

1993, том I, вып. I

УДК 578.69:595.768.12

(с) 1993г. А. В. ПРИСНИИ

МЕХАНИЗМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ РИСУНКА ПЕРЕДНЕСЛИВКИ У КОЛОРАДСКОГО
ЖУКА (К ВОПРОСУ О МЕТОДИКЕ ФЕНЕТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ)

Изменения в окраске тела животных широко применяются в качестве маркеров микроволуционных изменений. Особенно интересными объектами в этом плане являются виды, которые в течение относительно короткого промежутка времени значительно расширили свой ареал, приспособившись к новым условиям обитания. К числу таких наиболее удобных микроволуционных моделей относят колорадского жука. Его контрастный очень изменчивый рисунок был самым тщательным образом изучен в начале века на американском континенте (Tower, 1906, 1918). С широким распространением этого листоеда в Европе предпринимались неоднократные попытки исследования изменчивости рисунка на переднесливке и надкрыльях с целью обнаружения возможных отличий в нем у американской и европейской популяций (Pio, 1945; Grison, 1946; Maschatonke, 1953). Проводились подобные исследования и в Восточной Европе: в Беларуси, на Украине, в России (Кохманик, Климец, 1976; Кохманик, Климец и др., 1978; Кохманик, Гецман, 1979; Соколов, 1979; Еремина, 1982*; Кохманик, 1983; Фасулати, 1984, 1985, 1986; Еремина, Денисова, 1987). Были получены дан-

*Приводится по ссылке: Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. М.: Высшая школа, 1985, с. 92.

ные по частоте встречаемости отдельных элементов и их сочетаний в окраске головы, переднеспинки и надкрылий, описаны некоторые новые вариации рисунка и окраски, а также проведено сравнение отдельных популяций на территории Европы. В то же время, именно сравнение популяций Старого и Нового Света так и не осуществлено.

На несоответствие схем описаний рисунка переднеспинки и надкрылий, использованных В. Тауэром и европейскими исследователями, как на одну из причин, препятствующих такому сравнению, указывал И. Махачке (1953). Он же предложил собственную схему элементов рисунка в общем плане близкую к, видимо не известной ему, "повдней" схеме В. Тауэра (1918). Как явствует из дальнейшего изложения, сходство всех предложенных схем определяется наличием морфологической основы меланинового рисунка на теле колорадского жука в виде оснований млечных пучков и кутикулярных складок (Присный, 1980). Различия же проявляются из-за субъективности интерпретации внешних проявлений вполне определенных физиологических закономерностей. Схемы расположения элементов меланинового окрашивания переднеспинки из работ В. Тауэра (1906, 1918), И. Махачке (1953), А. Соколова (1979), А. Е. Присного (1980), Ф. С. Кохманиса (1981), И. В. Ереминой (1982) приведены на рисунках 1-7.

В целом, к настоящему времени окраска переднеспинки колорадского жука изучена весьма тщательно. Тем не менее, разные методические подходы к описанию рисунка на ней или к выделению фенов* не позволяют провести сравнение отдельных популяций

*фенами называются любые дискретные альтернативные вариации признаков и свойств живых организмов, которые на всем имеющемся материале (обязательно многочисленном) далее неподрав-

или, хотя бы, сопоставить в полном объеме данные, полученные разными исследователями. Все это говорит о необходимости выработки единого методического подхода к исследованию признаков-маркеров микроволниционных изменений еще до начала описательных работ. Разумеется, выбор таких признаков должен быть веско аргументирован. В этой связи возникнет вопрос: только ли разногласия в методиках и схемах рисунка послужили источником разногласий в выводах? Попробуем последовательно выяснить: в чем конкретно заключается несоответствие схем рисунка; что лежит в основе изменчивости рисунка на пронотуме; действительно ли имеют место ранее выявленные, различающиеся по фенетической структуре, популяции колорадского жука; применимо ли понятие "фен" для обозначения вариантов изменчивости рисунка на переднеспинке колорадского жука.

