

Сумський державний педагогічний університет імені А. С. Макаренка

**Природничо-географічний факультет
Кафедра загальної біології та екології**

Петренко Олександра Олександрівна

**ФЕНОТИПІЧНИЙ ПОЛІМОРФІЗМ ЗА РИСУНКОМ ПРОНОТУМА ТА
ЕЛІТЕР ІМАГО *Leptinotarsa decemlineata* Say НА РІЗНИХ
ПАСЛЬОНОВИХ КУЛЬТУРАХ В УМОВАХ СЕЛА ЗАПСІЛЛЯ
КРАСНОПІЛЬСЬКОГО РАЙОНУ СУМСЬКОЇ ОБЛАСТІ**

Спеціальність: 014 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини)

Галузь знань: 01. Освіта

Кваліфікаційна робота
на здобуття освітнього ступеню магістра

Науковий керівник

_____ В.М. Торяник,
кандидат біологічних наук, доцент
«30» листопада 2020 року

Виконавець

_____ О.О. Петренко
«30» листопада 2020 року

ЗМІСТ

ВСТУП.....	4
РОЗДІЛ 1.....	10
АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД ПЕРШОДЖЕРЕЛ.....	10
1.1 Внутрішньовидовий поліморфізм <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say на різних рівнях організації	10
1.2 Поліморфізм популяцій <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say за рисунком покривів імаго на території України.....	13
РОЗДІЛ 2.....	24
МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ	24
2.1 Еколого-географічна характеристика села Запсілля Краснопільського району Сумської області.....	24
2.2 Особливості біології <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say як об'єкта дослідження	25
2.3 Методика збору імаго <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say	30
2.4 Методика аналізу фенотипічної структури локальної популяції <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say за рисунком пронотума та елітер імаго	31
РОЗДІЛ 3.....	36
РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ	36
3.1 Фенотипічна структура локальної популяції <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say за рисунком пронотума імаго, зібраних з різних пасльонових культур у селі Запсілля Краснопільського району Сумської області.....	36
3.1.1 Фенотипічна структура локальної популяції <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say за різноманітністю феноформ центральної частини рисунку пронотума імаго .	36
3.1.2 Фенотипічна структура локальної популяції <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say за різноманітністю фенів рисунку пронотума імаго	44

3.2 Фенотипічна структура локальної популяції <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say за рисунком елітер імаго, зібраних з різних пасльонових культур у села Запсілля Краснопільського району Сумської області	48
ВИСНОВКИ	51
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ПЕРШОДЖЕРЕЛ	53

ВСТУП

Актуальність. Взаємодія комплексу генів і чинників середовища обумовлюють безперервний розподіл фенотипів у природних популяціях. Цей розподіл, як правило, підпорядковується функції нормальної або логнормальної залежності. У стабільних умовах середовища мешкання проміжні варіанти (модальні) фенотипів у популяціях залишають більше нащадків, ніж крайні. Генетичні рекомбінації в кожному поколінні збільшують мінливість популяції, а стабілізуючий добір знижує її приблизно до рівня попереднього покоління. В умовах середовища, що змінюється, модальні фенотипи можуть виявитися менш пристосованими. Якщо на популяцію буде діяти спрямований добір, модальний ранг може зрушитися в напрямку рідкісного фенотипу, більш адаптивного до нових екологічних умов [28].

Для аналізу фенотипічної структури популяції необхідна генералізація даних про складові фенотипи. За таких умов найчастіше використовують традиційні маркери-фени – дискретні, генетично детерміновані ознаки. В основі чисельних сучасних біологічних досліджень лежить вивчення динаміки мінливості стійких спадкових ознак – ознак-маркерів. Використання ознак-маркерів є доцільним при вивченні мікроеволюційних процесів та видоутворення в популяційній генетиці, систематиці, селекції, тобто, в усіх напрямках біології, де вирішується задача пізнання закономірностей розвитку життя для управління ними в інтересах людини [54]. Встановленням і вивченням поліморфізму ознак-маркерів у різних видів живих організмів займається наука фенетика [50].

Об'єктом інтенсивних фенетичних досліджень, перспективним об'єктом щодо вивчення механізмів та закономірностей еволюції є вид *Leptinotarsa decemlineata* Say або колорадський жук. Можливість обирати його за модель фенетичних досліджень з метою проведення глибоких довгострокових

спостережень та експериментів по з'ясуванню особливостей мікроеволюції даного виду забезпечується низкою причин. По-перше, добре вивчена біологія та екологія даного виду. По-друге, даний вид характеризується дуже складною популяційною структурою, високою індивідуальною та популяційною мінливістю за ознаками, що легко візуалізуються. По-третє, можна легко зібрати достатню для популяційних досліджень вихідний матеріал [10].

В якості найбільш досліджуваних дискретно мінливих ознак – фенів – у *Leptinotarsa decemlineata* Say використовують варіабельність рисунка частин тіла імаго та личинок, жилкування крил, забарвлення яєць. Серед фенів, що формують рисунок частин тіла імаго найчастіше використовуються фени тім'я, потилиці, пронотума (передньоспинки) та елітер (надкрил) [13].

У системах морфологічної мінливості *Leptinotarsa decemlineata* Say мінливість рисунка пронотума вперше описана В. Тауером у 1906 р., але й до сьогодні є найбільш досліджуваною [17]. В рисунку пронотума виділяють 5 груп мінливих елементів з різним ступенем їх прояву та злиття: від «світлих» форм з послабленням та дезінтеграцією, до «темних» меланістичних форм з інтенсивним розвитком та інтеграцією елементів. За певної кореляції групи елементів вільно комбінуються, утворюючи велику різноманітність варіантів рисунку (фенів) [53].

Кожна елітера *Leptinotarsa decemlineata* Say має 5 повздовжніх смуг. У одних імаго смуги не зливаються, у інших до вершини елітер 2-га та 3-я смуги зливаються, утворюючи рисунок *V* або зливаються три смуги, утворюючи рисунок *W*. Якщо обидві елітери мають однаковий рисунок, то такі морфи називаються симетричними – *V*-морфа та *W*-морфа, якщо елітери мають різний рисунок, то такі морфи називаються асиметричними – *W/V*-морфа.

В чисельних дослідженнях показано, що фени рисунку пронотума та елітер *Leptinotarsa decemlineata* Say не є одновимірними генетичними маркерами, а є комплексними еколого-генетичними параметрами популяційної структури виду [37]. Зокрема, вважається, що поліморфізм за забарвленням

пронотума *Leptinotarsa decemlineata* Say зчеплений з резистентністю до низки різноманітних інсектицидів та інших природних та штучних несприятливих факторів середовища [9]. За 165 років розвитку на культурній картоплі вид підпадав жорсткому і безперервному хімічному пресингу, але зумів не тільки вижити, але й розширити свій ареал.

Зрозуміло, що генетична мінливість у природних і напівприродних популяціях набагато вища за ту, яку визначають методами аналізу морфологічної мінливості які дозволяють ідентифікувати лише фенотипи, а не генотипи [3, 6]. Але облік фенетичних особливостей дає змогу встановлювати межі внутрішньовидових угруповань та виникнення нових популяційних вогнищ, вивчати деякі особливості мікроеволюційних процесів, їх темпи та спрямованість, запобігати формуванню резистентних популяцій до тих чи інших засобів захисту культур. Генетична нестабільність популяцій фітофага – це прояв загальнобіологічної властивості екосистем і популяцій, що реалізується через екологічну стійкість, тобто спроможність біоти протистояти дії абіотичних і біотичних стресорів. Під дією «пестицидного стресу» у фітофагів різко зростає внутрішньопопуляційна мінливість, виникають і відбираються стійкі біотипи, форми, в результаті чого відбувається формування його резистентних популяцій [13].

У зв'язку з цим проведення досліджень щодо мінливості фенотипічної структури популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say у різних еколого-географічних регіонах під впливом різних біотичних і абіотичних чинників, зокрема, інсектицидів та різних за стійкістю сортів картоплі та інших пасльонових культур, є надзвичайно актуальним [31].

Об'єкт дослідження: фенотипічна структура популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком пронотума та елітер імаго.

Предмет дослідження: фенотипічна структура популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком пронотума та елітер імаго на різних видах пасльонових культур.

Мета дослідження: вивчити особливості фенотипічної структури локальної популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say за мінливістю рисунку пронотума та елітер імаго на різних пасльонових культурах в умовах села Запсілля Краснопільського району Сумської області.

Завдання:

1. Здійснити аналітичний огляд першоджерел з теми дослідження.
2. Вивчити різноманітність фенів, що утворюють меланізований рисунок пронотумів імаго, зібраних з різних видів пасльонових рослин.
3. Вивчити різноманітність феноформ центральної частини рисунку пронотумів імаго, зібраних з різних видів пасльонових рослин.
4. Вивчити різноманітність феноформ елітер імаго, зібраних з різних видів пасльонових рослин.
5. Здійснити статистичний аналіз фенотипічної структури *Leptinotarsa decemlineata* Say за частотою фенів та феноформ пронотумів імаго, зібраних з різних пасльонових культур.
6. Здійснити кореляційний аналіз частоти фенів та феноформ пронотумів імаго, зібраних з різних пасльонових культур.
7. Охарактеризувати генотипічну структуру локальної популяції за феноформами елітер імаго, зібраних з різних видів пасльонових рослин.

Методи дослідження: теоретичні, емпіричні, статистичні, графічні; польові та лабораторні.

Методика дослідження. Кваліфікаційна робота виконана на основі власних досліджень. Вибірki імаго для дослідження здійснювалися у травні-липні 2020 р. на території приватного господарства села Запсілля. Загальний обсяг вибірки з насаджень картоплі, помідорів та перцю склав 1270 особин.

Розподіл та аналіз феноформ та фенів пронотумів імаго проводився за рисунком центральної частини пронотума за методикою С. Р. Фасулаті [46] та Ф. С. Кохманюка [17]. Генотипічна структура локальної популяції *Leptinotarsa*

decemlineata Say за рисунком елітер імаго визначалася за формулами Харді-Вайнберга.

Статистичний та кореляційний аналіз фенотипічної структури *Leptinotarsa decemlineata* Say за частотою феноформ та фенів пронотумів імаго, зібраних з різних пасльонових культур у локальній популяції здійснювався, відповідно, за критерієм Пірсона форми Бартлета (χ^2) та параметричним коефіцієнтом кореляції Пірсона (r).

Наукова новизна. Вивчення фенотипічної структури популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say за поліморфізмом рисунку пронотума та елітер імаго на території села Запсілля Краснопільського району Сумської області раніше не проводилося.

Теоретичне значення проведеного дослідження полягає у тому, що його результати розширюють знання про морфо-генетичний поліморфізм популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say, а також підтверджують висновки науковців щодо того, що аналіз генотипічної та фенотипічної структури популяцій даного виду є першим етапом на шляху наукового обґрунтування заходів по регулюванню його чисельності в різних еколого-географічних регіонах України.

Практичне значення результатів дослідження.

Дослідження мікроеволюційних процесів у популяціях *Leptinotarsa decemlineata* Say має особливе значення з урахуванням господарського значення виду в умовах агробіоценозів. Облік фенетичних особливостей *Leptinotarsa decemlineata* Say дає змогу встановлювати межі внутрішньовидових угруповань та виникнення нових популяційних вогнищ, вивчати деякі особливості мікроеволюційних процесів, їх темпи та спрямованість, запобігати формуванню резистентних популяцій до тих чи інших засобів захисту культур.

Апробація результатів дослідження. Результати дослідження оприлюднені на III-й Всеукраїнській заочній науковій конференції студентів та молодих учених «Теоретичні та прикладні аспекти досліджень з біології,

географії та хімії» (30 квітня 2020 р., м. Суми) та I-й Всеукраїнській заочній науковій конференції «Освітні та наукові виміри природничих наук» (8 грудня 2020 р., м. Суми).

Матеріали дослідження опубліковані у збірниках наукових праць конференцій:

Петренко О.О. Внутрішньовидовий поліморфізм *Leptinotarsa decemlineata* Say / Теоретичні та прикладні аспекти досліджень з біології, географії та хімії: матеріали III Всеукраїнської заочної наукової конференції студентів та молодих учених, м. Суми, 30 квітня 2020 р. – Суми: ФОП Цьома С.П., 2020. – С. 42–45 [26].

Торяник В.М., Петренко О.О. Мінливість рисунку пронотума *Leptinotarsa decemlineata* Say на різних пасльонових культурах / Освітні та наукові виміри природничих наук: збірник матеріали I Всеукраїнської заочної наукової конференції, присвяченої 90-річчю заснування природничо-географічного факультету Сумського державного педагогічного університету імені А. С. Макаренка, м. Суми, 8 грудня 2020 р. / Сумський державний педагогічний університет імені А. С. Макаренка; – Суми: СумДПУ імені А. С. Макаренка, 2020. – С. 93–96 [41].

Структура роботи. Кваліфікаційна робота викладена на 59 сторінках друкованого тексту. Складається зі вступу, трьох розділів, висновків та списку з 56 першоджерел. Загальний обсяг кваліфікаційної роботи – 59 сторінок, основна частина викладена на 40 сторінках.

