

УДК 595.768.2

**ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЖИЛКОВАНИЯ  
КРЫЛЬЕВ ВЫСОКОГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ  
РАПСОВОГО ЛИСТОЕДА  
ENTOMOSCELIS ADONIDIS PALL.  
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)**

*В. И. ЧИКАТУНОВ, В. И. КРЮКОВ*

*Таджикский государственный университет, Душанбе*

Проведено изучение особенностей жилкования крыльев высокогорных популяций рапсового листоеда. Анализ выделенных фенотипов показал различия в наборах и частотах этих наследственных и элементарных признаков в различных популяциях. Делается предположение об эволюционных сдвигах в изолированных популяциях.

Повысившийся за последнее время интерес к истории происхождения высокогорных насекомых тесно связан с изучением микроэволюционных процессов внутри видов, имеющих хорошо изолированные популяции на различных хребтах и высотах. Для сравнения популяций и выяснения особенностей внутривидовых дифференциаций выбранного нами объекта использовался фенетический анализ, основанный на вычленении фенотипов — элементарных и обязательно наследственных признаков. Как показали фенетические исследования ряда видов животных, метод этот весьма удобен и перспективен, а целью фенетики как направления изучения эволюции является исследование внутривидовой изменчивости признаков и свойств организмов для решения различных теоретических и прикладных задач биологии (Тимофеев-Ресовский с соавт., 1973; Яблоков, 1976).

### **Материал и методика**

Для проведения фенетического анализа жилкования крыльев нами был выбран рапсовый листоед (*Entomoscelis adonidis* Pall). Выбор данного объекта далеко не случаен, а связан с рядом особенностей распространения, экологии и морфологии вида. Рапсовый листоед — голарктический вид, доходящий на севере до субарктики, а на юге широко распространённый в пустынях и полупустынях Малой и Средней Азии. В горном Таджикистане этот вид образует изолированные группировки, приуроченные к высокогорным районам и обитающие в полупустынях и низкогорьях. Первые питаются на адонисе, вторые являются олигофагами крестоцветных. По данным И. К. Лопатина (1967), рапсовый листоед может сильно вредить крестоцветным в Европейской части СССР, а в луговых степях страны он питается только *Adonis vernalis* (Чернов, 1975).

Материал для данного сообщения собирался летом 1976 г. в горном Таджикистане на различных хребтах: Гиссарский хребет (перевал Анзоб, 3375 м. над ур. моря), Дарвазский хребет (пер. Хабуработ, 3258 м) и субальпийские луга над оз. Искандеркуль (2800 у. м). Всего было изготовлено 647 препаратов крыльев, соответственно 217 с перевала Анзоб, 207 с Дарвазского хребта и 223 препарата крыльев из района оз. Искандеркуль.

Препараты приготавливались по несколько изменённой методике, предложенной Г.И. Роскиным (1951). Отделённые крылья размачивались в 5%-ном растворе КОН, проводились через серию спиртовых растворов увеличивающейся концентрации и ксилол, а затем заливались канадским бальзамом на предметном стекле.

### Изучение индивидуальной активности

Без изучения степени индивидуальной активности особей конкретной популяции в конкретных условиях любое микроэволюционное исследование будет бесцельным. Исследование миграционных способностей вида не только определяет возможности изучения его структуры, но также может дать представление о наличии или отсутствии изолирующих барьеров, о степени давления той или иной формы изоляции. Подобные исследования проводились нами на перевале Анзоб в 1975 г. 150 особей рапсового листоеда были маркированы цветным лаком и выпущены из одной точки. Количественные учёты через определённые промежутки времени позволили выяснить радиус индивидуальной активности особей высокогорной популяции Гиссарского хребта (таблица).

Индивидуальная активность особей рапсового листоеда (Гиссарский хребет)

Время	Расстояние от точки рассеяния		
	в точке	2-3 м	4-6 м
	Количество экземпляров		
В день выпуска	150	0	0
Через день	48	98	0
Через неделю	12	123	6
Через 3 недели	16	104	9

Из таблицы видно, что радиус индивидуальной активности особей исследуемого вида не превышает нескольких метров, причём в данном случае миграция была стимулирована большой перенаселённостью на растениях. Причина столь низкой индивидуальной активности рапсового листоеда объясняется потерей насекомыми в процессе эволюции способности к полёту, что было подтверждено многочисленными визуальными наблюдениями и экспериментами. Это явление характерно для многих высокогорных насекомых и служит примером приспособления к высокой сухости воздуха и сильным ветрам (Злотин, 1975). Перечисленные особенности вида определили интересное распределение особей в пространстве. Питаясь адонисом, рапсовый листоед образует иногда на одном кусте значительные агрегации – до 40 особей. В то же время в 50 м от такого куста можно встретить участки, покрытые адонисом, где на 10 м<sup>2</sup> приходится 1-2 особи.