Б. Тауэр детально описал изменчивость рисунка пронотума на материале из 24 штатов, используя схему, приведенную на рисунке 1, в которой еще не выделял серию пятен на переднем крае (К1-К3) и пятно Н, сливающееся с пятном Е. Кроме того, первоначально он не выделял отдельные пятна в составе комплексного Е-пятна. На эту схему ориентировался в своих исследованиях И. Махачке (1953). Но выделение пятен n, i, k (рис. 3) не дало ему возможности сопоставить частоты основных вариантов рисунка в североамериканской и европейской популяциях. Изучение характера окрашивания пронотума в онтогенезе позволило Тауэру в более поздних исследованиях весьма полно и точно показать характер-

делимы без потери качества. Фены всегда отражают определенные черты генетической конституции данной особи, а своей частотой-генетическую структуру популяции... /А. В. Яблоков. Фенетика. -М.: Наука. 1980, с. 51.

ный набор элементарных пятен (рис. 2): в частности, не только разделить Е-пятно и выделить из его состава Н-пятно, но также показать комплексность А-пятна.

Сравнивая данную схему с оригинальной, построенной на результатах анализа европейских жуков, Ф. С. Кохманик (1981, 1983) указывает на обнаруженные в них отличия. Так, он по-иному представляет расположение К-пятен, не обнаруживает Н и G - пятен, но в то же время выделяет новообразование - бурую полосу L между М и Р-пятнами (рис. 6).

Схема А. Соколова (рис. 4) фактически дублирует исходную схему Тауэра. Но при анализе изменчивости центральной группы пятен он необоснованно выделяет дополнительную зону слияния пятен а, расположенную между пятнами ж и з (рис. 4а).

Анализ вариаций рисунка, проведенный И. В. Ереминой, по схеме, представленной на рисунке 7, на сколько оригинален на столько же и некорректен методически: здесь в основу положено сходство "спектров изменчивости" ложного, элементарных и сложных пятен, определяемых различными механизмами.

Ориентация на рисунок переднеспинки, обусловленный морфологической базой (Присный, 1980), позволяет считать, что только вторая схема из предложенных В. Тауэром, в целом правильно отражает набор и расположение элементарных пигментных пятен, но и в ней двойное G-пятно не попадает под общее правило "соответствия топографии оснований мышечных пучков", а потому должно быть исключено из схемы.

Сказанное подтверждает, что многочисленные известные описания вариаций рисунка на переднеспинке колорадского жука действительно основываются на разных схемах и могут быть сопоставлены лишь по отдельным элементам и то после дополнительных преобразований. Бросаются в глаза и различия в методиках опи-

сания конкретных рисунков. Так, в одних случаях регистрируется частота признака независимо от его характера (симметричность, обособленность, направление слияния и др.), а в других - с его учетом. При изучении вариантов комбинирования простых пятен в сложные не прослеживаются механизмы этих явлений. Например, такой признак как V-образное пятно на диске переднеспинки в любом случае требует конкретизации: образуется ли оно слиянием $\frac{2}{2}$ пятен через $\frac{1}{1}$, через $\frac{1}{1}$ или же через $\frac{1}{1}$; включаются ли сюда пятна 3 (по рис. 5); сколько всего элементарных пятен входит в его состав; какие явления лежат в основе слияния простых пятен в сложные и др.

Ранее, на основе сравнения частот встречаемости отдельных фенотипов или их групп у жуков из разных географических точек, на европейской территории бывшего СССР выделено несколько популяций: четыре - А. Соколовым (1979) и не менее пяти - Э. С. Кохма-ноком (1981, 1983). Тщательный анализ частот встречаемости элементарных пятен, их обособления и слияния у жуков, собранных в 1979 году в окрестностях г. Белгорода - "центральная" популяция и г. Ростова - "украинская" популяция, не выявил, однако, сколько-нибудь заметных различий между этими выборками (табл. 1-3). Более того, оценка распределения частот признаков в выборках (см. табл. 3) по критерию Колмогорова-Смирнова (Бронштейн, Семендяев, 1986) показала их идентичность на 0,1% уровне значимости ($\lambda = 0,34 < \lambda_0 = 1,95$). Статистически достоверная разница выявлена только в частоте появления пятен 1 и 1 (см. табл. 1). Но здесь анализировались лишь видимые контуры рисунка, без учета механизмов его формирования. Поэтому не исключено, что результаты изучения топографии оснований маляк, если бы оно было проведено на всем материале, устранили бы и это различие.

Материал для анализа собран в обоих пунктах одновременно: в первой декаде июля. Объем выборки: Белгород - 237, Ростов - 250 особей. Основную часть в выборках составили жуки первого летнего поколения, соответственно 190 и 200 особей, а остальная часть была представлена зимовавшими жуками.