РОЗДІЛ 1

АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД ПЕРШОДЖЕРЕЛ

1.1 Внутрішньовидовий поліморфізм *Leptinotarsa decemlineata* Say на різних рівнях організації

Взаємодія комплексу генів і чинників середовища обумовлюють безперервний розподіл фенотипів у природних популяціях. Цей розподіл, як правило, підпорядковується функції нормальної або логнормальної залежності. У стабільних умовах середовища мешкання проміжні варіанти (модальні) фенотипів у популяціях залишають більше нащадків, ніж крайні. Генетичні рекомбінації в кожному поколінні збільшують мінливість популяції, а стабілізуючий добір знижує її приблизно до рівня попереднього покоління. В умовах середовища, що змінюється, модальні фенотипи можуть виявитися менш пристосованими. Якщо на популяцію буде діяти спрямований добір, модальний ранг може зрушитися в напрямку рідкісного фенотипу, більш адаптивного до нових екологічних умов [28]. Для аналізу фенотипічної структури популяції необхідна генералізація даних про складові фенотипи. За таких умов найчастіше використовуються традиційні маркери-фени – дискретні, генетично детерміновані ознаки.

Leptinotarsa decemlineata Say характеризується значним внутрішньовидовим поліморфізмом, екологічною пластичністю та пристосуванням [17]. Все це дозволяє виду успішно адаптуватися до біотичних, абіотичних та антропогенних факторів.

Спочатку, у класичній популяційній генетиці, роботи по вивченню внутрішньовидового поліморфізму комах будувались на даних по вивченню

фенів. За О.В. Яблоковим (1987), фенами називають «будь-які дискретні альтернативні варіації ознак і властивостей особин, які на всьому наявному матеріалі (обов'язково численному) далі неподільні без втрати якостей. Фени завжди відображують генетичну конституцію даної особини, а своєю частотою – генетичну структуру популяції та інших груп особин даного виду» [9].

В якості фенів у *Leptinotarsa decemlineata* Say виділяють варіабельність рисунка частин тіла імаго (найчастіше – тімені, потилиці, пронотума, надкрил) та личинок, жилкування крил, забарвлення яєць (Кохманюк, 1981; Фасулаті, 1985, 1993, 2002; Єр'оміна, Денисова, 1987; Климець, 1988; Зелесев, 2002; Нікітін М.І. , 2003; Беньковська та ін., 2004, 2008; Удалов та ін., 2010, Секун М.П., 2011; Торяник В.М., 2011, 2013, 2015; Ващишин О.А., 2016) [4,6,12,15,24,25,35]. Для ряду ознак показана еколого-генетична детермінація в успадкуванні (Овчиннікова, Маркелов, 1982; Гриценко та ін., 1998), що може свідчити про активні мікроеволюційні процеси у ареалі виду (Кохманюк, 1982; Фасулаті, 1993; Вілкова, Фасулаті, 2000; Вілкова та ін., 2005; Удалов та ін., 2008) [3, 9, 49].

З 2010 року мінливість популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком пронотума імаго за методикою С. Р. Фасулаті [46] та Ф. С. Кохманюка [17] вивчається у Сумській області. За результатами досліджень охарактеризовано внутрішньопопуляційну різноманітність морф та фенів на територіях Охтирського, Шосткинського районів, міста Суми [7, 38, 39, 40].

Наразі поліморфізм у популяціях *Leptinotarsa decemlineata* Say активно вивчається на молекулярному та хромосомному рівнях.

Методом ПДРФ проаналізовано поліморфізм мітохондріальної ДНК (мтДНК) *Leptinotarsa decemlineata* Say [42].

Секвенування 109 зразків фрагменту мтДНК *Leptinotarsa decemlineata* Say, що має 3'-кінець гену *coxI* – *tRNA^{Leu}* – 5'-кінець гену *coxII* із 13 північноамериканських і європейських популяцій, дозволило виділити 20 різних мітотипів, 3 з яких представлені у декількох популяціях, а інші наявні

лише в окремих популяціях. Цікаво, що в усіх 8 досліджених європейських популяціях був виявлений тільки 1 мітотип, який був зафіксований також в популяціях штату Айдахо США [42].

За допомогою методу RAPD зроблена спроба аналізу поліморфізму у 4-х географічно віддалених популяціях виду [33].

У дослідженні ядерного геному *Leptinotarsa decemlineata* Say методом AFLP було отримано 297 фрагментів довжиною від 50 до 220 нм, з яких 99% були поліморфними. Кластеризація фрагментів на основі генетичних відстаней показала як наявність значної віддаленості європейських популяцій виду від північноамериканських, так і наявність двох добре диференційованих груп серед європейських популяцій – західну (Іспанія, Франція, Італія) та східну (Польща, Естонія, Фінляндія, Росія). Встановлено, також, що європейські популяції характеризувалися дещо нижчим рівнем поліморфних локусів порівняно з північноамериканськими популяціями (48% проти 67%), а також нижчим значенням очікуваної гетерозиготності [3].

Покладений початок вивченню мікросателітних повторів у геномі *L. decemlineata* (Grapputo, 2006). Виділено 11 мікросателітних повторів, які є поліморфними у популяціях виду. Зокрема, мікросателітний локус LdAC5-22 (GenBank Ass. No DQ424877), який має послідовність TCGT, у геномі *L. decemlineata* може мати від 2-х до 5-ти повторів [42].

Алозимному поліморфізму у популяціях *Leptinotarsa decemlineata* Say присвячено дві роботи. У першій роботі представлені результати вивчення алозимного поліморфізму у 12 популяціях США, Мексики та Європи: з 11 ізозимів 3 є мономорфними у різних популяціях. Крім того, цікавими є результати для супероксиддисмутази: рівень гетерозиготності у мексиканської популяції виявився значно нижчим, ніж у решті 11-ти. Науковці припускають, що подібні генетичні відмінності між мексиканською та іншими популяціями *L. decemlineata* склалися внаслідок їх окремої еволюції, що

почалася з переходу виду на харчування культурною картоплею і триває по сьогодні уже протягом 165 років [17].

У другій роботі показано, що ще 8 ферментів (формальдегіддегідрогеназа, дегідрогеназа оксикислот, ізоцитратдегідрогеназа, малатдегідрогеназа, фосфоглюкоізомераза, 6-фосфоглюкодегідрогеназа, фосфоглюкомутаза та трегалаза) у популяціях *Leptinotarsa decemlineata* Say контролюються поліморфними локусами [6].

Хромосомний аналіз особин *Leptinotarsa decemlineata* Say із популяцій США (Арізона та Юта) та Мексики (Морейоз) показав існування двох хромосомних «рас» за наявністю перичентричної інверсії у другій аутосомній хромосомі. Ця інверсія є стабільною і характеризується менделівським розщепленням у потомстві F₂. За числом хіазм на клітину досліджені популяції достовірно не відрізнялись, однак відсоток бівалентів з більш ніж однією хіазмою у мексиканській популяції був меншим, ніж у популяціях США [55].

Таким чином, аналіз першоджерел, присвячених вивченню поліморфізму популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say, показує, що подібні дослідження проводяться як класичними методами популяційної генетики, так і сучасними методами вивчення ДНК-маркерів. Методи так званої «до-ДНКової» ери, зокрема, методи фенетики, дозволяють оцінити структуру і стан популяцій виду, рівень його адаптивного потенціалу, отримати перші дані про популяції і спланувати подальші шляхи її вивчення [6].

1.2 Поліморфізм популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком покривів імаго на території України

Знання популяційної структури *Leptinotarsa decemlineata* Say, меж популяцій, геногеографії, комплексне вивчення темпів, характеру та спрямованості пускових механізмів мікроеволюційних процесів виду необхідні

для вирішення багатьох прикладних завдань, зокрема й в інтегрованій системі захисту рослин в різних регіонах України [21].

На усій території України вид *Leptinotarsa decemlineata* Say домінує серед усіх агресивних фітофагів і здатен знизити врожайність основних пасльонових культур (картоплі, томатів, баклажанів, перцю) на 75–80 % [28]. Висока шкодочинність виду зумовлена, значною мірою, сприятливими кліматичними умовами України, а також, високою біологічною пластичністю та високим адаптивним потенціалом виду.

Фенетична структура популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say досить детально вивчалася багатьма українськими науковцями та науковцями таких пострадянських країн, як Росія, Білорусь, Казахстан, Північна Осетія, Молдова тощо. Різнобічні аспекти мікроеволюційних процесів у популяціях, роль в цих процесах взаємодії *Leptinotarsa decemlineata* Say з різними чинниками середовища, зокрема кормовими рослинами, інсектицидами, антропічними факторами, широко досліджувалися і досліджуються: Ф. С. Кохманюком (1982), С. П. Фасулаті (1988), В. П. Смелянець та В. Р. Педько (1996), Т. Г. Новосельською (2002–2003), О. П. Березовською, О. В. Подоляк та В. П. Сидоренко (2003), Н. А. Рябченко та Н. І. Нікітіним (2004), Л. М. Остроумко та М. П. Секуном (2005), Н. Г. Паушевою (2006), А. М. Єльцовим та А. Г. Сіренко (2007), Н. Л. Головатенко (2008), О.О. Харченко (2013), Л.А. Бабкіною (2016) та іншими.

На території Сумської області дослідження фенотипічної структури популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком покривів імаго ведуться з 2009 року на кафедрі загальної біології та екології Сумського державного педагогічного університету імені А.С.Макаренка [38, 39, 40, 41].

У 1976 р. Вилкова Н. О., Шапіро Н. Д. та Фролов А. І. встановили, що під впливом «пестицидного стресу» у *Leptinotarsa decemlineata* Say різко підвищується внутрішньопопуляційна мінливість, утворюються та відбираються стійкі біотиби, у результаті чого відбувається формування резистентності

популяції. При хімічній обробці імаго інсектицидом ф`юрі формується структура популяції з домінуванням комах першої, третьої і шостої (за Фасулаті) резистентних феноформ [10].

Смелянець В. П. та Педько В. Р. у 1996 році вперше в умовах України вивчалась здатність популяції колорадського жука долати бар'єри стійкості генетично-модифікованих сортів картоплі *Russet Burbank g. m.*, *Atlantic g. m.*, *Superior g. m.*, з геном *B.t.t.* Встановлено, що моніторинг структури популяції за феноформами, статевим співвідношенням та масою особин є ключовим для прогнозування агресивності шкідника і рівня резистентності до будь-якої системи захисту культури [34].

У 2001 р. аспіранткою Національного аграрного університету (Київ) Т. Г. Новосельською була захищена дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук за темою «Здатність популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say долати бар'єри стійкості картоплі різної природи», де встановлено структуру популяції колорадського жука Київської області (Інститут картоплярства (ІК) УААН, смт Немішаєве) за феноформами на різних за харчовими якість біотопах. Визначено в лабораторних умовах здатність феноформ популяції колорадського жука долати бар'єри різних за природою стійкості генетично-модифікованих сортів картоплі при живленні бульбами та листям. Встановлено чутливість популяції до хімічного інсектициду в залежності від феноформи імаго колорадського жука. Обґрунтовано механізми спрямованого добору в популяції колорадського жука під впливом стійких генотипів та інших захисних чинників [23].

Біотаксономічний аналіз структури популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say з використанням методів фенетики комах протягом 1999-2003 рр. здійснювали науковці Дніпропетровського державного аграрного університету. За результатами експериментальних досліджень ними встановлено, що в умовах північного Степу України серед виділених 24 феноформ домінують 9 *Leptinotarsa decemlineata* Say, серед яких найбільш поширеними (за Фасулаті) у

степовій зоні є 1-а, 3-а і 6-а, у лісостеповій зоні – 3-я, 4-а і 6-а, у Поліссі – 1-а, 3-я, 4-а, 5-а і 6-а.

Вони, також, встановили, що в умовах регіону у картопляному агроценозі всі 9 феноформ *Leptinotarsa decemlineata* Say розвиваються у двох–трьох поколіннях за вегетаційний період. Ембріональний розвиток фітофага триває 8–14 діб, фаза личинки – 21–29 діб, а лялечки – 14–22 доби. Через систематичне висаджування картоплі після таких попередників, як томати, баклажани та картопля, у Дніпропетровській області забезпечуються сприятливі умови для масового розмноження колорадського жука. Інтенсивність споживання корму шкідником становила на баклажанах 28,7 мм² листка за 2 години, на томатах – 26,8 мм² і на картоплі – 20,3 мм² відповідно.

Крім того, ними виявлені особливості дивергенції *Leptinotarsa decemlineata* Say під впливом ентомопатогенного гриба *Beauveria bassiana*, з домінуванням 1-ї, 3-ї і 6-ї феноформ. Встановлений вплив біогенного індуктора фітофтори на фенетичну структуру популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say з достовірними відмінностями за частотами феноформ: 1-ї, 2-ї, 5-ї та 6-ї. У популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say, обробленій біопрепаратами на основі ентомопатогенної бактерії *Bacillus thuringiensis*, збільшується частота домінантних феноформ (1-ї, 3-ї і 6-ї). У гемолімфі ураженої комахи підвищувалася кількість фагоцитів на 18–22 %, патологічних клітин – на 12–23 %, а мертвих клітин у 2,0–2,5 рази порівняно з контрольними комахами.

Нікітіним М. І. показано, що важливим чинником, який впливає на прояв рисунку пронотума імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say, є стать. За цим чинником амплітуда розходжень варіює в різних популяціях і може складати від 1,5–2-кратної (ознаки груп *AB* та *P*) до 10–20-кратної (ознаки груп *E*, *D* + *E*). Загалом за більшістю елементів рисунку у самців спостерігається більша виразність, ніж у самиць. Ефекти фенотипу материнського та батьківського організму, і температури розвитку нащадків є статистично високо значимими, у той час, як ефект статі нащадків на їхньому фенотипі не виявляється.