### Характеристика фенов

В отряде жесткокрылых различают три типа жилкования крыльев: карабонидный (самый примитивный), сохранивший все продольные и некоторые поперечные жилки; стафилиноидный – поперечные жилки отсутствуют; кантариниоидный – без поперечных жилок и со слившимися в одну общую жилку концевыми частями кубитальной и медиальной жилок.

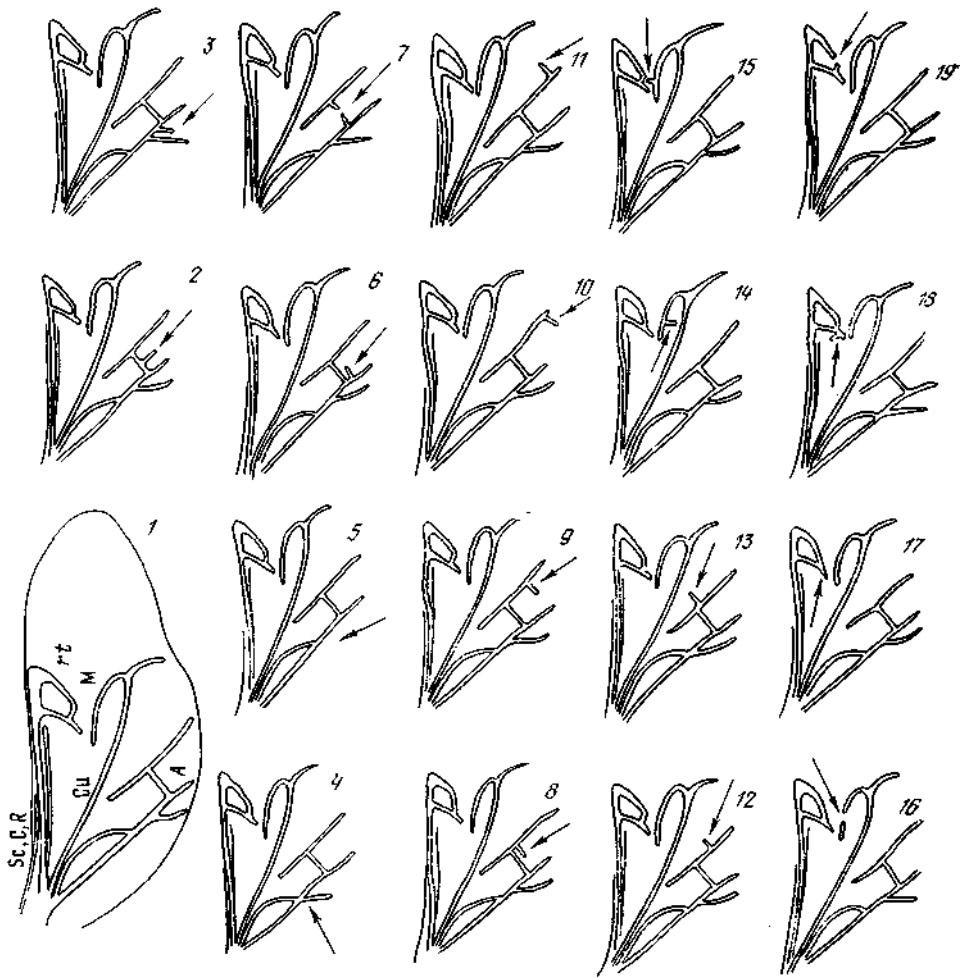


Рис. 1. Стандартная форма жилкования крыла рапсового листоеда и наиболее часто встречающиеся фены. Обозначения жилок: Sc — субкостальная, С — костальная, R — радиальная, Cu — кубитальная, М — медиальная, А — анальная, rt — радиальная ячейка; стрелками обозначены фены

Крылья листоедов по своему строению относятся к кантарииноидному типу (Бей-Биенко, 1966). В них хорошо заметны идущие от базиса кубитальная и анальные жилки и расположенная в центре крыла медиальная. Субкостальная, костальная и радиальная жилки, слившись в одну, идут по переднему краю крыла; у их вершины лежит обычно четырёхугольная замкнутая радиальная ячейка (рис. 1).