Таблица 1

Частота появления элементарных пятен на переднеспинке колорадского жука (обозначения пятен - по рисунку 5).

Пятно	Белгород		Ростов	
	Частота появления (%)	Ошибка выборочной доли	Частота появления (%)	Ошибка выборочной доли
1*	40,0	3,18	26,4	2,85
1*	60,8	3,17	60,4	3,16
2	100	0	99,6	0,40
2	100	0	99,8	0,28
3	99,4	0,50	100	0
4	98,8	0,71	98,0	0,88
5	99,8	0,29	100	0
6	99,4	0,50	99,4	0,49
6	99,2	0,58	98,8	0,69
7	н е у ч и т ы в а л а с ь			
8	99,7	0,25	99,6	0,40
9	99,6	0,41	100	0

* Частота этих пятен рассчитывалась по числу особей в выборке, в то время как частота остальных пятен - по удвоенному числу особей с отдельным учетом по левой и правой сторонам переднеспинки, как на разных особях.

Таблица 2

Частота появления элементарных пятен в изолированном состоянии на переднеспинке колорадского жука.

Пятна	Белгород				Ростов			
	Симметрично		Не симметр.		Симметрично		Не симметр.	
	часто- та (%)	ошиб- ка	часто- та (%)	ошиб- ка	часто- та (%)	ошиб- ка	часто- та (%)	ошиб- ка
<u>1</u>	5,9	1,53			1,2	0,69		
<u>1</u>	52,2	3,24			47,2	3,16		
<u>2</u>	0,0	0	0,8	0,58	0,0	0	0,4	0,40
<u>2</u>	0,0	0	1,2	0,74	0,4	0,40	0,4	0,40
<u>3</u>	53,8	3,24	22,7	2,72	67,6	2,96	14,0	2,19
<u>4</u>	88,9	2,04	8,1	1,77	85,2	2,25	9,2	1,82
<u>5</u>	0,0	0	0,8	0,58	0,8	0,56	2,4	0,97
<u>5</u>	5,5	1,48	5,5	1,48	4,8	1,35	14,2	2,21
<u>6</u>	0,0	0	1,7	0,94	0,4	0,40	1,6	0,79
<u>7</u>	не учитывалась							
<u>8</u>	98,7	0,74	0,8	0,58	99,2	0,56	0,8	0,56
<u>9</u>	99,2	0,52	0,8	0,58	100	0	0,0	0

Таблица 3

Частота отдельных вариантов слияния элементарных пятен в рисунке переднеспинки у колорадского жука (левые и правые элементы при нарушении симметрии не выделяются).

Состав сложного пятна	Белгород		Ростов	
	Частота появления (%)	Ошибка выборочной доли	Частота появления (%)	Ошибка выборочной доли
I	2	3	4	5
212 [*] 2 2	12,3	2,13	11,2	1,99
12 2	2,9	1,09	2,4	0,97
2 2 212	1,3	0,73	0,4	0,40
2 12	1,3	0,73	0,4	0,40
212 212	1,6	0,81	1,2	0,69
12 12	0,0	0	0,0	0
32123 2 2	5,0	1,42	5,2	1,40
12 23	2,5	1,01	1,2	0,69
32123 212	3,3	1,16	0,0	0
1234 2	0,0	0	0,4	0,40
234 12	0,0	0	0,4	0,40
1234 12	0,0	0	0,4	0,40
1234 12	0,0	0	0,4	0,40
12 4 12	0,0	0	0,4	0,40
2123 212	4,2	1,30	3,6	1,18
2123 212	0,8	0,58	0,4	0,40
21234 212	0,0	0	0,4	0,40
21234 212	0,0	0	0,8	0,56
321234 212	0,9	0,61	0,4	0,40
23456 2	0,0	0	0,4	0,40
123456 12	+		0,0	0
986343212345689 6 212 6	+		0,0	0
2 2 2 2	36,0	3,12	43,2	3,13