Взаємодію чотирьох факторів («фенотип матері x фенотип батька x температура x стать», $p = 0,028$) вони розглядають як випадкову флуктуацію [19].

Слід зазначити, те, що ознаки системи АВ у імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say модифікуються температурою, за якої розвиваються личинки, вперше констатовано С. Р. Фасулаті. Ним встановлено, що температурна чутливість ознаки сильніше виражена у самиць, ніж у самців. Фасулаті, також зробив висновок, що ознаки системи АВ у рисунку передньоспинки *Leptinotarsa decemlineata* Say мають значну генетичну детермінацію, і контролюються декількома генами [46].

В Запорізькому національному університеті студентом Д. С. Якубенко і викладачем В. Ю. Задорожньою у 2009 р. був проведений аналіз фенетичної структури популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say, поширеного в Михайлівському районі Запорізької області. Аналіз показав, що серед фенів тим'я найбільше значення частоти характерне для елемента 6.1, а найменше – 3.1. Серед фенів надкрил найбільш часто зустрічається елемент V. При аналізі фенів передньоспинки виявили, що частка елементів: 2.0; 3.0; 4.1; 5.1; 7.1 – має більші значення порівняно з показниками інших елементів. Крім того, дослідження внутрішньопопуляційної різноманітності *Leptinotarsa decemlineata* Say Михайлівського району показало, що ступінь його фенотипічного різноманіття можна визначити як не високу. Аналіз частки рідких фенів довів, що найменше значення показників характерне для елемента 8, а найбільше – для елемента 5 передньоспинки. Отже, науковці прийшли до висновку, що показник частки рідких фенів меланізованого рисунку покривів *Leptinotarsa decemlineata* Say Михайлівського району є незначним, що може свідчити про відносну стабільність середовища для цієї популяції.

У 2009 р. дослідження мінливості фенотипічної структури локальних популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say в Охтирському районі (м. Охтирка,

селах Буймерівка і Бакирівка) Сумської області проводились у Сумському державному педагогічному університеті ім. А. С. Макаренка студенткою Ю. М. Акименко і викладачем В. М. Торяник. За результатами проведеного дослідження у трьох популяціях загалом було виявлено 39 морф. Найбільша різноманітність морф виявлена у локальних популяціях колорадського жука с. Буймерівка, а найменша – у популяціях с. Бакирівка.

Домінуючими групами фенів на досліджуваній території були *A, B, C, D, E, G*. Також були виявлені фени, які притаманні лише одній з досліджуваних локальних популяцій, наприклад, в популяції с. Бакирівка – це фени: *I* та *M*, в популяції с. Буймерівка – *K₁* та *E₁*, причому, ці фени були досить чисельними.

Рідкісних серед 39 морф, що були зафіксовані на досліджуваній території, було виявлено: 9 морф в Охтирській популяції, або 50% від загальної кількості морф у локальній популяції, 9 морф в Буймерівській локальній популяції, або 47,37% від загальної кількості морф у локальній популяції та 4 морфи у Бакирівській локальній популяції, або 36.36 % від загальної кількості морф у локальній популяції.

В усіх трьох досліджених локальних популяціях колорадського жука було виявлено фен *H*. Цей фен став виявлятися у європейських популяціях лише з 1996 року, раніше ж його знаходили виключно у північноамериканських популяціях. Відсутність цього фену пояснювали дрейфом генів [42]. Даний фен в локальних популяціях м. Охтирка і с. Бакирівка виявлявся приблизно з однаковою частотою – у 22 і 28 особин відповідно, а в популяції с. Буймерівка частіше – майже в 1.5 рази порівняно з популяціями м. Охтирки, і 2 рази порівняно з популяціями с. Бакирівка. Можливо це є результатом мутаційного тиску. Крім того, зростання частоти фенів групи *A*, що мають адаптивне значення, свідчить про високу виживаємість морф – носіїв цих фенів, в умовах техногенного забруднення.

Науковцями Прикарпатського національного університету ім. Василя Стефаника (м. Івано-Франківськ) у 2010 р. проведено дослідження динаміки

феногенетичної структури популяції колорадського жука *Leptinotarsa decemlineata* Say на Прикарпатті. Вони досліджували частоту фенів плям передньоспинки, і довели, що дані фени контролюються генами, зчепленими з X-хромосоною, та, що окремі фени плям передньоспинки асоційовані з резистентністю *Leptinotarsa decemlineata* Say до різних піретроїдних інсектицидів та інших несприятливих штучних і природних факторів середовища. Ними, також, доведено, що фени групи *KLMP*, *(AB)*, *D*, *E₃*, *E₍₃₎*, *E₍₂₎₊₁*, *V* мають різну адаптивність до інсектицидів, зокрема до поліхлорпіненбоверину, хлорофосу, дилору. Зокрема, носії фенів *L*, *D*, *E₃*, *E₍₃₎*, *V* виявляють резистентність до поліхлорпіненбоверину, носії фенів *P*, *(AB)* – до дилору, носії фенів *(AB)*, *D* – до хлорофосу. Різні феноформи за забарвленням передньоспинки мають різну трофічну спеціалізацію щодо сортів картоплі та різну резистентність щодо генетично модифікованих сортів картоплі.

У 2011 р. були опубліковані результати досліджень М. Б. Удалова та Г. В. Беньковскої щодо структури природних популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say за співвідношенням основних морф надкрил імаго. Вибірки імаго проводились в НДГ «Великоснітинське ім. Музиченка» та на околицях с. Кислівка, Таращанського р-ну, Київської області. Місця здійснення вибірок обирались за різницею показників радіоактивного забруднення території. На території НДГ «Великоснітинське ім. Музиченка» показник забруднення ^{137}Cs становив 4–10 кБк/м², на околицях с. Кислівка – від 185 до 555 кБк/м².

За результатами аналізу всіх вибірок жуків, зібраних протягом сезону, проведених обчислень та систематизації науковці визначили деякі варіації частоти певних морф надкрил імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say залежно від величини радіоактивного фону території, на якій проводилась вибірка матеріалу. Вибірка з НДГ «Великоснітинське ім. Музиченка» мала 12 різних морф. До того ж, стандартна морфа становила 75,3%, як з території науково-дослідницького господарства, так і з околиць с. Кислівка Київської області. На

території с. Кислівка було визначено 9 морф надкрил імаго. Увагу привернув той факт, що морфи цієї вибірки мали більш виражений рисунок надкрил, та більшу кількість меланізованих перетинок між повздовжніми смужками жилкування. Виходячи з цього зроблений висновок, що на території з підвищеним радіоактивним фоном організм імаго синтезував більшу кількість меланіну, ніж на території з нижчою радіоактивністю.

В Чернігівському національному педагогічному університеті ім. Т. Г. Шевченка у 2012-2013 р. проводилися дослідження особливостей фенетичної структури популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say з територій радіоактивного забруднення – семи популяцій (всього 3917 комах по 460–640 екземплярів у кожній популяції) з територій радіоактивного забруднення Чернігівської області. На територіях радіоактивного забруднення *Leptinotarsa decemlineata* Say постійно знаходиться під дією внутрішнього і зовнішнього опромінювання в малих дозах, близьких до фонових. Встановлено, що малі дози радіації мають різний за напрямом вплив лінійного та нелінійного характеру на частину елементів рисунку передньоспинки самців, стимулюють формування у них носіїв нечутливих феноформ, підвищена частота яких характерна для популяцій, резистентних до піретроїдних і фосфорорганічних інсектицидів. Самиці *Leptinotarsa decemlineata* Say менш чутливі до радіаційного впливу, ніж самці. Переважними носіями феноформ: 1-а, 2-а, 3-а, 4-а, 5-а, 6-а, 7-а, 8-а, 9-а (група *FL*) є самки, феноформ *H, HP, V, VP, VH, VHP, Y, YH* (група *ML*) – самці. Відношення чисельності імаго самки/самці статей у групі *FL* стабільне і близьке до 3:2, у групі *ML* – 2:3. Рисунок центральної частини передньоспинки зчеплений із статтю щодо феноформ груп *FL* і *ML* [25].

У період 2013-2015 років в умовах Західного Лісостепу проводилось дослідження на полях Інституту сільського господарства Карпатського регіону НААН на 30 сортах різних груп стиглості та різного еколого-географічного походження. Метою досліджень було встановити, які з досліджуваних сортів найменше заселялися і пошкоджувалися *Leptinotarsa decemlineata* Say, вплив

температури і вологості на вертикальну міграцію шкідника. Встановлено, що в умовах Західного Лісостепу *Leptinotarsa decemlineata* Say розвивається в двох поколіннях, найбільш чисельним і шкідливим є перше. Наростання чисельності шкідника відбувається протягом місяця, пік чисельності першого покоління припадає на першу половину червня, а другого – на другу половину липня. Найменшу чисельність *Leptinotarsa decemlineata* Say (імаго, личинки першого і другого покоління) відзначено на сортах Щедрик, Аноста, Гірська, Ольвія, Червона рута. Технічна ефективність біологічного препарату актофіт, к.е. (0,4 л/га) проти *Leptinotarsa decemlineata* Say на картоплі становила 92,0–88,5% [8].

У 2014-2015 рр. на кафедрі загальної біології та екології СумДПУ імені А.С.Макаренка були проведені дослідження особливостей фенотипічної структури популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say на географічно віддалених територіях Сумської області – місті Суми та селі Мала Павлівка Охтирського району Сумської області. За результатами дослідження встановлено, що фенотипічна структура популяцій колорадського жука міста Суми і села Мала Павлівка є гетерогенною та містить різні феноформи, які узгоджуються з певними морфологічними ознаками (рисунком пронотума). Фенотипічна структура популяцій колорадського жука міста Суми і села Мала Павлівка представлена 153-ма морфами, що формуються з 33 фенів і переважно належать до 2-х груп, класифікованих С. Р. Фасулаті та Ф. С. Кохманюком, відповідно. Для обох досліджених популяцій характерний високий ступінь фенотипового різноманіття, однак, у популяції села Мала Павлівка різноманітність морф і фенів є більшою, ніж у популяції міста Суми. В обох досліджених популяціях найбільш поширеними за класифікацією Фасулаті є морфа 3, за класифікацією Кохманюка – морфи *U* і *UP*. Переважна більшість морф в обох популяціях є унікальними внаслідок значного варіювання фенів групи *A, D, E*. Домінуючими в обох досліджених популяціях є фени груп *A, B, C, D, E, F, G, P*, рідкісними – фени *A₁, K₁, K₂, K₃*. Їх зустрічальність в обох популяціях мало відрізняється. В

той же час переважна більшість не типових фенів наявні у рисунку пронотума імаго популяції с. Мала Павлівка.

Отже, результати досліджень фенотипічної структури популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say на території України свідчать про те, що вона підкоряється еколого-географічній і антропогенній трансформації, що пов'язано з високим адаптивним потенціалом колорадського жука до абіотичних факторів і антропогенного навантаження. Виявлені відмінності між популяціями з різних еколого-географічних територій за частотою і структурою морфотипів імаго, свідчать про поліморфізм життєвих стратегій, що дозволяє підтримувати високий адаптивний потенціал в локальних популяціях виду.

Тенденція у виживанні окремих фенотипів свідчить про те, що кожна локальна популяція шкідника має певну частину особин з адаптаціями до будь-якого стресового чинника.

В умовах постійного генезису екологічних характеристик середовища спеціалізовані популяції втрачають пластичність. Генетична програма адаптогенезу не забезпечує існуючим фенотипічним структурам можливість адаптивно відповідати на умови добору [19]. У цих умовах рівень генетичної мінливості компенсується механізмами популяційної динаміки, що забезпечує протікання мікроеволюційних процесів – добір адаптивних генетичних структур. Поділ виду на локальні популяції з характерними генотипічними структурами [11] припускає існування версій видової програми адаптогенезу сформованих тиском адаптогенезу і забезпечуючих максимальну адаптацію місцевих популяцій до специфічних умов існування.

Процеси адаптації, за яких відбувається зміна генетичної структури, зазвичай розглядаються як мікроеволюційні процеси. До них, зокрема, відносять і сукупність процесів формоутворення всередині виду (внутрішньовидової дивергенції), що врешті-решт закінчуються видоутворенням [4,56]. В якості індукторів мікроеволюційних перетворень у популяціях можуть виступати будь-які біотичні та абіотичні чинники

навколишнього середовища, що справляють обмежуючий вплив на популяцію і тим самим визначають той чи інший вектор природного добору. Дослідження мікроеволюційних процесів у популяціях комах має особливе значення з урахуванням господарського значення їхніх шкідливих видів в умовах агробіоценозів [9]. Відомі приклади виникнення внутрішньовидових форм комах-шкідників, яким притаманна підвищена агресивність [25].

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1 Еколого-географічна характеристика села Запсілля Краснопільського району Сумської області

Запсілля – село в Україні, у Краснопільському районі Сумської області. Населення становить 521 особа.

Село Запсілля (рис. 2.1) розташоване на правому березі річки Псел, вище за течією на відстані 2 км розташоване село Горналь (Курська область), нижче за течією на відстані 6 км розташоване село Могриця, на протилежному березі – село Миропілля та Велика Рибиця.



Рис. 2.1 Розташування села Запсілля на карті Сумської області

Село розташоване за 40 км на північ від залізничної станції Краснопілля.