За стандарт нами была выбрана наиболее обычная форма жилкования крыльев, отмеченная среди гиссарских препаратов в 124 случаях, среди дарвазских в 106 и среди препаратов крыльев из района оз. Исскандеркуль в 83 случаях. Кроме того, было выделено 42 фена, из которых 18 встречаются в различных сериях с относительно большой частотой, а остальные, редкие являются случайными в отдельных сериях. На рис. 1 представлены стандартное крыло и наиболее часто встречающиеся фены: 1 — стандартное крыло; 2 — продольный отросток от поперечной жилки; 3 — «лишняя» анальная жилка; 4 — перекрещивание анальных жилок; 5 — полное отсутствие анальной жилки; 6 — ещё одна «лишняя» анальная жилка; 7 — разрыв поперечной анальной жилки; 8-13 — появление на ближайшей к куби-

тальной анальной жилке различных отростков; 14 – внутренний отросток медиальной жилки; 15 – внешний отросток медиальной жилки; 16 – разрыв медиальной жилки; 17 – вместо замкнутой четырёхугольной радиальной ячейки замкнутая треугольная; 18 – внешний отросток радиальной ячейки; 19 – разрыв радиальной ячейки. Кроме указанных фенев нами обнаружена группа редких отклонений, встречающихся в единственном числе. Они выражаются в разнообразных ветвлениях анальной, медиальной и кубитальной жилок, а также в изменении формы радиальной ячейки. Максимальное количество «редких» фенев характерно для серии, собранной в окрестностях оз. Искандеркуль. В высокогорных выборках «редкие» фены почти не встречаются.

### Выделение популяций на основе фенетического анализа

Анализ частот отдельных фенев (рис. 2) показал, что в выборках рапсового листоеда из различных точек ареала отдельные фены представлены неодинаково. Например, фен 3 в выборках с Анзобского перевала и оз. Искандеркуль встречается единично и полностью отсутствует на пер. Хабуработ. Фен 4 сильнее представлен в выборках из оз. Искан деркуль

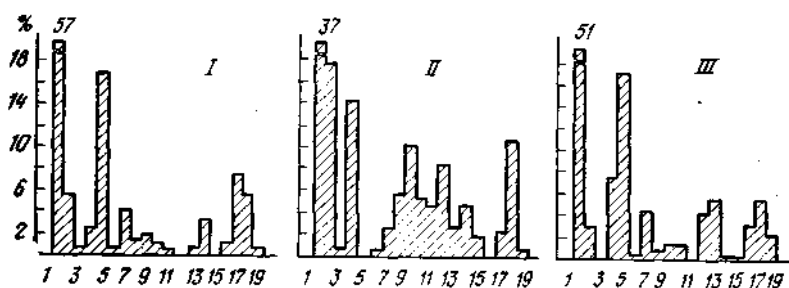


Рис. 2. Частоты фенев жилкования крыльев жуков из различных популяций рапсового листоеда. I – перевал Анзоб, II – оз. Искандеркуль, III – перевал Хабуработ; ось абсцисс – номера фенев, ось ординат – частота фенев, %

и пер. Хабуработ и намного слабее на пер. Анзоб. Наиболее наглядно разница в частотах отдельных фенев проявляется на примере встречаемости фена 5, который хорошо представлен на высокогорных перевалах и полностью отсутствует в окрестностях оз. Искандеркуль. Фен 11 обычен среди особей в районе оз. Искандеркуль, редок на пер. Анзоб и совершенно не встречается на пер. Хабуработ. Фен 12 полностью отсутствует на перевале Анзоб и относительно часто встречается в двух других выборках.

