Овсяница Воронова (*Festuca woronovii* Hack.) – доминирующий вид субальпийских лугов Кавказа, интересна способностью к развитию в широком диапазоне контрастной среды высокогорий. Первичная оценка изменчивости проведена по количественным признакам в комплексе выборок из популяций Горного Дагестана. В среднем, почти 2/3 фенотипической изменчивости определяют межпопуляционные различия, что соответствует резкому расчленению рельефа, создающему «островные» эффекты в популяционной структуре вида. Внутри популяций выделяются экологически контрастные группировки склонов северной и южной экспозиции. Из трех методов эколого-генетического анализа: выращивания клонов, посемейных посевов и экспресс-тестов с посемейным проращиванием семян, последний наиболее эффективен в дифференцированной оценке изменчивости. Высокой экологической пластичности овсяницы Воронова в ее изменчивости соответствует фенотипическая пластичность и выраженное эколого-генетическое взаимодействие.

4. Дикорастущая алыча (*Prunus divaricata* Led.) замечательна чрезвычайной изменчивостью окраски плодов, признаков листа, разнообразием жизненных форм, сочетанием семенного и вегетативного размножения. В изолированной популяции алычи на Гунибском плато в Дагестане в общей изменчивости размерных признаков листа эколого-генетические различия особей составили 40-50%, годичной изменчивости - 1.5-2%, взаимодействия особь–год - 12-20%, внутрикронной метамерной изменчивости - 25-40%. Структура изменчивости признаков сходна у разных жизненных форм. Сопоставление изменчивости гетерогенных одиночных растений и гомогенных клоновых растений обнаружило в разнообразии особей и их взаимодействии с условиями года сопоставимые генетические и негенетические компоненты. Связь окраски плодов с количественными признаками невелика и нестабильна. Алыча демонстрирует высоко гетерогенную, но весьма стабильную организацию популяционной изменчивости.

5. Изучение популяционной структуры колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) представляет интерес ввиду бурной экспансии вида, обеспеченной его изменчивостью и экологической пластичностью. Изменчивость 39 выборок из 13 популяций изучена по признакам рисунка переднеспинки и размеров. В

среднем, межпопуляционная изменчивость колорадского жука составляет около 40% общей. В ней выделяются различия между южной и северной группами популяций и разнообразие локальных популяций. В преобладающей внутривидовой изменчивости выделяются различия экологических группировок на разных пасленовых культурах и сортах картофеля, пространственных микрогруппировок, высокая годичная изменчивость. Вклад каждой из компонент составляет от 10 до 20% изменчивости. Отдельная популяция колорадского жука способна воспроизводить большую часть видового потенциала изменчивости.

6. Изменчивость рисунка колорадского жука представляет собой квазиполиморфизм – явление промежуточное между дискретной и непрерывной изменчивостью. Детальный эколого-генетический анализ скрещиваний по центральному признаку рисунка показал наибольший вклад в изменчивость материнского и отцовского генотипов с преобладанием первого (материнский эффект), подтвердил сильную зависимость проявления признаков от температуры развития и выявил существенное генетико-температурное взаимодействие. Обнаружены связи изменчивости рисунка с успехом особей в скрещиваниях и выживанием при зимовке. Характер этих связей лабилен в зависимости от условий.

7. Одним из главных структурообразующих факторов в популяциях насекомых-фитофагов является характер связей с кормовыми растениями, основанный на изменчивости пищевой избирательности. В популяциях колорадского жука изменчивость обнаруживается повсеместно и выражена в виде разнообразия приуроченности особей к основному растению – картофелю. В южных популяциях при совместном выращивании разных пасленовых культур (картофель, томаты, баклажаны) на них формируются контрастные, но лабильные и обратимые экологические группировки. В северных популяциях экологическая изменчивость существует в менее явной форме и реализуется на мелких посадках не основных культур или на разных сортах картофеля. Прямой связи между пищевой избирательностью и морфологической изменчивостью особей не обнаружено, однако возможна косвенная ассоциация этих систем. Интенсивные миграции и генетический обмен, приспособление к ротационным условиям агроценозов, препятствуют более глубокой дифференциации вида по кормовым растениям.

8. Точный эколого-генетический анализ пищевой избирательности осуществлен на лабораторной популяции зерновки пятнистой (*Callosobruchus maculatus* F.) В экспериментах показана возможность эффективного и быстрого отбора на предпочтение двух зернобобовых культур (вигны и нута) при условии изоляции и неслучайного скрещивания отбираемых особей. Отбор неэффективен в свободно скрещивающихся субпопуляциях, однако в инбредных линиях достигает качественного эффекта уже в 4-6-м поколениях. Гибридологический анализ отобранных линий показал, что пищевая избирательность определяется преимущественно генотипически. Величина избирательности – стабильный показа-

тель генотипа и изменяется пропорционально соотношению кормовых объектов.