I	2	3	4	5	
	2	19,4	2,57	11,2	1,99
	2 ₃	0,4	0,41	0,4	0,40
3 ₂ 2 ₂	2 ₃	11,9	2,10	9,2	1,83
	2 ₃	17,4	2,46	10,0	1,90
4 2 ₂ 2 ₂ 4		+		0,0	0
	2 ₃ 4	0,0	0	0,0	0
43 2 ₂ 2 ₃ 4		0,0	0	0,4	0,40
	2 ₃ 3 ₄	0,4	0,41	0,8	0,56
	2 ₃ 3 ₄ 5 ₆	0,0	0	0,4	0,40
43 34		+		0,4	0,40
	34	+		0,4	0,40
6 ₅ 43 34 5 ₆		0,0	0	0,4	0,40
	34 5 ₆	0,0	0	0,4	0,40
6 ₅ 4 45 ₆		2,5	1,01	2,8	1,04
	45 ₆	4,2	1,30	4,0	1,24
6 ₅ 5 ₆		+		0,4	0,40
	5 ₆	2,1	0,93	0,8	0,56
6 ₅ 5 ₆		5,5	1,48	4,0	1,24
	5 ₆	5,5	1,48	12,8	2,11
6 ₅ 5 ₆		78,8	2,65	73,6	2,79
	5 ₆	12,3	2,13	16,0	2,32
6 ₅ 5 ₆ 8		0,4	0,41	0,0	0
	5 ₆ 8	0,4	0,41	0,0	0

*Здесь и далее в таблице цифровая запись сложного пятна соответствует набору входящих в него элементарных пятен по обозначениям на рис.5: $\frac{12345689}{12345689}$ включает: 1, 2, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9. Пятно 7 ввиду трудности его идентификации в составе сложных пятен не учитывалось.

+Отмечено за пределами данной выборки.

Не обнаружено существенных различий между этими двумя "популяциями" и в степени пигментации переднеспинки (табл. 4). В то же время, именно по этому признаку можно сравнить указанные выборки с выборками проанализированными В. Тауэром (1906). Приводимые им данные по средним значениям меланизации переднеспинки у жуков в выборках из 24 штатов, в которых к тому времени распространился колорадский жук, при экстраполяции на карту Северной Америки обнаруживают проявление "прибрежного меланизма". Выборки же из Белгорода и Ростова по этому признаку наиболее близки к выборке из штата Аризона (см. табл. 4).

Что касается общих тенденций в изменчивости рисунка у жуков в американских популяциях, то обращает на себя внимание высокая частота слияния пятен центральной группы (72%) и боковой группы (16%). Соответствующие значения у жуков в выборках из окрестностей Белгорода и Ростова примерно в два раза меньше. Такое отличие непосредственно определяется показателями степени меланизации переднеспинки: максимальные частоты у американских жуков лежат в области 9-10 классов, а в наших выборках - в области 5-го класса (см. табл. 4).

Объяснение характера и механизма изменчивости рисунка переднеспинки было получено лишь в ходе специального изучения изменчивости мышц переднегруди. Установлено, что количество элементарных пятен, их топография и форма в пределах пятого класса меланизации в подавляющем большинстве случаев соответствует числу, расположению и, обычно, конфигурации оснований мышечных пучков, прикрепляющихся на внутренней поверхности переднеспинки (рис. 8-10, 14). Собственно же площадь прикрепительных поверхностей ближе к площади пятен в четвертом классе меланизации.

Таблица 4

Вариации в степени меланизации переднеспинки у колорадского жука.

Класс меланизации	Пигментированная доля переднеспинки (%)	Частота классов меланизации (%)					
		европейские популяции		американские популяции			
		Белгород	Ростов	Аризона	крайние распределения		среднее для 24 штатов
Нью-Мексико	Джорджия						
I	0 - 5,0	+					0,15
2	5,1-10,0			I	4		0,15
3	10,1-15,0	2,1	3,7	5	9		0,45
4	15,1-20,0	26,8	29,5	18	49		0,60
5	20,1-25,0	44,2	46,0	45	16		1,50
6	25,1-30,0	20,9	17,4	20	12		2,25
7	30,1-35,0	6,0	3,4	9	6	3	4,21
8	35,1-40,0			I	I	4	7,96
9	40,1-45,0			I	I	14	28,67
10	45,1-50,0				I	27	24,95
11	50,1-55,0				I	34	16,89
12	55,1-60,0					14	7,61
13	60,1-65,0					3	3,76
14	65,1-70,0	+				I	0,75
15	70,1-75,0						0,15

* отмечен за пределами данной выборки.