В целом, как видно из рис. 2, за редким исключением частоты всех фенев не совпадают в различных выборках. Кроме того, как было сказано выше, выборка из субальпийских лугов над оз. Искандеркуль в отличие от других выборок характеризуется набором многочисленных «редких» фенев, т. е. отличается большой фенетической изменчивостью жилкования крыльев по редким признакам. Учитывая различие частот и наборов фенев, можно предположить существование трёх изолированных высокогорных популяций рапсового листоеда в изученных нами районах. Это подтверждается также малыми миграционными возможностями вида. Кроме того, три популяции хорошо изолированы географически и, по нашим данным, не имеют контактов ни с долинными популяциями, ни друг с другом. Хабурабатская популяция,

например, отделена от двух гиссарских (с пер. Анзоб и оз. Искандеркуль) грядами промежуточных хребтов. Как было сказано, в среднегорной части, в частности в лесном поясе, вид не представлен и в то же время не заходит выше 3700 м над у. м., т. е. не подходит к стыкам водоразделов хребтов, которые для некоторых видов являются путём расселения. Следовательно, высокогорные популяции приурочены к местам произрастания их кормового растения – адониса и характеризуются на территории Гиссаро-Дарваза относительно небольшими дизъюнктивными ареалами. Популяция окрестностей оз. Искандеркуль приурочена к субальпийскому поясу северного склона Гиссарского хребта и изолирована от анзобской популяции снежниками и самим водоразделом, на котором адонис не произрастает.

### Заключение

Проведённый фенетический анализ жилкования крыльев высокогорных популяций рапсового листоеда показал чёткое отличие в наборах и частотах фенов. Фенетическая картина отдельной популяции может дать косвенное представление о генотипических особенностях популяции, так как фены маркируются генами, что было доказано на примере дрозофил (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966). В то же время фенетическое сравнение нескольких близких, но изолированных популяций может дать представление о степени давления изоляции, начале автономных генетических процессов в изолированных популяциях и микроэволюционной судьбе отдельных популяций. Широко распространённый рапсовый листоед, выбранный нами для исследований, оказался очень удобной моделью для фенетических исследований: слабая индивидуальная активность, монофагия, массовость. Удобным оказалось то, что при отсутствии полёта сохранились крылья, фены которых хорошо маркируются генами. Кроме того, известно, что нефункциональные органы более изменчивы (Шмальгаузен, 1969). Нами это положение доказано на фенетическом уровне.

Результаты наших исследований позволяют сделать вывод, что широко распространённые виды в высокогорных условиях могут дробиться на мелкие популяции, в которых идут микроэволюционные процессы. Можно предположить также, что многочисленные пришельцы из нижних зон в высокогорья, которые отличаются набором экстремальных факторов среды, или элиминируют или образуют там изолированные популяции, со временем встающие на путь внутривидовой дифференциации и видообразования.

### ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г. Я. 1966. Общая энтомология. М., «Высшая школа».
- Злотин Р. И. 1975. Жизнь в высокогорьях. М., «Мысль».
- Лопатин И. К. 1967. Зоол. ж., 46, 6, 951—954.
- Роскин Г. И. 1951. Микроскопическая техника. М., «Советская наука».
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. 1966. В сб.: Актуальные вопросы современной генетики. М., Изд-во Моск. ун-та, 114—130.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. 1973. Очерк учения о популяции. М., «Наука».
- Шмальгаузен И. И. 1969. Проблемы дарвинизма. М., «Высшая школа».
- Чернов Ю. И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М., «Мысль».
- Яблоков А. В. 1976. Ж. общ. биол., 37, № 5, 29—31.

Статья поступила в редакцию 6.V.1977

**PHENETICAL ANALYSIS OF WING VENATION IN THE HIGH  
MOUNTAIN POPULATION OF ENTOMOSCELIS ADONIDIS PALL.  
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)**

W. I. CHIKATUNOV, V. I. KRYUKOV

*Tajik State University, Dushanbe*

**Summary**

On the basis of studying the wing venation in 647 specimens of three isolated high, mountain populations of the Darvaz and Hissar mountain ranges and individual activity of specimens *E. adonidis* showing but a very weak migration abilities, the localization of this species in the places of occurrence of the food plant (*Adonis*) was established. The standard form of venation and 42 deviating forms were isolated. The isolated high mountain populations were shown to differ from each other by the set of phenes and their frequency. It is suggested that the widespread species may split under the Alpine conditions into small populations in which autonomous genetical processes take place which may eventually lead to the intraspecific differentiation.

Ссылка на публикацию:

Чикатунов В.И., Крюков В.И. Фенетический анализ жилкования крыльев высокогорных популяций рапсового листоеда *Entomoscelis adonidis* Pall. (*Coleoptera, Chrysomelidae*) / В.И. Чикатунов, В.И. Крюков // Журнал общей биологии. –1979. –Т. XL, –№ 2. –С. 301-306.