Клімат села формується під впливом температури повітря, опадів, сонячної радіації, повітряних мас, циркуляції атмосфери, підстилаючої поверхні, рельєфу. Територія села знаходиться в помірному поясі помірно континентального клімату, із м'якою зимою та теплим літом. Рівнинний характер поверхні території села сприяє вільному просуванню атлантичних, арктичних і континентальних повітряних мас.

Середньорічна температура повітря становить 7–8,5 °С, найнижча вона у січні (мінус 6,3 °С), найвища – в липні (19,8 °С). В останнє століття температура повітря у Запсіллі, так само як і в цілому на Землі, має тенденцію до підвищення. Протягом останніх 100 років середньорічна температура повітря підвищилася приблизно на 1,5 °С. У середньому за рік випадає 675 мм атмосферних опадів, найменше в лютому, найбільше – в липні. Відносна вологість повітря в середньому за рік становить 78 %, найменша вона у травні (64 %), найбільша – у грудні (89 %).

Ґрунти у межах села дуже різноманітні, з неоднорідною материнською породою. На вододілах сформувалися сірі і темно-сірі опідзолені ґрунти, чорноземи опідзолені реградовані. Ґрунти не засолені. Ґрунтові води залягають глибоко. Ґрунти сприятливі для зростання декоративних та сільськогосподарських культур.

2.2 Особливості біології *Leptinotarsa decemlineata* Say як об'єкта дослідження

Колорадський жук (лат. *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824)) – жук з родини Листоїди (*Chrysomelidae*) роду *Leptinotarsa* (рис. 2.2)



Рис.2.2 Фото *Leptinotarsa decemlineata* Say

Вперше цей жук був описаний у 1924 р. американським ентомологом Томасом Сейєм (Thomas Say), як новий вид листоїда, названого їм *Chrisomela desembineata*. Пізніше шведський дослідник Шталь відніс цей вид жука-листоїда до роду *Leptinotarsa*, під яким він і став відомий як небезпечний шкідник картоплі та деяких інших культурних рослин, родини пасльонових.

Центром походження *Leptinotarsa decemlineata* Say прийнято вважати північні райони Мексики та східні схили Скелястих гір. Тут вирощують ксерофітні пасльонові *Solanum rostratum*, *S. cornutum*, на яких розвивається кілька десятків видів жуків роду *Leptinotarsa*, в тому числі *L. decemlineata*.

Морфологічні ознаки Leptinotarsa decemlineata Say. Жук розміром 8–12 мм, жовтий чи червоно-жовтий, рідше жовто-бурий зі світлішими надкрилами й темними плямами на голові та передньоспинці. Тіло короткоовальне, сильне, опукле, блискуче; на надкрилах десять чорних смужок. Яйце розміром 0,8–1,4 мм, червоно-жовте, блискуче, видовжено-овальне. Личинка до 10 мм, молодшого віку темно-сіра, старшого – червоно-жовта (цегляного кольору), тіло липке, м'ясисте, червоподібної форми, зверху опукле, знизу плескате,

особливо роздуте в середній частині, вкрите рідкими щетинками. Лялечка – 10–12 мм, помаранчево-жовта чи червонувата [27].

Біологічні особливості Leptinotarsa decemlineata Say. Зимують імаго в ґрунті, найчастіше на глибині 10–30 см. У районах з піщаними, супіщаними та іншими легкими ґрунтами зимують на глибині 30–40, іноді до 50 см. За час зимівлі значна частина гине – до 42 % особин, що зимують на глибині до 10 см. У разі залягання в ґрунті на глибині 20–30 см гине близько 13 %, а на глибині 40–50 см – тільки 0,2 % імаго. Частина популяції після розмноження може зимувати вдруге. У Поліссі й Лісостепу на другу зимівлю йде 18–20 % усієї популяції, а в окремі роки – значно більше. Таким чином, популяція, що зимує, складається як з імаго першого року, так частково і з імаго другого року життя. Навесні ці імаго нормально живляться, відкладають яйця і відмирають тільки наприкінці червня – у липні.

Терміни весняного пробудження колорадського жука значною мірою залежать від погодних умов, особливо від температури ґрунту та кількості опадів. Найінтенсивніший їх вихід спостерігається після випадання дощів, у теплу сонячну погоду, за температури повітря не нижче +15°C і ґрунту +13...+14°C. Такі умови в Поліссі й Лісостепу України складаються найчастіше в третій декаді травня, а в південних районах – з 10 квітня по 10 травня. Вихід імаго з ґрунту розтягується на 1–1,5 міс. Масовий вихід імаго, що перезимували, збігається зазвичай з початком відкладання яєць першими жуками, які з'явилися на поверхні ґрунту.

Вихід з місць зимівлі та його тривалість залежать від фізіологічного стану комах. Першими з'являються на поверхні фізіологічно ослаблені імаго, що двічі зимували, відроджені з перших кладок яєць. Вони у значній кількості гинуть після виходу і впродовж літа відрізняються зниженою плодючістю. Найбільш життєстійкими є імаго масового виходу. Певний час вони тримаються на поверхні ґрунту, потім, за 2–3 доби, починають поїдати молоде листя картоплі. Імаго селяться на розсаді томатів, баклажанів, перцю, збираються іноді на

купах картоплі, живлячись її проростками та бульбами. У пошуках їжі жуки перелітають на значні відстані. Часто вони збираються у значній кількості на самосівах картоплі присадибних ділянок, де сходи з'являються раніше, ніж у польових сівоzmінах. Вони живляться також на дикорослих рослинах – блекоті, беладонні, пасльоні, дурмані та інших пасльонових культурах.

На 3–5-ту добу після виходу з ґрунту імаго спаровуються, і самки починають відкладати яйця на нижній бік листків купками, по 28–30, а іноді до 70 яєць у кожній кладці. Самки високоплодючі, продукують у середньому від 900 до 1600, а в деяких випадках понад 2000 яєць, відкладаючи їх упродовж літа. Ембріональний розвиток триває від 6 до 18 діб, залежно від температурного режиму й вологості повітря. Оптимальними для розвитку ембріонів є температура $+20\dots+22^{\circ}\text{C}$ й відносна вологість 65–70 %. За таких умов відродження личинок розпочинається на 5-6-ту добу після відкладання яєць. За температури нижче $+12^{\circ}\text{C}$ ембріональний розвиток не відбувається [36].

Личинки живляться відкрито на листках картоплі та інших пасльонових впродовж 18–24 діб, у південних районах і низинній частині Закарпаття – впродовж 14 діб. Відразу після виходу з яєць личинки живляться яйцевими оболонками, іноді поїдають яйця, що містять живі зародки. Потім вони гризуть м'якуш листка з нижнього боку, поступово переходять на верхній бік і обгризають листки повністю, залишаючи тільки жилки. Упродовж життя личинки линяють тричі і мають відповідно чотири віки. Найбільш ненажерливі личинки старших віків. За температури повітря понад $+12^{\circ}\text{C}$ вони живляться вдень і вночі. Знищивши листя на одній рослині, переселяються на інші [20].

Завершивши розвиток, личинки заглиблюються у ґрунт на 8–10 см (іноді до 20 см) для заляльковування. Розвиток лялечки триває 12–21 добу. Молоді імаго першої літньої генерації починають з'являтися в лісостеповій зоні в третій декаді липня, а у степових районах – наприкінці червня – на початку липня. Значна частина молодих імаго в поточному році зовсім не відкладає

яець, а йде у ґрунт на зимівлю. У наступному році ця частина імаго розмножується дуже активно і створює найбільшу загрозу врожаю.

Відкладання яець першої літньої генерації в Поліссі та Лісостепу спостерігається наприкінці липня – на початку серпня, а на півдні України – майже на місяць раніше. Плодючість самок першого покоління: мінімальна 130, максимальна – 400 яець. У південних районах і низинній частині Закарпаття личинки закінчують живлення, заляльковуються, й імаго другої генерації виходять з лялечок вже у другій половині серпня. Іноді після нетривалого живлення вони дають початок факультативному третьому поколінню, що завершує, однак, свій розвиток лише в окремі роки. Характерною біологічною ознакою колорадського жука є наявність у циклі його розвитку кількох форм фізіологічного спокою різної тривалості, завдяки чому дуже утруднюється боротьба з ним [30].

Характерною біологічною ознакою колорадського жука є наявність у циклі його розвитку кількох форм фізіологічного спокою різної тривалості, завдяки чому дуже утруднюється боротьба з ним. В Україні встановлено шість категорій фізіологічного спокою, що мають велике значення при взаємодії з чинниками зовнішнього середовища в різні періоди року:

1) зимова діпауза, що триває від двох до чотирьох місяців на рік, яка забезпечує ощадливу витрату організмом речовин, запасених у теплий час кінця літа й осені до настання холодів;

2) зимова сплячка, що змінює зимову діпаузу при настанні холодного періоду року, вона триває до ранньої весни; в цей час розвиваються відбудовні процеси перед настанням весняного пробудження;

3) літня діпауза, фізіологічно близька до зимової, спостерігається в частини популяції влітку, у найспекотніший період, тривалістю до місяця;

4) літній «сон», що охоплює значну частину популяції в середині літа й триває до 10 діб;

5) затяжна (багаторічна) діапауза, яка в ґрунтах легкого механічного складу триває у частини особин до трьох років і забезпечує збереження виду в несприятливій для активної життєдіяльності періоди, що перевищують за часом один рік;

6) повторна діапауза, в яку впадають наприкінці серпня – на початку вересня імаго, що перезимували, влітку розмножувалися і дожили до осені. Ці адаптивні явища зумовлюють постійну наявність імаго в ґрунті у багаторічних осередках розмноження.

Природне відмирання імаго, що перезимували, відбувається поступово, впродовж усього літнього сезону, наростаючи від весни до осені. В обмеженні чисельності колорадського жука важливу роль відіграють його природні вороги – хижаки, паразити та ентомопатогенні організми [35].

2.3 Методика збору імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say

Вибірки імаго для дослідження здійснювали методом активного відлову (відбирали комах із рослин пробірками) у липні 2020 р. на території приватного господарства села Запсілля з однаковою площею насаджень перцю, картоплі та помідорів – близько 0,5 га.

Насадження картоплі сорту Рів'єра двічі у червні оброблялися інсектицидом «Ато жук», рослини помідорів сорту Де Барао та перцю сорту Купець один раз у червні оброблялися інсектицидом «Актара». Об'єм вибірок склав: з рослин перцю – 270 імаго, з рослин картоплі та помідорів – по 500 імаго.

Для зберігання вибірок використовувався метод ватних матрациків.

2.4 Методика аналізу фенотипічної структури локальної популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком пронотума та елітер імаго

Аналіз фенотипічної структури популяції проводився в лабораторних умовах. Для аналізу із загальної кількості зібраного ентомологічного матеріалу з кожної пасльонової рослини випадковим методом формувалася вибірка зі 100 жуків. Аналіз фенотипічної структури локальної популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say здійснювався в цілому без розподілу імаго за статтю.

Для визначення фенів, що утворюють рисунок пронотума імаго, використовувалася класифікація Кохманюка (рис. 2.3):

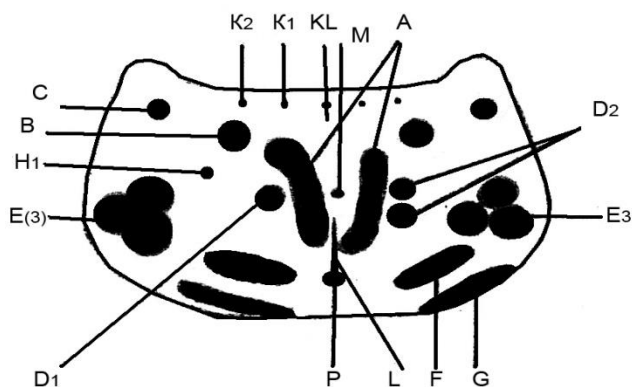


Рис. 2.3 Класифікація фенів пронотума імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say (за Кохманюком) [17]

В чисельних дослідженнях встановлено, що найбільш мінливими є фени груп *A*, *D*, *E*, *K*. Аналіз їх мінливості дозволив виділити як самостійні фени деякі їх модифікації. Так, смуга *A* може мати згин вгорі (символ A') або внизу (A_1), зливатися з феном *B* (AB). Якщо смуги *A* не зліті разом, то це приймається за фен *U*. Якщо смуги *A* зливаються нижніми кінцями, то це фен *V*, якщо горизонтальною смужкою – то фен *H*. Якщо фен *V* зливається з феном *P*, то утворюється фен *Y*. Інколи фен *V* має горизонтальну смужку, або навіть зливається з феном *P*. Фен *D* утворює варіації у вигляді однієї (D_1), двох (D_2) та трьох (D_3) плям. Вони можуть зливатися, утворюючи смужку, паралельну фену

$A (D_1)$. Фени групи E утворюють різні кількісні варіації. Крім згаданих фенів зустрічаються й інші варіації.

Розподіл та аналіз морф пронотума імаго здійснювався за рисунком центральної частини пронотума за методикою С. Р. Фасулаті [46] та Ф. С. Кохманюка [17].

За Фасулаті розрізняють 9 варіантів рисунка центральної частини пронотума імаго (рис. 2.4), що дозволяють стандартизувати різноманітні їх форми та кількісно оцінити варіабельність за цією ознакою.