Дистрофия мышечных пучков как правило сопровождается ослаблением пигментации покровов и уменьшением площади элементарных пятен и может вести к исчезновению отдельных пятен (рис. 10а) или расчленению сложных пятен на элементарные. К исчезновению пятна, кроме того, может вести также полная атрофия мышцы (рис. 13а) и локальное нарушение синтеза меланина (рис. 17). Ложное исчезновение пятен отмечено при сращении оснований одних мышц к основаниям других и полном слиянии пучков мышцы, что сопровождается образованием новых сложных пятен (рис. 10б) или изменением конфигурации характерных сложных пятен (рис. 14а).

Расщепление мышцы на несколько пучков служит механизмом образования дополнительных элементарных пятен, обособленных от основных частично или полностью (рис. 10в, 15а). Иногда между основными появляются небольшие четко очерченные пятна, не связанные с основаниями мышечных пучков (рис. 11б). Черные или бурые дополнительные пятна различной площади могут возникать при нарушениях процессов склеротизации кутикулы, а в эксперименте индуцируются механическим воздействием на куколку или неатвердевшего взрослого жука.

Слияние элементарных пятен в сложные обеспечивается тремя основными механизмами, поодиночке или в комплексе: увеличением площади пятен при общем усилении меланизации покровов, сближением оснований мышечных пучков и, реже, гипертрофией мышц. Причем, первые два - играют здесь определяющую роль. Так, в случае с пятнами 2 и 3, их слияние у особей, из числа 50-и подвергнутых анализу, наблюдалось в случаях $A \times B / B > 28$ (где: А - расстояние между передними углами переднеспинки; В - расстояние между центрами мышечных пучков; В - класс меланиза-

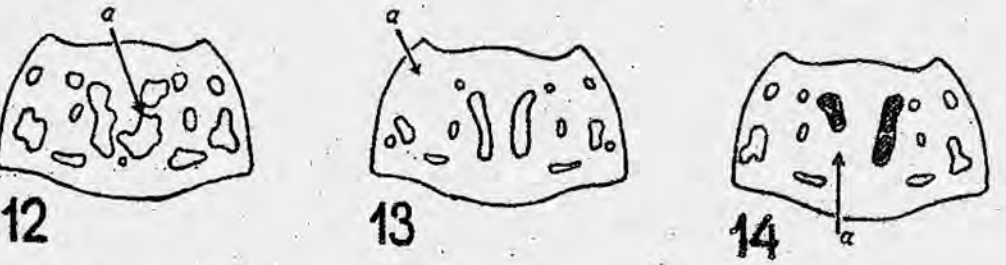
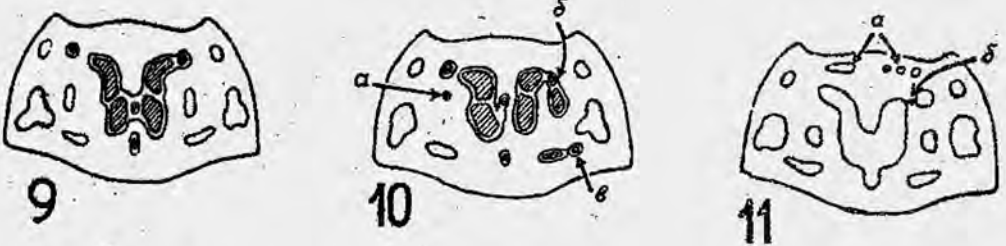
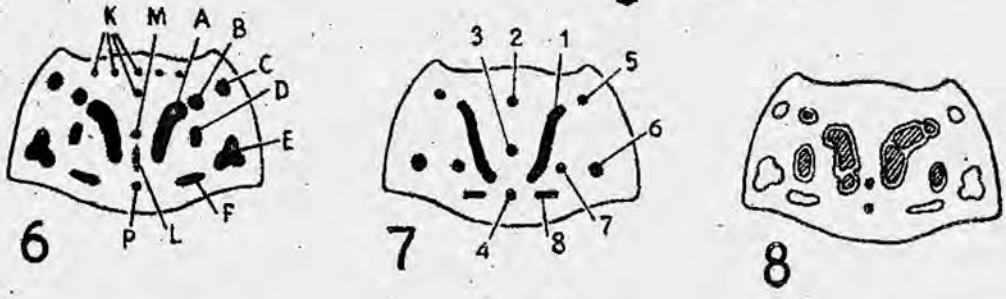
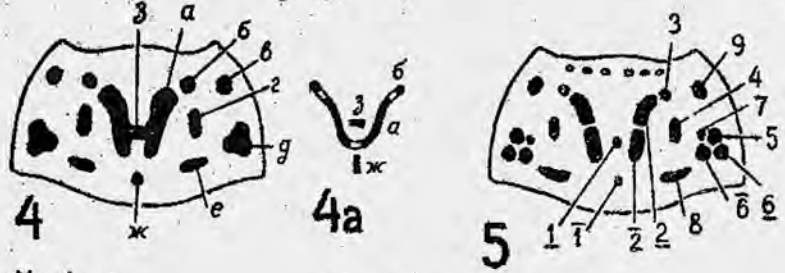
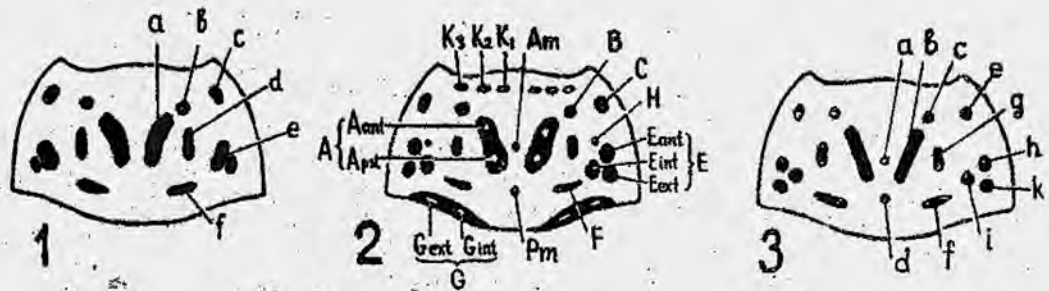
ции) и пятна не сливались при противоположном соотношении. В ряду конкретных численных значений произведения от 14,49 до 45,84 пограничный перерыв - 28,00-28,72 был не самым большим и при увеличении выборки границу пришлось бы определять условно. Крайние примеры выражения подобных вариаций представлены на рисунках 17 и 18.