9. Примером глубокой дифференциации по кормовым растениям является ивовый листоед (*Lochmaea capreae* L.) имеющий симпатрические, морфологически идентичные березовую и ивовую расы. У березовой расы питание имаго и развитие личинок происходит на обоих хозяевах; у ивовой расы имаго почти obligatно выбирают иву, личинки способны развиваться только на ней. Особи разных рас способны к скрещиванию и производству фертильного потомства. Межрасовые различия в развитии личинок определяются моногенно. Генетический обмен между расами в условиях полной симпатрии не превышает 1-5%. Изучение популяционной системы в Московской области выявило подразделение каждой расы на менее дифференцированные экологические группировки, связанные с родственными видами хозяев. У ивовой расы выделяются основные группы на ивах ушастой и козьей и факультативная группировка на осине; у березовой расы существует основная группа на березе пушистой и факультативная – на березе бородавчатой. Характер миграций особей соответствует их пищевой избирательности. В симпатрических долговременных и стабильных ассоциациях разных кормовых растений возможно формирование дифференцированной, сложной суперпопуляционной организации.

10. Изменчивость зверобойного листоеда (*Chrysolina varins* L.) демонстрирует классический пример генетического полиморфизма. Три основные формы окраски тела определяются моногенно: красная и синяя формы – гомозиготы, зеленая форма – гетерозигота. Распределение частот форм соответствует соотношениям Харди-Вайнберга и обеспечивается панмиксией. Внутри популяции дифференцируются группировки открытых и закрытых (лесных) участков. С увеличением степени открытости места обитания закономерно снижается частота красной формы. Вероятно, это явление обусловлено дифференцированным выбором среды разными формами в ходе миграций. Основную часть внутривидовой изменчивости, составляющей 85% от общей, определяют различия экологических группировок. Существенных связей окраски с количественными признаками не обнаружено. Организация полиморфизма зверобойного листоеда адаптирована к быстро преходящим условиям стадии сукцессии с участием зверобоя, в которых любая группа особей в новом месте обитания может восстановить видовой потенциал изменчивости.

11. Изучение популяций разных видов растений и животных показывает, что популяционная изменчивость вида всегда образует многоуровневую, динамичную в пространстве и времени организацию. Значительная ее часть обусловлена различными взаимосвязями генетически гетерогенной совокупности особей с варьирующими условиями среды и представляет эколого-генетическую изменчивость. Основой организации изменчивости служит генетическая гетероген-

ность популяций. Структурозадающими факторами являются биологические свойства вида: характер жизненного цикла, биология размножения и развития, трофические связи, миграционные способности, экологическая пластичность. Структурообразующими факторами являются условия среды обитания – уровень их пространственно-временной гетерогенности, подразделенности, контрастности. По характеру действия на популяционную структуру можно выделить факторы дифференцирующие и интегрирующие. Эколого-генетическая организация изменчивости определяется наличием, интенсивностью и взаимодействием этих факторов. Познание популяционной организации изменчивости с использованием любых доступных методов и признаков необходимо для сохранения, рациональной эксплуатации либо подавления, соответственно, редких, используемых и вредоносных видов.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Монография:

1. Гриценко В.В. Концепции вида и симпатрическое видообразование/ В.В. Гриценко, А.Г. Креславский, А.В. Михеев, А.С. Северцов, В.М. Соломатин. – М.: МГУ, 1983. – 193 с.

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

2. Креславский А.Г. Внутрипопуляционная экологическая дифференциация жука-листоеда *Chrysochloa cacaliae*/ Креславский А.Г., Соломатин В.М., Михеев А.В., Гриценко В.В.// Зоологический журнал. – 1976. - Т. 55. - №8. – С. 1163-1171.

3. Соломатин В.М. Ассортативное скрещивание в природных популяциях листоеда *Chrysochloa cacaliae*/ В.М. Соломатин, А.Г. Креславский, В.В. Гриценко, А.В. Михеев, // Генетика. – 1976. – Т.12. - №3. – С. 160-162.

4. Соломатин В.М. Ассортативное скрещивание в природных популяциях жуков-листоедов/ В.М. Соломатин, А.Г. Креславский, А.В. Михеев, В.В. Гриценко // Журнал общей биологии. – 1977. – Т. 38. – №1. – С. 57-64.

5. Креславский А.Г. Генетический обмен и изолирующие механизмы у симпатрических рас *Lochmaea capreae*/ А.Г. Креславский, А.В. Михеев, В.М. Соломатин, В.В. Гриценко// Зоологический журнал. – 1981. – Т. 60. - №1. – С. 62-68.