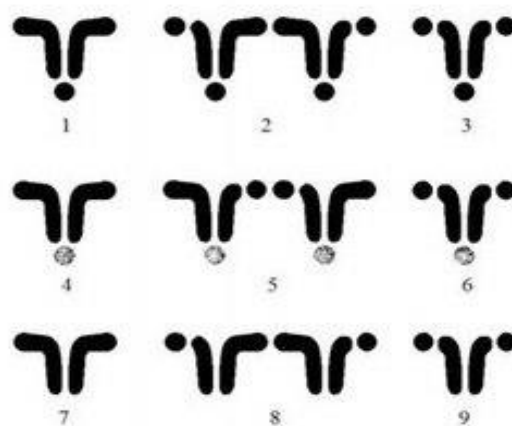


Рис. 2.4 Феноформи центральної частини рисунку пронотума імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say за Фасулаті [46]

Рисунок № 1 – плями B злиті зі смугами A (фенотип AB), крапка P яскраво виявляється (фен P).

Рисунок № 2 – рисунок не симетричний (фенотип AB), крапка P яскраво виявляється.

Рисунок № 3 – плями B і смуги A відокремлені (фенотип B), крапка P яскраво виявляється.

Рисунок № 4 – плями B з'єднані зі смугами A (фенотип AB), крапка P слабо виявляється.

Рисунок № 5 – рисунок не симетричний (фенотип AB), крапка P слабо виявляється.

Рисунок № 6 – плями *B* і смуги *A* окремо, (фенотип *B*), крапка *P* слабо виявляється.

Рисунок № 7 – плями *B* злиті зі смугами *A* (фенотип *AB*), крапка *P* відсутня.

Рисунок № 8 – рисунок не симетричний (фенотип *AB*), крапка *P* відсутня.

Рисунок № 9 – плями *B* і смуги *A* відокремлені (фенотип *B*), крапка *P* відсутня.

За Ф. С. Кохманюком виділяють 8 феноформ (морф) центральної частини рисунку пронотума імаго (рис. 2.5).

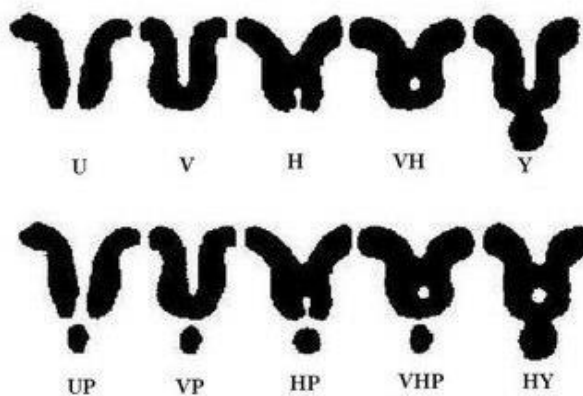


Рис. 2.5 Феноформи центральної частини рисунку пронотума імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say за Ф. С. Кохманюком [17]

Кожна елітера *Leptinotarsa decemlineata* Say має 5 повздовжніх смуг. У одних імаго смуги не зливаються, у інших до вершини елітер 2-га та 3-я смуги зливаються, утворюючи рисунок *V* (домінантний фен) або зливаються три смуги, утворюючи рисунок *W* (рецесивний фен). Якщо обидві елітери мають однаковий рисунок, то такі морфи називаються симетричними – *V*-морфа та *W*-морфа, якщо елітери мають різний рисунок, то такі морфи називаються асиметричними – *W/V*-морфа (рис. 2.6).

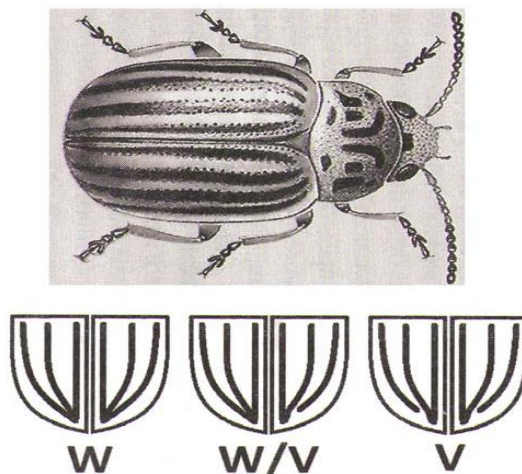


Рис. 2.6 Феноформи (морфи) рисунку елітер імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say

Трапляння різних фенів та феноформ розраховувалося як частка певного фена та певної феноформи у вибірці (1):

$$p = \frac{n}{N} \quad (1)$$

де n – кількість імаго, що мають певний фен чи певну феноформу у вибірці, N – об'єм вибірки.

Статистичний та кореляційний аналіз фенотипічної структури *Leptinotarsa decemlineata* Say за частотою фенів та феноформ пронотумів імаго, зібраних з різних пасльонових культур у локальній популяції здійснювався, відповідно, за критерієм Пірсона форми Бартлета (χ^2) та параметричним коефіцієнтом кореляції Пірсона [3] (2, 3):

$$\chi_n^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i} \quad (2)$$

де, m_i – кількість значень випадкової величини, що потрапили в i -й інтервал,

n – обсяг вибірки,

p_i – теоретична ймовірність випадкової величини потрапити в i -й інтервал.

$$r_{xy} = \frac{\sum (x_i - M_x) (y_i - M_y)}{\sqrt{\sum (x_i - M_x)^2 \cdot (y_i - M_y)^2}}, \text{ де} \quad (3)$$

X_i – значення змінної M_x ;

Y_i – значення змінної M_y ;

M_x – середнє арифметичне для змінної x ;

M_y – середнє значення для змінної y .

Якщо $0 < r < 0,1$ або $0,1 < r < 0,4$ – зв'язок відсутній або зв'язок слабкий, якщо $0,4 < r < 0,7$ – зв'язок помітний (або суттєвий, або середньої сили), якщо $0,7 < r < 0,99$ – зв'язок сильний, якщо $r < 0$ – зв'язок зворотний.

Для аналізу мінливості рисунку елітер імаго визначали окремо частоту симетричних феноформ – з V - та W -рисунком, та асиметричних феноформ – з W/V -рисунком.

За формулами Харді-Вайнберга визначали генотипічну структуру досліджуваних вибірок і локальної популяції загалом та частоту домінантного (V) та рецесивного (W) алелів (4, 5):

$$p^2 (VV) + 2pq (W/V) + q^2 (WW) = 1, \quad (4)$$

де p^2 – частота домінантних гомозигот, $2pq$ – частота гетерозигот, q^2 – частота рецесивних гомозигот.

$$p (V) + q (W) = 1, \quad (5)$$

де p – частота домінантного алеля, q – частота рецесивного алеля.

Статистична обробка даних проводилася за допомогою програми Microsoft Excel (версія 7,0) та пакету програм STATISTICA 6.0.

РОЗДІЛ 3

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

3.1 Фенотипічна структура локальної популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком пронотума імаго, зібраних з різних пасльонових культур у селі Запсілля Краснопільського району Сумської області

Дослідження фенотипічної структури локальної популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком пронотума імаго здійснено на основі універсальної класифікації елементів рисунку центральної частини пронотума U (FK) [9]. Система U (FK) базується на двох групах феноформ – FL та ML . Вона включає 9 елементів рисунку, виділених С. Р. Фасулаті [46], які належать до групи FL , та 8 елементів рисунку, виділених Ф. С. Кохманюком [17], які належать до групи ML . Складовою системи U (FK) є група, що об'єднує нетипові елементи мінливості рисунку пронотума і розглядається як окрема феноформа Ot (з англ. *other* – інший). Теоретичною основою включення Ot є ненульова гіпотеза ймовірності мутацій [51].

3.1.1 Фенотипічна структура локальної популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say за різноманітністю феноформ центральної частини рисунку пронотума імаго

Згідно класифікації феноформ *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) за Фасулаті в дослідженій локальній популяції виявлено усі, окрім 4-ї феноформи, ідентифіковані за розміром та формою чорних плям пронотума імаго (рис. 3.1).

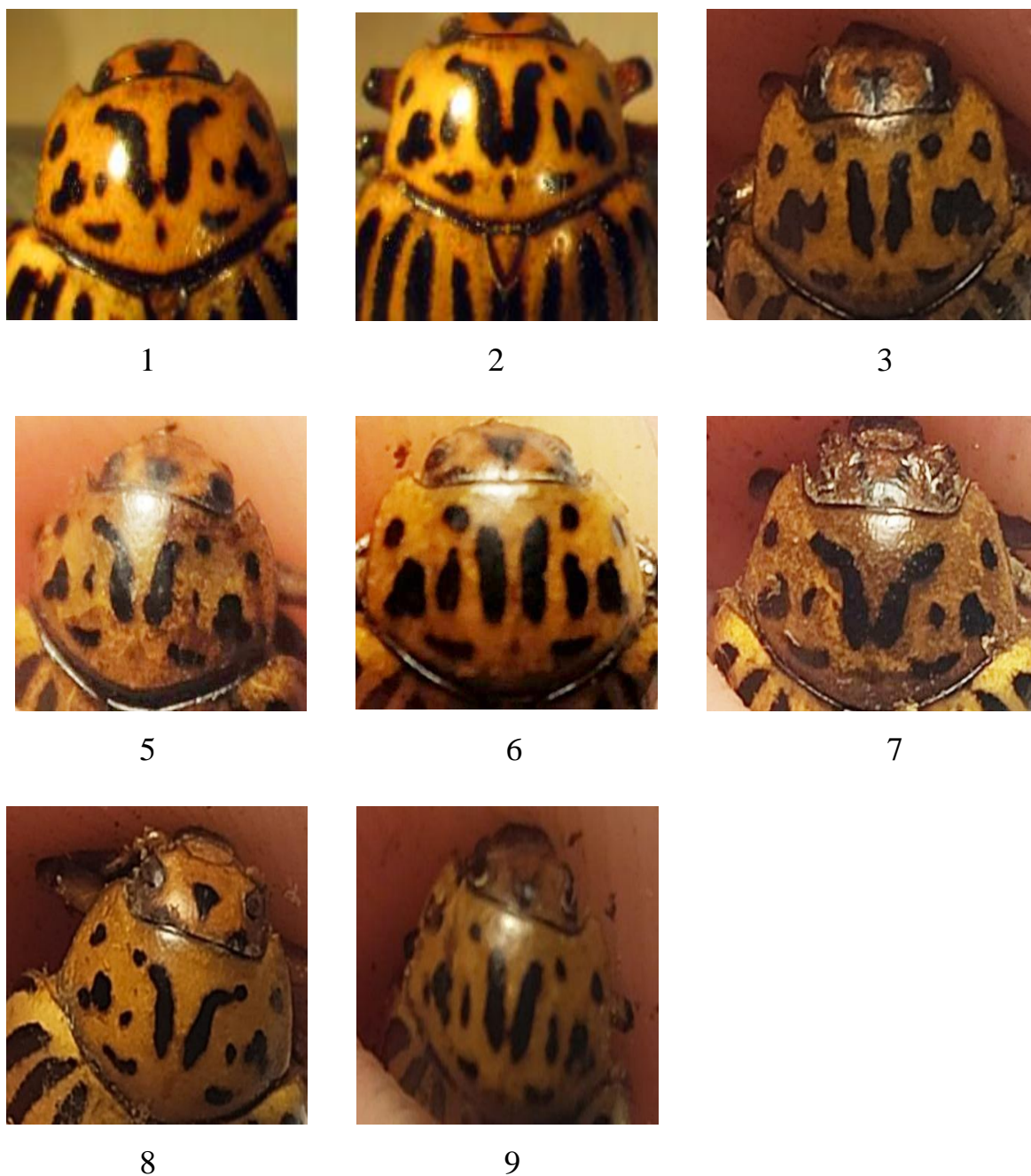


Рис. 3.1 Феноформи рисунка центральної частини пронотума імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say (за Фасулаті), виявлені на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля Краснопільського району Сумської області

Зустрічальність 8-ми виявлених феноформ на різних пасльонових культурах наведена у табл. 3.1 та на рис. 3.2.