В обобщенном виде указанные непосредственные механизмы непрерывной "нормальной" и "аномальной" изменчивости рисунка переднеспинки (рис. 19, 20) несколько упрощены: это наиболее очевидные причины вариаций контуров меланиновых пятен. В данном случае мы имеем дело именно с непрерывной изменчивостью - модификациями количественных признаков, ряды вариаций которых не имеют перерывов, хотя на малочисленном материале эти перерывы могут появляться. С. Р. Басулати (1984, 1985, 1986) связывает полиморфизм рисунка переднеспинки с некоторыми эколого-физиологическими характеристиками жука. Важно отметить, что основные типы выделяемых им рисунков, после соответствующих преобразований, могут рассматриваться в плане степени меланизации. В таком случае, проводимая граница географических форм по летней изотерме +20 градусов (на Украине и в европейской части России) еще раз подтверждает связь меланизации кутикулы с температурными адаптациями вида.

Подводя итог изложенному, подчеркнем два главных вывода:

- внешне сходные признаки могут формироваться разными путями и поверхностный анализ окраски переднеспинки колорадского жука способствовал появлению ошибочных суждений по вопросу микроэволюции данного вида;

- невозможность выделения в рисунке переднеспинки дискретных альтернативных элементов (фенов) вообще не позволяет использовать его для фенетического анализа популяций.