6. Глотов Н.В. Эколого-генетическое исследование овсяницы Воронова в Дагестане/ Н.В. Глотов, В.В. Гриценко// Журнал общей биологии. – 1983. – Т.44. - №6. – С. 823-830.

7. Гриценко В.В. Изменчивость природных популяций овсяницы Воронова в Дагестане/ В.В.Гриценко, Н.В. Глотов, Л.А. Животовский// Экология. –1984. - №1. – С. 8-14.

8. Михеев А.В. Связи с кормовыми растениями и структура ивовой расы у *Lochmaea capreae*/ Михеев А.В, Креславский А.Г., Соломатин В.М., Гриценко В.В.// Зоологический журнал. – 1984. – Т.63. - №2. – С. 209-218.

9. Гриценко В.В. Основные варианты окраски *Chrysolina varians*, их наследование и пространственное распределение в природе/ А.Г. Креславский, А.В. Михеев, В.М. Соломатин// Бюллетень МОИП. – 1986. - Сер.биол. – Т. 91. -В. 2. – С.41-50.

10. Гриценко В.В. Пищевая избирательность колорадского жука и экологическая структура его популяций/ В.В. Гриценко, В.М. Соломатин// Известия ТСХА. – 1988. - В.1. – С. 114 – 119.

11. Креславский А.Г. Миграции, рассеивание и структура популяций у трех видов жуков-листоедов/ А.Г. Креславский, В.М.Соломатин, А.В. Михеев, В.В. Гриценко// Зоологический журнал. – 1996. – Т. 75. - №7. – С. 1021-1033.

12. Щаденков А.А. Анализ токсичности для колорадского жука картофеля и экстрактов клеток *E.coli*, экспрессирующих гибридные производные гена эндотоксина *Cry IIIA*/ А.А. Щаденков, И.Л. Дридзе, В.В. Гриценко, Т.А. Гетачеу и др.// Доклады РАСХН. - 1996. - №2. – С. 11-12.
13. Гриценко В.В. Эколого-генетический анализ изменчивости центральных элементов рисунка переднеспинки у колорадского жука/ В.В. Гриценко, Н.В. Глотов, Д. Б. Орлинский// Зоологический журнал. – 1998. – Т.77. - №3. – С. 278-284.
14. Гриценко В.В. Детальное разложение дисперсии на компоненты при анализе изменчивости метамерных признаков (на примере *Prunus divaricata*)/ В.В. Гриценко, Л.А. Гриценко// Известия ТСХА. – 1999. - №3. – С. 99-104.
15. Гриценко В.В. Структура скрещиваний в популяции колорадского жука/ В.В. Гриценко, В.М. Соломатин// Зоологический журнал. – 2000. – Т.79. - №1. – С. 40-47.
16. Гриценко В.В. Отбор на предпочтение растений-хозяев, наследование пищевой избирательности и возможности эколого-генетической дифференциации у зерновки пятнистой/ В.В. Гриценко// Зоологический журнал. – 2001. – Т. 80. - № 8. - С. 946-951.
17. Гриценко В.В. Биологическая эффективность химических средств защиты картофеля от колорадского жука в зависимости от возрастного состава популяции вредителя/ В.В.Гриценко// Известия ТСХА. – 2004. – В.1. - С. 55-61.
18. Гриценко В.В. Оценка эффективности способов применения инсектицидов в защите картофеля от колорадского жука/ В.В. Гриценко, М.А.М. Осман// Известия ТСХА. – 2008. – В. 3. – С. 1-9.

Статьи в других изданиях:

19. Гриценко В.В. Изучение изменчивости количественных признаков овсяницы пестрой в Дагестане/ В.В. Гриценко// Доклады ТСХА. – 1980. - В. 259. – С. 114-117.
20. Гриценко В.В. Колорадский жук на томатах и баклажанах/ В.В.Гриценко// Гавриш. – 2002. - №3. - С. 20-23.

Материалы и тезисы конференций и сборников:

21. Гриценко В.В. Изучение системы размножения овсяницы пестрой/ В.В. Гриценко//Проблемы эволюционной и популяционной генетики: сб. науч. тр. – Махачкала, 1978. - С. 35-41.
22. Гриценко В.В.Изменчивость количественных признаков овсяницы пестрой на Гунибском плато/ В.В. Гриценко///Проблемы эволюционной и популяционной генетики: сб. науч. тр. – Махачкала, 1978. – С. 114-117.
23. Гриценко В.В. Структура изменчивости количественного признака овсяницы пестрой/ В.В. Гриценко// Физиологическая и популяционная экология: сб. науч. тр. - Саратов: СГУ. – 1983. – С. 101-104.