Таблиця 3.1

Відносна частота різних феноформ *Leptinotarsa decemlineata* Say (за Фасулаті) на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля

Культура	Феноформа								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Картопля	0,07	0,04	0,35	–	0,04	0,12	0,04	0,01	0,33
Помідори	0,07	0,06	0,43	–	0,01	0,01	0,06	0,02	0,34
Перець	0,16	0,1	0,34	–	0,04	0,07	0,1	0,02	0,17

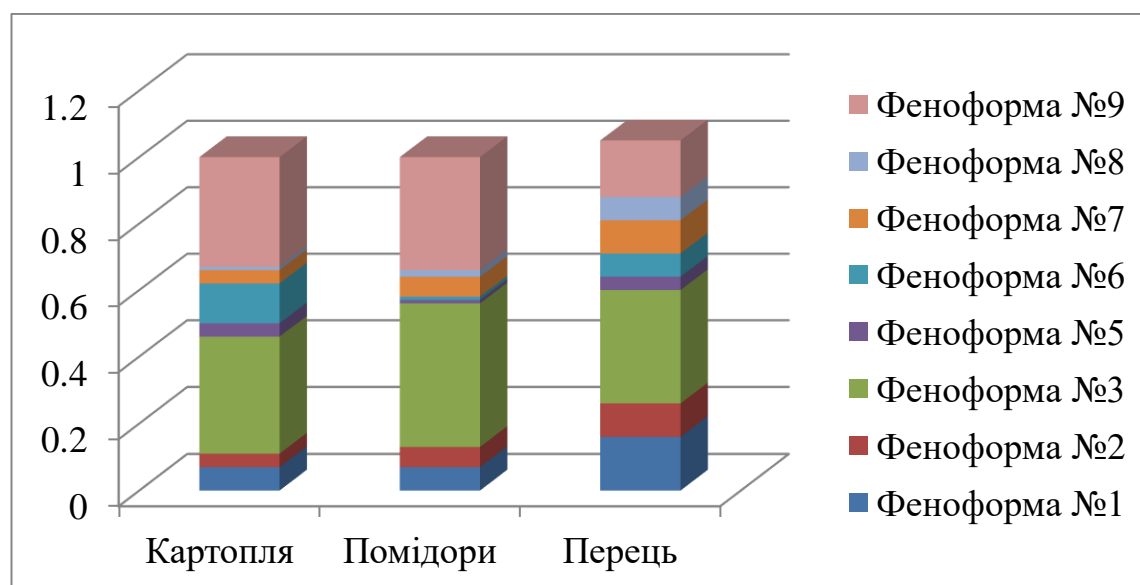


Рис. 3.2 Частотний розподіл різних феноформ *Leptinotarsa decemlineata* Say (за Фасулаті) на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля

За даними табл. 3.1 та рис. 3.2 на усіх трьох пасльонових культурах найбільше було імаго феноформи 3. На усіх трьох пасльонових культурах на другому місці за частотою була феноформа 9.

На картоплі, порівняно з помідорами та перцем, найчастіше зустрічалася феноформа 6, найрідше – феноформи 7 та 8. На помідорах, порівняно з картоплею та перцем, найбільше було імаго з рисунком пронотума, що відповідає феноформі 3, і найменше 5-ї та 6-ї феноформ. На перці, порівняно з

картоплею та помідорами, найвищою була частота феноформ 1, 2 та 7 і найменшою – частота феноформи 9.

Найбільш варіабельними за частотою на різних культурах були феноформи 2, 6 та 7.

Відомо, що феноформи 1, 2, 3, 6 удвічі менш чутливі до піретроїдних та фосфорорганічних інсектицидів, ніж феноформи 4, 5, 7, 8, 9 [19]. Феноформи 3 та 6 вважають ядром формування резистентної популяції до піретроїдних та фосфорорганічних інсектицидів. Феноформа 6 є ще й термозалежною [15]. Розподіл за частотою цих двох груп феноформ на різних пасльонових культурах наведений у табл. 3.2.

Таблиця 3.2

Частота феноформ *Leptinotarsa decemlineata* Say з різною чутливістю до піретроїдних та фосфорорганічних інсектицидів на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля

Культура	Менш чутливі феноформи	Більш чутливі феноформи
Картопля	0,58	0,42
Помідори	0,57	0,43
Перець	0,67	0,33
В середньому	0,606	0,393

Дані табл. 3.2 свідчать про те, що на усіх трьох пасльонових культурах за частотою переважають, феноформи, що менш чутливі до піретроїдних та фосфорорганічних інсектицидів.

Найбільша різниця (у 2 рази) за зустрічальністю феноформ – менш та більш чутливих до піретроїдних та фосфорорганічних інсектицидів, зафіксована серед імаго, зібраних з рослин перцю.

В середньому частка менш чутливих феноформ вища за частку більш чутливих у 1,5 рази.

Згідно класифікації фенотипів *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) за Кохманюком в дослідженій локальній популяції на картоплі та помідорах виявлено по 8 з 10 можливих фенотипів, на перці – 7. Зустрічальність цих фенотипів наведена у табл. 3.3 та на рис. 3.3, фото – на рис. 3.4.

Таблиця 3.3

Відносна частота різних фенотипів *Leptinotarsa decemlineata* Say (за Кохманюком) на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля

Культура	Фенотип									
	<i>U</i>	<i>UP</i>	<i>V</i>	<i>VP</i>	<i>H</i>	<i>HP</i>	<i>VH</i>	<i>VHP</i>	<i>Y</i>	<i>HY</i>
Картопля	0,49	0,34	0,03	0,03	0,05	0,04	–	–	0,01	0,01
Помідори	0,36	0,43	–	0,01	0,06	0,11	0,01	–	0,01	0,01
Перець	0,39	0,37	0,06	0,02	0,11	0,04	–	–	0,01	–

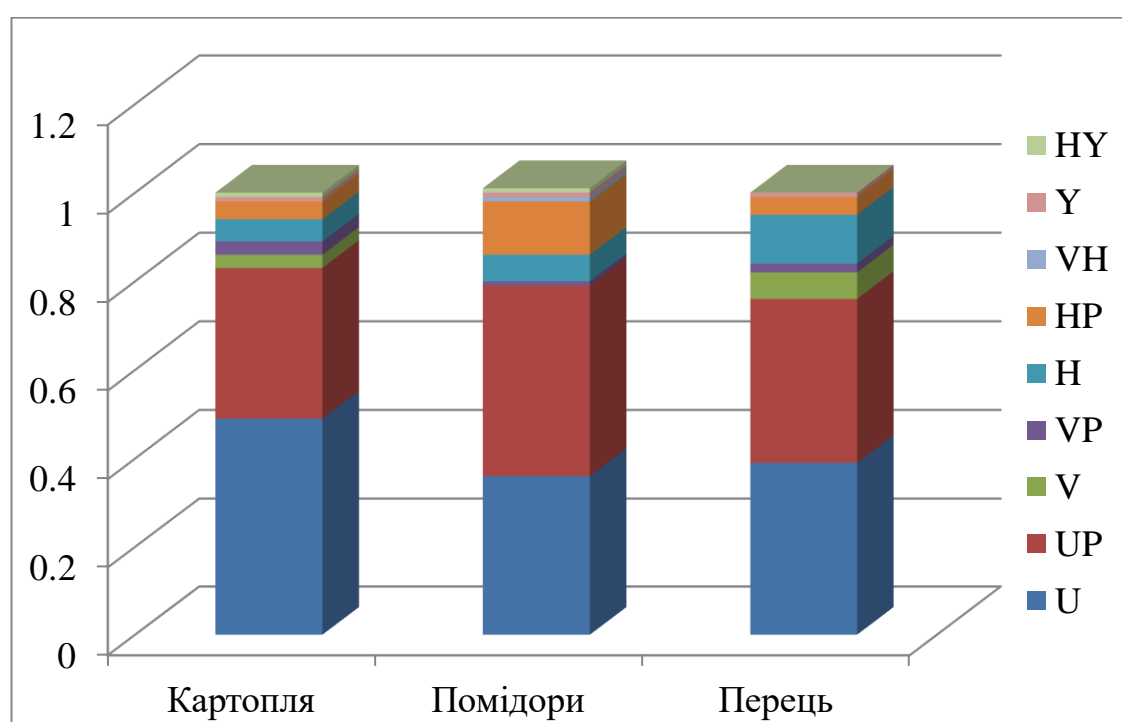


Рис. 3.3 Частотний розподіл різних фенотипів *Leptinotarsa decemlineata* Say (за Кохманюком) на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля

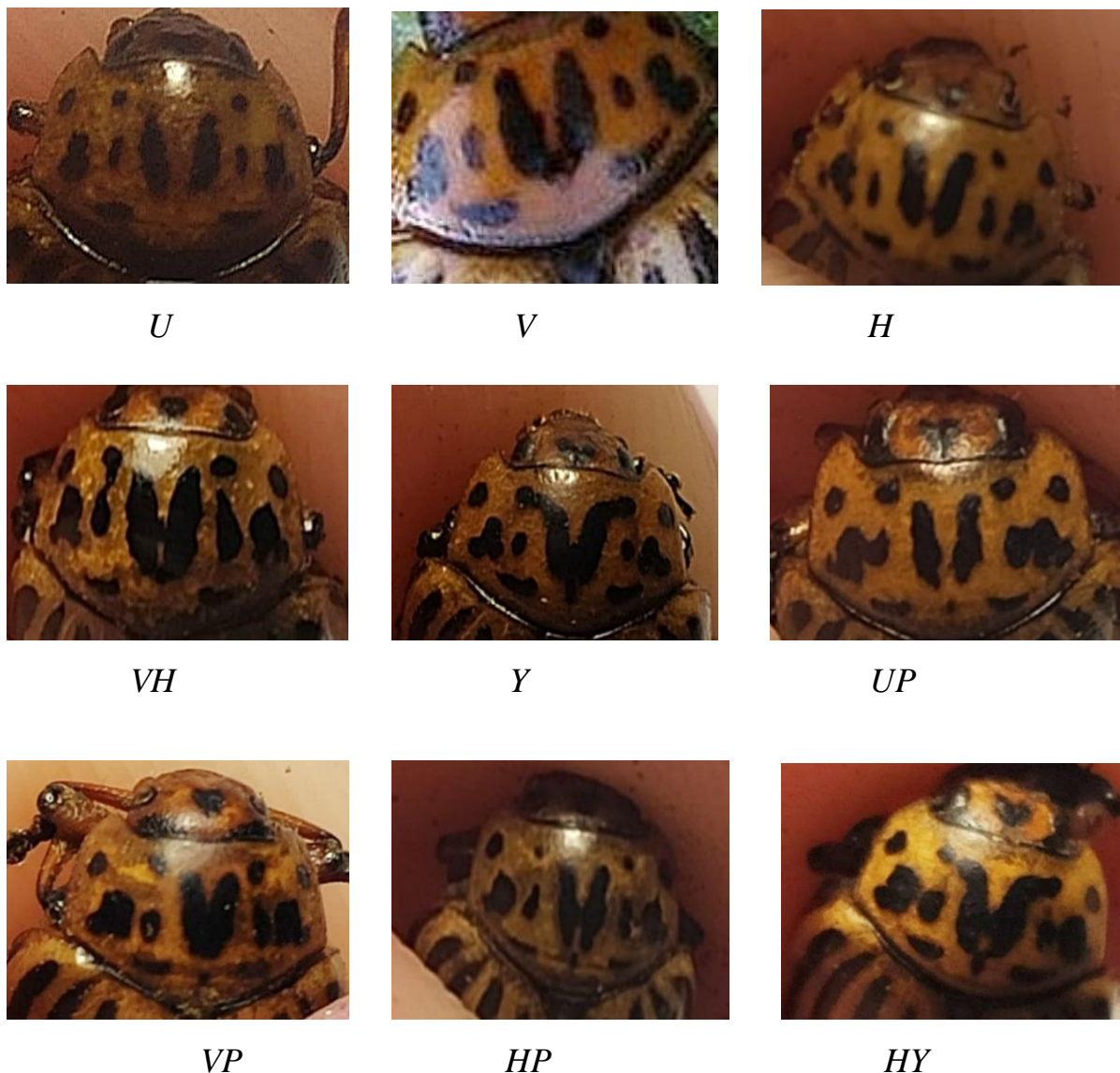


Рис. 3.4 Феноформи рисунка центральної частини пронотума імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say (за Кохманюком), виявлені на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля Краснопільського району Сумської області

За даними табл. 3.3 та рис. 3.3 на усіх трьох пасльонових культурах найбільш чисельними були морфи *U* та *UP*.

На усіх трьох культурах не було зафіксовано феноформи *VHP*, на рослинах картоплі та перцю не було феноформи *VH*, на помідорах – *V*, на перці – *HY*.

На картоплі, порівняно з помідорами та перцем, найчастіше зустрічалася феноформа *U*, найрідше – феноформа *H*. На помідорах, порівняно з картоплею та перцем, найбільше було імаго з рисунком пронотума, що відповідає феноформі *UP* та *HP*, і найменше феноформ *U* та *VP*. На перці, порівняно з картоплею та помідорами, найвищою була частота феноформ *V* та *H*.

На усіх трьох культурах з однаковою частотою зустрічалася феноформа *Y*. Практично однаковою на усіх трьох культурах була і частота феноформи *VP*.

Статистичний аналіз частотного розподілу феноформ *Leptinotarsa decemlineata* Say, здійснений за критерієм Пірсона форми Бартлета (χ^2), показав, що частота феноформ на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля і за класифікацію Фасулаті, і за класифікацією Кохманюка, вірогідно розрізняються (табл. 3.4).

Таблиця 3.4

Значення критерію Пірсона форми Бартлета, χ^2 , при $p=0,001$

Культура	за Фасулаті	за Кохманюком
Картопля	0,9954	0,9775
Помідори	0,9856	0,9857
Перець	0,9993	0,9903

На рослинах усіх трьох пасльонових культур виявлені феноформи *Ot*: на картоплі – 1 жук, на помідорах та перці – по 2 жука (рис. 3.5). Зустрічальність цих феноформ наведена у табл. 3.5.