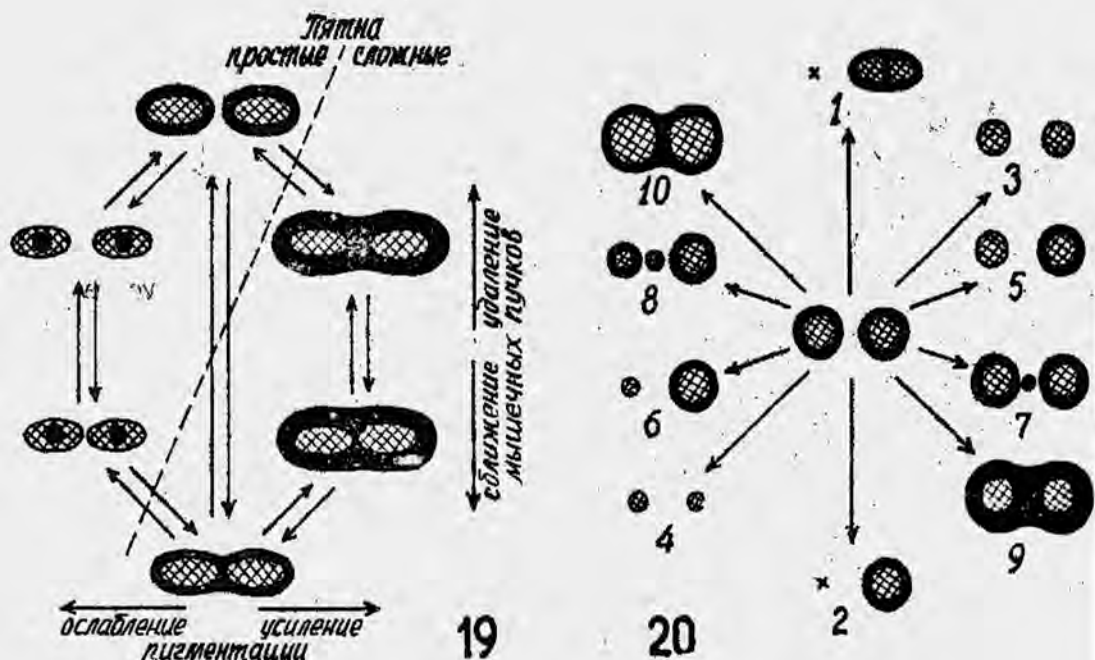


Рис. 1-7. Схемы расположения элементов рисунка передне-спинки у колорадского жука: 1 - по W. L. Tower (1906); 2 - по W. L. Tower (1918); 3 - по J. W. Machatschke (1953); 4 - по А. Соколову (1979); 5 - по А. В. Присному (1980); 6 - по Ф. С. Кохманюк (1981); 7 - по И. В. Ереминой (1982).

Рис. 8-10. Схемы расположений оснований мышечных пучков (затриховано) в пределах контуров пятен центральной и боковой групп.

Рис. 11-18. Вариации рисунка передне-спинки у колорадского жука: появление серии элементарных пятен над основаниями шейных мышц (рис. 11а) и дополнительного пятна не связанного с мышцей (рис. 11б); обособление пятен при расхождении мышечных пучков (рис. 12а); исчезновение пятна при атрофии мышцы (рис. 13а); ложное исчезновение пятна при его смещении вперёд (рис. 14а); появление дополнительного пятна при расщеплении мышцы (рис. 15а); выход элементарного пятна из состава сложного пятна

Приведенные в статье закономерности и связи, в полной мере относятся к рисунку головы, средне- и заднегруди, брюшка и ног. Более того, морфофункциональная сопряженность меланинового рисунка с мышцами характерна не только для ряда других жуков (Присный, 1980), но также для прямокрылых надсемейства саранчовые (Acridoidea) (Присный, 1988), многих полужесткокрылых (в том числе представителей родов *Pyrrhocoris* Fal., *Eurydema* Lap., *Corizus* Fall., *Lygaeus* F., *Peritrechus* Fieb.), перепончатокрылых надсемейства Vespoidea. Следует полагать, что это одна из универсальных закономерностей для насекомых с развитым меланиновым рисунком тела. Иначе обстоит дело с рисунком крыльев, в том числе надкрылий. Во-первых, участие рисунка крыльев в обеспечении течения физиологических процессов более опос-

(рис. 16а); 1-й класс пигментации переднеспинки (гипомеланизация) (рис. 17); 14-й класс пигментации переднеспинки (гипермеланизация) (рис. 18).

Рис. 19. Механизмы "нормальных" вариаций рисунка переднеспинки у колорадского жука (заштрихованы основания мышц, закрашены пятна).

Рис. 20. Механизмы "аномальной" изменчивости рисунка переднеспинки у колорадского жука: исчезновение пятен при смещении мышцы (1), при атрофии мышцы (2), при общей депигментации (3), при общей дистрофии (4), при локальном нарушении синтеза пигмента (5), при дистрофии отдельной мышцы (6); появление дополнительных пятен при отпочковывании от основных (7) и при расщеплении мышцы (8); нехарактерное слияние пятен при гипермеланизации (9) и гипертрофии мышц (10).

редовано. Во-вторых, здесь часто проявляется связь рисунка с жилкованием. В-третьих, окрашивание крыльев имеет свои особенности и происходит лишь после сбрасывания экзuvia при линьке на имаго и быстрее, чем на остальных частях тела. Все это важно учесть при разработке методик генетических исследований.