24. Гриценко В.В. Эколого-генетические взаимодействия в симпатрически подразделенной популяционной системе у *Lochmaea carthaeae*/ В.В. Гриценко //Микроэволюция: тез. докл. I Всесоюз. конф. по пробл. эволюции. – М.: МГУ. - 1985. – С. 74-75.
25. Гриценко В.В. Морфологическая изменчивость и экологическая структура популяций колорадского жука/ В.В. Гриценко, В.М. Соломатин// Проблемы микроэволюции: сб. науч. тр. – М: Наука, 1988. – С. 55-56.
26. Гриценко В.В. Анализ популяционной структуры колорадского жука по морфологическим признакам/ В.В. Гриценко, В.М. Соломатин// Фенетика природных популяций: Материалы IV Всесоюз. совещания. – М.:ИБР,1990. - С. 60-61.
27. Гриценко В.В. Генетический анализ изменчивости пищевой избирательности у зерновки четырехпятнистой/ В.В. Гриценко// Материалы конференции ВОГиС. - Саратов,1994. – С.
28. Узбекова С.В. Construction of hybrid genes for anticoleopteran fusion proteins *V.t.* toxin-enzymatic marker and their expression in transgenic plants/ С.В. Узбекова, А.А. Щаденков, В.В. Гриценко и др.//Межд. симпозиум по биотехнологии и генной инженерии. - Киев, 1994. – С. 39.
29. Гриценко В.В. Отбор на пищевую избирательность у зерновки четырехпятнистой и возможности дифференциации популяций насекомых-фитофагов/ В.В. Гриценко// Экология и генетика популяций: сб. материалов I Всероссийск. популяцион. семинара.- Йошкар-Ола, 1998. – С. 134-136.
30. Гриценко В.В. Экологические и генетические факторы полиморфизма у колорадского жука/ В.В. Гриценко, Н.В. Глотов// Проблемы энтомологии в России: Материалы X съезда Русск. Энт. общ. - Т.1. – СПб, 1998. – С. 101-102.
31. Гриценко В.В. Популяционные основы вредности колорадского жука/ В.В. Гриценко// Жизнь популяций в гетерогенной среде: сб. материалов II Всероссийск. популяцион. семинара. – Ч. 2. - Йошкар-Ола, 1998. – С. 219-228.
32. Гриценко Л.А. Изменчивость жизненных форм в популяции дагестанской дикорастущей алычи/ Л.А. Гриценко, В.В. Гриценко//Онтогенез в популяциях: сб. материалов III Всероссийск. популяцион. семинара. - Йошкар-Ола, 2001. – С. 74-76.
33. Гриценко В.В. Первичный анализ популяционной организации изменчивости/ В.В. Гриценко// Биоразнообразии природных популяций: сб. науч. тр. – Йошкар-Ола, 2004.- С.
34. Гриценко Л.А. Экспрессные методы оценки эколого-генетической изменчивости количественных признаков в популяциях растений/ Л.А. Гриценко, В.В. Гриценко// Научное наследие Н.И. Вавилова – фундамент развития отечественного и мирового сельского хозяйства: материалы международной конференции. – М.: РГАУ-МСХА, 2007. – С. 54-56.

35. Гриценко Л.А. Экспрессные подходы к оценке эколого-генетической изменчивости количественных признаков растений/ Л.А. Гриценко, В.В. Гриценко// Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: тез. докл. II Вавиловской международной конференции. – СПб: ВИР, 2007. – С. 61-62.

Учебники, учебные пособия:

36. Белошапкин С.П. Словарь-справочник энтомолога/ С.П. Белошапкин, В.В. Гриценко, Ю.А. Захваткин, В.В. Исаичев и др. – М.: Нива России, 1992. – 334 с.

37. Горбачев И.В. Защита растений от вредителей Учебник для с.-х. вузов/ И.В. Горбачев, В.В. Гриценко, Ю.А. Захваткин, В. В. Исаичев и др. - М.: Колос, 2002. – 469 с.

38. Гриценко В.В. Защита растений. Учебник для средн. спец. уч. зав./ В.В., Гриценко, Д.А. Орехов, С.Я. Попов, Ю.М. Стройков и др. – М.: Мир, 2005. – 487 с.

39. Шкаликов В.А. Иммуитет растений. Учебник для с.-х. вузов/ В.А. Шкаликов, Ю.Т. Дьяков, А.Н. Смирнов, Ф. С.-У. Джалилов, Ю.М. Стройков, Ю.Б. Коновалов, В.В. Гриценко. – М.: КолосС, 2005. – 189 с.

40. Гриценко В.В. Вредители и болезни сельскохозяйственных культур. Учебное пособие для начального профессионального образования/ В.В. Гриценко, Ю.М. Стройков, Н.Н. Третьяков. – М.: «Академия», 2008. – 219 с.