Таблиця 3.5

Відносна частота *Ot*-феноформ *Leptinotarsa decemlineata* Say на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля

Культура	<i>Ot₁</i>	<i>Ot₂</i>	<i>Ot₃</i>	<i>Ot₄</i>	<i>Ot₅</i>
Картопля	0,01	–	–	–	–
Помідори	–	0,005	0,005	–	–
Перець	–	–	–	0,005	0,005

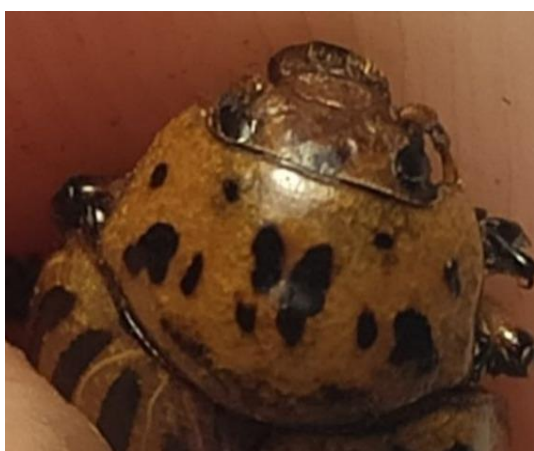
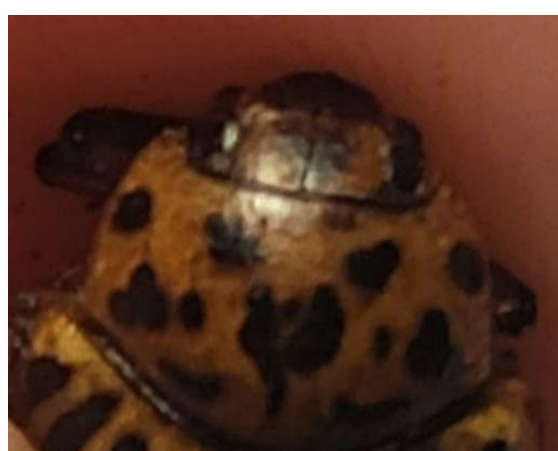
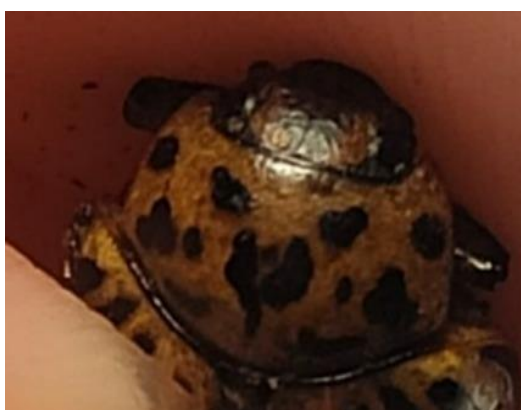
*Ot₁**Ot₂**Ot₃**Ot₄**Ot₅*

Рис. 3.5 Феноформи *Ot* рисунка центральної частини пронотума імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say, виявлені на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля Краснопільського району Сумської області (*Ot₁* – на картоплі, *Ot₂* та *Ot₃* – на помідорах, *Ot₄* та *Ot₅* – на перці)

3.1.2 Фенотипічна структура локальної популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say за різноманітністю фенів рисунку пронотума імаго

Результати дослідження фенотипічної структури локальної популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say за різноманітністю та зустрічальністю фенів рисунку пронотума імаго на різних пасльонових культурах представлені у табл. 3.6.

За даними табл. 3.6 у рисунках пронотумів імаго, зібраних на рослинах картоплі, помідорів та перцю, виявлено 25 фенів.

Частота переважної більшості фенів (A , A_1 , AB , D_2 , $D_{(2)}$, E_2 , $E_{(2)}$, $E_{(2)+1}$, L , M , P , V , H) у пронотумах імаго, виявлених на усіх трьох пасльонових культурах становила до 10%. Частота фенів B , C , D_1 , E_3 , $E_{(3)}$, V була більшою за 10%, але нижчою за 20%. Найвищою – від 20 до 30%, була частота лише одного фена – фена F .

На усіх трьох пасльонових культурах рідкісними (частота менше 1%) у пронотумах були фени K_1 та K_2 . Крім того, на рослинах перцю рідкісними були жуки з феном A^1 . Лише на рослинах помідорів з частотою менше 1% були виявлені імаго з феном K_3 , рідкісними на помідорах були імаго і з феном Y .

Звертає на себе увагу той факт, що більшість з 25-ти фенів, зустрічалися у пронотумах імаго, зібраних з рослин картоплі, помідорів та перцю, з різною частотою. І лише частота фену H у вибірках з рослин трьох цих культур була однаковою. Цей фен став виявлятися у європейських популяціях лише з 1996 року, раніше ж його знаходили виключно у північноамериканських популяціях. Відсутність цього фену пояснювали дрейфом генів [17].

Вважається, що ряд фенів, що формують рисунок пронотума імаго, зокрема фени групи $KLMP$, (AB) , D , E_3 , $E_{(3)}$, $E_{(2)+1}$, та V мають різну адаптивність до інсектицидів, зокрема, вважається, що носії фенів L , D , E_3 , $E_{(3)}$, $E_{(2)+1}$, V виявляють резистентність до поліхлорпіненбоверину, носії фенів P та (AB) – до дилору, носії фенів (AB) та D – до хлорофосу [17].

Таблиця 3.5

Відносна частота різних фенів *Leptinotarsa decemlineata* Say на різних пасльонових культурах у локальній популяції с. Запсілля

Фен	Культура		
	Картопля	Помідори	Перець
A	0,052	0,04	0,078
A ¹	0,122	0,136	0,185
A ₁	0,016	0,016	0,007
AB	0,04	0,046	0,059
B	0,164	0,192	0,222
C	0,2	0,172	0,178
D ₁	0,1	0,122	0,193
D ₂	0,016	0,034	0,037
D ₍₂₎	0,016	0,02	0,011
E ₂	0,026	0,018	0,026
E ₍₂₎	0,034	0,026	0,067
E ₍₂₎₊₁	0,04	0,048	0,059
E ₃	0,104	0,092	0,115
E ₍₃₎	0,092	0,104	0,148
F	0,212	0,182	0,307
K ₁	0,002	0,002	0,004
K ₂	0,002	0,004	0,007
K ₃	0	0,002	0
L	0,022	0,022	0,048
M	0,018	0,014	0,030
P	0,092	0,088	0,148
U	0,156	0,124	0,263
V	0,016	0,034	0,048
Y	0,012	0,008	0,022
H	0,028	0,026	0,026

Зустрічальність фенів стійкості до піретроїдних інсектицидів на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля наведена у табл. 3.6.

Таблиця 3.6

Відносна частота фенів стійкості до піретроїдних інсектицидів на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля

Культура	(AB)	D_1	E_3	$E_{(3)}$	$E_{(2)+1}$	V	P	L
Картопля	0,04	0,1	0,104	0,092	0,04	0,016	0,092	0,022
Помідори	0,046	0,122	0,092	0,104	0,048	0,034	0,088	0,022
Перець	0,059	0,193	0,115	0,148	0,059	0,048	0,148	0,048

За даними табл. 3.6 у пронотумах імаго на рослинах усіх трьох пасльонових культур зі значно більшою частотою порівняно з іншими зустрічаються фени D_1 , E_3 , $E_{(3)}$ та P . Найменшою є зустрічальність на рослинах картоплі імаго з феном V , на рослинах помідорів – імаго з феном L , на рослинах перцю – імаго з фенами V та L .

Між частотою фенів стійкості до піретроїдних інсектицидів на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля встановлений прямий, переважно сильний, кореляційний зв'язок (табл. 3.7).

Таблиця 3.7

Матриця кореляційного аналізу частоти фенів стійкості до піретроїдних інсектицидів на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля (коефіцієнт кореляції вірогідний при $p < 0,001$)

	(AB)	D_1	E_3	$E_{(3)}$	$E_{(2)+1}$	V	P	L
(AB)	1	0,9963	0,6504	0,9941	0,9930	0,9606	0,9310	0,9511
D_1	0,9963	1	0,7130	0,9997	0,9792	0,9333	0,9588	0,9741
E_3	0,6504	0,7130	1	0,7292	0,5559	0,9246	0,8828	0,8532
$E_{(3)}$	0,9941	0,9997	0,7292	1	0,9742	0,9246	0,9652	0,9791
$E_{(2)+1}$	0,9930	0,9792	0,5559	0,9742	1	0,9868	0,8812	0,9078
V	0,9606	0,9333	0,4136	0,9246	0,9868	1	0,7929	0,8278
P	0,9310	0,9588	0,8828	0,9652	0,8812	0,7929	1	0,9982
L	0,9511	0,9741	0,8532	0,9791	0,9078	0,8278	0,9982	1

Для порівняння було взято групу варіабельних фенів, для яких не встановлено кореляцію з адаптивністю до певних факторів середовища. Умовно їх було названо «нейтральні» фени. До цієї групи було вибрано 9 фенів з 25. Ці «нейтральні» фени та їх частоти на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля наведені в табл. 3.8, а результати кореляційного аналізу частоти «нейтральних» фенів *Leptinotarsa decemlineata* Say на різних пасльонових культурах – у табл. 3.9.

Таблиця 3.8

Частота «нейтральних» фенів *Leptinotarsa decemlineata* Say на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля

Культура	A	A ₁	A ^l	B	K ₁	K ₂	K ₃	M	Y
Картопля	0,052	0,016	0,122	0,164	0,002	0,002	0	0,018	0,012
Помідори	0,04	0,016	0,136	0,192	0,002	0,004	0,002	0,014	0,008
Перець	0,078	0,07	0,185	0,222	0,004	0,007	0	0,030	0,022

Таблиця 3.9

Матриця кореляційного аналізу частоти «нейтральних» фенів *Leptinotarsa decemlineata* Say на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля (коефіцієнт кореляції вірогідний при $p < 0,001$)

	A	A ₁	A ^l	B	K ₁	K ₂	K ₃	M	Y
A	1	0,8642	-0,9511	0,6839	0,9511	0,7501	-0,7430	0,9974	0,9995
A ₁	0,8642	1	-0,9774	0,9581	0,9774	0,9810	-0,3054	0,8979	0,8803
A ^l	-0,9511	-0,9774	1	-0,8758	-1	-0,9177	0,5	-0,9707	-0,9608
B	0,6839	0,9581	-0,8758	1	0,8758	0,9955	-0,0199	0,7342	0,7076
K ₁	0,9511	0,9774	-1	0,8758	1	0,9177	-0,5	0,9707	0,9608
K ₂	0,75005	0,9810	-0,9177	0,9955	0,9177	1	-0,1147	0,7954	0,7715
K ₃	-0,743	-0,3054	0,5	-0,0199	-0,5	-0,1147	1	-0,6934	-0,7206
M	0,9974	0,8979	-0,9707	0,7342	0,9707	0,7954	-0,6934	1	0,9993
Y	0,9995	0,8803	-0,9608	0,7076	0,9608	0,7715	-0,7206	0,9993	1

За даними табл. 3.8 у пронотумах імаго, зібраних на рослинах помідорів зустрічаються усі 9 «нейтральних» фенів, а на рослинах картоплі та перцю – 8 з 9-ти (відсутній фен K_3). На усіх трьох пасльонових культурах з найвищою частотою, порівняно з іншими «нейтральними» фенами, зустрічався фен B , на другому місці знаходився фен A^1 . Рідкісними на усіх трьох пасльонових культурах були імаго з фенами групи K .

За виключенням фену K_3 , що був виявлений у пронотумах імаго, зібраних лише з помідорів, найвищою частота різних «нейтральних» фенів була на рослинах перцю.

За даними табл. 3.9 між частотою «нейтральних» фенів на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля існує прямий і зворотний, різної сили кореляційний зв'язок.

При цьому простежувалась високий кореляційний зв'язок між фенами, що належать до різних груп фенів – до прикладу, фенів (AB) та $E_{(3)}$ і $E_{(2)+1}$ (у випадку кореляції різних фенів стійкості до інсектицидів); фенів A та K (у випадку кореляції різних «нейтральних» фенів). Ці зв'язки наводять на думку про зв'язок різних досліджуваних фенів на генетичному рівні та необхідність глибшого дослідження зв'язку різних фенів за забарвленням пронотума з адаптивністю до різних факторів середовища.

3.2 Фенотипічна структура локальної популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком елітер імаго, зібраних з різних пасльонових культур у села Запсілля Краснопільського району Сумської області

У дослідженій локальній популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say на різних пасльонових культурах виявлено усі три феноформи імаго за рисунком елітер – V , W/V , W (рис. 3.6).



V

W/V

W

Рис. 3.6 Феноформи рисунків елітер *Leptinotarsa decemlineata* Say, виявлені на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля Краснопільського району Сумської області

Феноформа V обумовлена домінантний алелем гену, що контролює злиття/не злиття 2-ї та 3-ї смуги, феноформа W – його рецесивним алелем. Феноформа з проміжним фенотипом W/V формується внаслідок кодомінантної взаємодії цих алелів.

Зустрічальність цих феноформ наведена у табл. 3.10.

Таблиця 3.10

Відносна частота різних феноформ *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком елітер на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля

Культура	V	W	W/V
Картопля	0,4	0,53	0,07
Помідори	0,32	0,59	0,09
Перець	0,36	0,5	0,14

За даними табл. 3.10, найбільш представленою на різних пасльонових культурах локальної популяції села Запсілля була феноформа W, найрідше зустрічалася феноформа W/V.

Частота феноформ V та W на різних пасльонових культурах суттєво не відрізнялася. Щодо частоти феноформи W/V , то на рослинах перцю вона була у двічі більшою, ніж на рослинах картоплі, і у 1,5 рази більшою, ніж на рослинах помідорів.

Генотипічна структура локальної популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say за рисунком елітер імаго, виявлених на різних пасльонових культурах представлена у табл. 3.11.