Список литературы

Бронштейн И. Н., Семендяев К. А. Справочник по математике для инженеров и учащихся втузов. - М.: Наука, 1986. - 544 с.

Еремина И. В., Денисова И. А. Изменчивость некоторых признаков колорадского жука в Саратовской области // Фауна и экология животных Поволжья/ Пенз. гос. пед. ин-т. - Пенза, 1987. - С. 69-70.

Кохманюк Ф. С. Колорадский жук как модель микроэволюции. Природа, 1981. №2. С. 86-87.

Кохманюк Ф. С. Внутрипопуляционная изменчивость рисунка на переднеспинке колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Физиология и популяционная экология: популяционная изменчивость. - Саратов, 1983. - С. 54-60.

Кохманюк Ф. С. Становление структуры вида в новом ареале на примере колорадского жука. - Экология. 1983. №1. С. 67-61.

Кохманюк А. Ф., Гейман Н. Н. Рисунок на переднеспинке колорадского жука как модель популяционных исследований // Материалы 17 Всесоюз. научн. студенческой конф.: "Студент и научно-технический прогресс". - Новосибирск, 1979. - С. 42-47.

Кохманюк Ф. С., Климец Е. П. О генетической структуре популяций колорадского жука // Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии: Тез. 4 воод. конф. Белорусс. ССР, Минск, окт. 1978. - Минск, 1978. - С. 175-176.

Кохманюк Ф. С., Климец Е. П., Бибицкая Л. А., Пискунов В. В. Об

изменчивости рисунка на переднеспинке у колорадского жука//
Физиология и популяционная экология животных. -Саратов, 1978.
-№5/7. -С.141-148.

Присный А. В. Морфологическая основа рисунка переднеспинки
у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*)//Зоол. журн.
1980. Т. 69, вып. 10. С. 1576-1577.

Присный А. В. Функциональная дифференциация элементов окраски
у саранчовых//Ландшафтная экология насекомых. -Новосибирск:
Наука, 1988. -С. 34-47.

Соколов А. Именчивость морфологических признаков колорадско-
го жука//Вопросы экологии и охраны животного мира Нечернов.
зоны РСФСР. -Иваново, 1979. -С. 110-117.

Фасулати С. Р. Структура популяций колорадского жука и взаи-
мосвязь его внешнего и экологического полиморфизма//IX съезд
БЭО: Тез. докл. -Киев: Наук. думка, 1984. -Ч. 2. -С. 207.

Фасулати С. Р. Полиморфизм и популяционная структура колорад-
ского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в европейской части
СССР//Экология. 1985. №6. С. 50-56.

Фасулати С. Р. Взаимосвязь внешнего и экологического полимор-
физма колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Cole-
optera: Chrysomelidae)//Тр. Всес. энтомот. о-ва. 1986. Т. 68.
С. 122-125.

Яблоков А. В. Фенетика. -М.: Наука. 1980. -132 с.

Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. -М.:
Высш. шк., 1985. -159 с.

Grison P. Les variations de pigmentation des elytres chez
le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say)//Ann. Epiphyt.
-1946. Vol. 12. -Ser. Ent., N13. -P. 377-382.

Machatschke J. W. Zur Variabilität von *Leptinotarsa decemli-
neata* Say (vorläufige Mitteilung)//Beitr. z. Ent., 1953. N3.

S. 304-311.

Pio M. Le Doryphore variable//Echange. 1945. Vol. 61. P. 9-10.

Tower W.L. An investigation of evolution of chrysomelid beetles of the Leptinotarsa//Carn. Inst. Publ., 1906. N48. P. 1-406.

Tower W.L. The mechanism of evolution in Leptinotarsa -Carn. Inst. Publ., 1918. N263. -P. 1-384.

Белгородский государственный

педагогический институт

им. М. С. ОЛЬМИНСКОГО

A. V. PRISNIY

THE VARIABILITY MECHANISM OF THE PRONOTUM DESIGN OF THE
COLORADO POTATO BEETLE (TO THE QUESTION ABOUT METHODS
OF PHENOTYPIC INVESTIGATION)

Bjelgorod State Teachers Training Institute, Russia

S u m m a r y

The article is devoted to investigation of variability mechanism of melanin design of Colorado potato beetle pronotum in tie with attempts of using this species as model of micro evolution.

The apportionment of separate alternative elements - phen- on the pronotum design of the Colorado potato beetle is impos- sible therefore to make phenotypic analysis it's population upon this sign is impossible too.