Таблиця 3.11

Частота алелів та генотипів за рисунком елітер імаго, виявлених на різних пасльонових культурах у локальній популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say села Запсілля

Культура	Частота алеля		Частота генотипу		
	p (V)	q (W)	p^2 (VV)	$2pq$ (VW)	q^2 (WW)
Картопля	0,27	0,73	0,4	0,07	0,53
Помідори	0,23	0,77	0,32	0,09	0,59
Перець	0,29	0,71	0,36	0,14	0,50

Дані табл. 3.11 свідчать про те, що у вибірках імаго, зроблених з різних пасльонових культур, частоти домінантного і рецесивного алелів гену, що контролює рисунок елітер, практично не відрізнялися. В той же час. у вибірці з рослин перцю частка гетерозиготних особин була вищою, ніж у вибірках з картоплі та помідорів.

ВИСНОВКИ

1. За універсальною класифікацією елементів рисунку центральної частини пронотума U (FK) у локальній популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say села Запсілля на різних пасльонових культурах виявлено з групи FL – 8 феноформ, з групи ML – на помідорах – 8 феноформ, на картоплі та перці по 7 феноформ. Частота феноформ обох груп на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля вірогідно розрізнялася.

2. На усіх пасльонових культурах у локальній популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say села Запсілля найчастіше зустрічалися: з групи FL – феноформа 3, з групи ML – фен форми U та UP .

3. На усіх трьох пасльонових культурах у локальній популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say села Запсілля за частотою переважали феноформи, менш чутливі до піретроїдних та фосфорорганічних інсектицидів – в середньому в 1,5 рази.

4. Феноформи пронотумів імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say, зібраних з різних пасльонових культур у локальній популяції села Запсілля, були сформовані 25-ма фенами, частота яких змінювалася від 1 до 30%.

5. Серед фенів стійкості до піретроїдних інсектицидів у пронотумах імаго на рослинах усіх трьох пасльонових культур зі значно більшою частотою порівняно з іншими зустрічалися фени D_1 , E_3 , $E_{(3)}$ та P .

6. Між частотою фенів стійкості до піретроїдних інсектицидів на різних пасльонових культурах у локальній популяції села Запсілля встановлений прямий, переважно сильний кореляційний зв'язок, між частотою «нейтральних» фенів – прямий і зворотний, різної сили кореляційний зв'язок.

7. У локальній популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say на різних пасльонових культурах виявлено три феноформи імаго за рисунком елітер – V , W/V , W , серед яких найвищою була зустрічальність феноформи W . В той же час,

у вибірці з рослинах перцю частка фенотипу *W/V* була у 1,5-2 рази вищою, ніж у вибірках з картоплі та помідорів.

8. Результати проведеного нами дослідження узгоджуються з літературними даними щодо того, що на характер прояву поліморфізму рисунку пронотума і елітер імаго *Leptinotarsa decemlineata* Say потужно впливає харчовий фактор та «пестицидний стрес».

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ПЕРШОДЖЕРЕЛ

1. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984. 380 с.
2. Айала Ф. Х. Естественный отбор, генетический полиморфизм и стабильность среды обитания //Генетика и размножение морских животных. Владивосток, 1981. С. 8–19.
3. Алтухов Ю. П. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М. : Наука. 2004. 619 с.
4. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 531 с.
5. Атраментова Л.А., Утевская О.М. Статистические методы в биологии: учебник для студ. высш. уч. зав. Горловка: «Видавництво Ліхтар», 2008. 248 с.
6. Беньковская Г. В., Удалов М. Б., Хуснутдинова Е.К. Генетическая основа и фенотипические проявления резистентности колорадского жука к фосфорорганическим инсектицидам // Генетика. 2008. Т. 44. № 5. С. 638–644.
7. Бобокало О.С., Торяник В.М. Особливості фенетичної структури популяцій *Leptinotarsa decemlineata* Say на географічно віддалених територіях Сумської області / Актуальні проблеми дослідження довкілля. Збірник наукових праць. (за матеріалами VI Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 150-річчю з дня народження Г.М. Висоцького, 20–23 травня 2015 р., м. Суми). Т. 1. – Суми : СумДПУ імені А.С.Макаренка, 2015. – С. 66–68.
8. Ващишин О. А. Колорадський жук у західному лісостепу України. Львів. 2016. 8 с.

9. Вилкова Н. А., Фасулати С. Р. Изменчивость и адаптационная микроэволюция насекомых-фитофагов в агробиоценозах в связи с иммуногенетическими свойствами кормовых растений // Тр. рос. энтомол. об-ва. 2001. № 12. С. 107–128.
10. Вилкова Н. А., Шапиро Н. Д., Фролов А. И. Направленность микроэволюционных процессов у фитофагов и их связь с научно-техническим прогрессом // Тр. ВИЗР : Вопросы экологической физиологии насекомых и проблемы земельных ресурсов. Л. 1979. С. 18–24.
11. Gudkov I.N., Gaychenko V.A., Pareniuk O.Yu., Grodzinsky D.M. Changes in biocenoses in the Chernobyl NPP accident zone // Ядерна фізика та енергетика. 2011. Vol. 12, No. 4. P. 362–374.
12. Дудник А. В. Сільськогосподарська ентомологія : навчальний посібник / А. В. Дудник. – Миколаїв : МДАУ, 2011. – 389 с
13. Сльцов А. Л. Зміни у напівприродній популяції *Leptinotarsa decemlineata* (say, 1824) в умовах передкарпаття під впливом антропогенного тиску. Вісник Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника. Серія Біологія. - Івано-Франківськ, 2012. – Вип. XVI. – С. 10–23.
14. Животковский Л. А. Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.
15. Климец Е. П. Дискретные вариации рисунка на дорсальной стороне тела колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Сб. науч. тр. «Популяционная фенетика». М. : Наука, 1997. С. 45–58.
16. Король Т.С. Чувствительность феноорм имаго колорадского жука к инсектицидам в Киевской области // современное состояние проблемы резистентности вредителей, возбудителей болезней и сорняков к пестицидам в России и сопредельных странах на рубеже XXI века: Матер. 9-го совещ. СПб, 2000. – С. 85.

17. Кохманюк Ф. С. Внутривидовая дифференцировка у колорадского жука // Материалы XIV международного генетического конгресса. – М.: Наука. – 1978. – С. 648-649.
18. Кохманюк Ф. С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) в пределах ареала // Фенетика популяций. – М.: Наука. – 1982. – С. 233-245.
19. Кохманюк Ф.С., Гецман Н.Н. Рисунок на переднеспинке колорадского жука как модель популяционных исследований // Студент и научно-технический прогресс, 1979. – С. 42-47.
20. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
21. Lerner I. M. Genetic homeostasis. – Edinburgh: Oliver and Boyd, 1954. – 134 p.
22. Нікітін М. І. Екологічна характеристика структури популяції колорадського жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в північному Степу України. – Київ, 2006. – 20 с.
23. Новосельська Т. Г. Здатність популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say долати бар'єри стійкості картоплі різної природи : дис. ... канд.. сільськогосп. наук : 03.00.09. Київ, 2001. – 214 с.
24. Новосельська Т. Г. Аспекти впливу природних факторів на мікроеволюційну мінливість структури популяцій імаго колорадського жука // Захист і карантин рослин. – 2002. – Вип. 48. – С. 98 – 103.
25. Новосельська Т. Г., Трибель С. О. Резистентність колорадського жука // Картопля. – 2002. – № 10. – С. 4-8.
26. Новожилов К. А., Вилкова Н. А., Шапиро Н. Д., Фролов А. И. Проблемы микроэволюции насекомых в связи с научно-техническим прогрессом в сельском хозяйстве // Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве: Сб. науч. тр. Л., 1981. – С. 13–23.

- 27.Петренко О. О. Внутрішньовидовий поліморфізм *Leptinotarsa decemlineata* Say / Теоретичні та прикладні аспекти досліджень з біології, географії та хімії: матеріали III Всеукраїнської заочної наукової конференції студентів та молодих учених, м. Суми, 30 квітня 2020 р. Суми: ФОП Цьома С.П., 2020. – С. 42–45.
- 28.Практикум із сільськогосподарської ентомології: Навчальний посібник / За ред. Б.М. Литвінова. К.: Аграрна освіта, 2009. – 301 с.
29. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. – 356 с.
- 30.Рославцева С.А. Мониторинг резистентности колорадского жука к инсектицидам. М.: Агрохимия, 2005. №2. – С. 61–66.
31. Рубан М. Б. Шкідники польових культур : практикум. К. : Урожай, 1996. – 232 с.
- 32.Сергиевский С. О. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1987. Т. 160. – С. 41–58.
33. Секун М. П. Екологічні аспекти фенології колорадського жука в західному лісостепу України. Львів. 2011. – 6 с.
34. Сидоренко А. П., Березовская О. П., Созинов А. А. Оценка генетического полиморфизма в популяциях колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say) по RAPD-маркерам // Генетика. 2000. Т. 30. № 5. – С. 651–656.
- 35.Смелянец В. П., Педько В. Р. Влияние различных по устойчивости генотипов картофеля на структуру популяций колорадского жука // Захист і карантин рослин. Вип. 43. К.: Аграрна наука, 1996. – С. 67–74.
36. Сільськогосподарська ентомологія: Підручник / За ред. Б.М. Литвінова, М.Д. Євтушенка. К.: Вища освіта, 2005. – 511 с.
- 37.Тимофеев-Рессовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология // Природа. 1973. № 5. – С. 40–51.
38. Торяник В. М. Фенетична структура популяцій *Leptinotarsa decemlineata* в Охтирському районі Сумської області //Проблеми відтворення та охорони біорізноманіття України: Матеріали Всеукраїнської науково-

- практичної конференції (21-22 квітня 2011 р., м. Полтава). Полтава: ПНПУ імені В.Г. Короленка, 2011. С. 45–50.
39. Торяник В. М. Фенетична структура популяцій колорадського жука (*Leptinotarsa Decemlineata* Say) в м. Шостка та його околицях / В. М. Торяник // Природничі науки: зб. Наук. Праць. Суми: СумДПУ ім. А. С. Макаренка, 2013. – С 85–91.
40. Торяник В. М. Порівняльний аналіз фенотипічної структури популяцій *Leptinotarsa Decemlineata* Say у Сумській області // Природничі науки: Збірник наукових праць. Суми: Вид-во Сумського державного педагогічного університету ім. А.С. Макаренка, 2016. – Вип. 13. С. 65–71.
41. Торяник В.М., Петренко О.О. Мінливість рисунку пронотума *Leptinotarsa decemlineata* Say на різних пасльонових культурах / Освітні та наукові виміри природничих наук: збірник матеріали I Всеукраїнської заочної наукової конференції, присвяченої 90-річчю заснування природничо-географічного факультету Сумського державного педагогічного університету імені А. С. Макаренка, м. Суми, 8 грудня 2020 р. / Сумський державний педагогічний університет імені А. С. Макаренка; – Суми: СумДПУ імені А. С. Макаренка, 2020. – С. 93–96.
42. Удалов М., Б. Г.В. Беньковская Популяционная генетика колорадского жука: от генотипа до фенотипа // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2011. – Т. 15. № 1. С. 15–20.
- 43.. Фасулати С. Р. Адаптивная микроэволюция колорадского жука и его внутривидовая структура в современном ареале // Генетическая инженерия и экология. – 2000. - №1. – с. 19-29.
44. Фасулати С. Р., Вилкова Н. А. Адаптивная микроэволюция колорадского жука и его внутривидовая структура в современном ареале. // Генетическая инженерия и экология. М.: Центр «Биоинженерия» РАН, 2000. - Т. 1. - С. 19-25.

45. Фасулати С. Р. Взаимосвязь внешнего и экологического полиморфизма колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say // Труды Всесоюзного энтомологического общества. – 1986. – Т.68. – С.122-125.
46. Фасулати С. Р. Микроэволюция и внутривидовая структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Coleoptera, Chrysomelidae*) // Проблемы энтомологии в России : Сб. науч. тр. 2. Спб. 1998. С. 178–179.
47. Фасулати С. Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в Европейской части СССР // Экология. – 1985. - №6. – С.50-56.
48. Фасулати С. Р., Вилкова Н. А. Индикация процессов микроэволюции и их направленность у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) // Материалы XII съезда РЭО. – М. – 2004. – С.184-186.
49. Фасулати С. Р. Распространение колорадского жука и экологические вопросы защиты картофеля в северных областях России // III Кирилло-Мефодиевские Чтения: Сб.матер. Междунар. науч. конф. - СПб.: Изд. СПбГПУ, 2004. – С. 70-75.
50. Фенетика популяций / Сб. статей под ред. А. В. Яблокова. М.: Наука, 1982. – 296 с.
51. Харченко О. О. Особливості фенетичної структури популяцій колорадського жука з територій радіактивного забруднення // Наукові доповіді Національного університету біоресурсів і природокористування, №7 (36) грудень 2012 р. – http://archiv.nbu.gov.ua/e-journals/nd/2012_7/index.html
52. Hawthorne D. J. AFLP-Based genetic linkage map of the colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say : sex chromosomes and a pyrethroid-resistance candidate gene // Genetics. – 2001. – Vol.158. – P. 695-700.
53. Хендрик Ф. Генетика популяцій. М.: Техносфера, 2003. – 592 с
54. Яблоков А. В. Популяционная биология: Учеб. пособие для студ. вузов. М.: Высш. шк., 1987. – 303 с.

55. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк.. 1985. – 159 с.
56. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. – 408 с.