ГЛАВА 2

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

Всесторонний анализ географических различий непарного шелкопряда впервые был дан R. Goldschmidt (1934). Автор показал, что между разными географическими популяциями непарного шелкопряда имеется много морфологических, онтогенетических различий. Особенно значительными различия были между популяциями в Японии и Восточной Азии (Goldschmidt, 1934). Им также была установлена генетическая основа вариации, а, также, то, что эти различия не были следствием влияния среды обитания. Р. Гольдшмидтом была использована методика межпопуляционного скрещивания и анализ интерсексов.

В результате этого была разработана классификация рас непарного шелкопряда. Автор разделил все расы этого фитофага на «сильные», «слабые» и нейтральные». Однако определенным недостатком такого подхода была явная возможность того, что большинство из этих морфологических и онтогенетических различий реально отражали лишь адаптацию популяций к локальным условиям местообитаний (Harrison et all., 1983). Это представляет значительное затруднение для формирования адекватных представлений о современной эволюционной истории непарного шелкопряда.

Кроме того, другие исследователи также провели повторные эксперименты с интерсексами различных географических популяций непарного шелкопряда (Clarke, Ford, 1980). И эти исследования дали результаты, совершенно не совпадающие с результатами Р. Гольдшмидта. Это однозначно свидетельствует о том, что изучение межпопуляционных взаимоотношений должно быть основано на других параметрах, особенно таких, которые могут дать информацию о генетическом сходстве популяций непарного шелкопряда в Евразии (Harrison et all., 1983).

Разные авторы выделяют несколько географических форм непарного шелкопряда: европейская форма, сибирская форма, японская форма (Кондаков, 1963). Они очень значительно различаются между собой уровнем адаптации к различным климатическим условиям и морфологическими признаками.

Известно, что исходной популяцией для спонтанной интродукции непарного шелкопряда в США послужила географическая популяция этого фитофага из Франции (Forbush, Fernald, 1896), но непосредственный источник интродукции до настоящего времени реально не выяснен (Burgess, 1944; Harrison, Wintermeier, O'Dell, 1983).

Но существуют и другие мнения о происхождении миграционной популяции непарного шелкопряда в США. Например, Headlee (1921) сообщал, что попадание этого фитофага в штат Нью-Джерси есть результат вторичной его интродукции, связанной с импортом голубой ели из Бельгии. Однако, этому факту нет документальных подтверждений (Harrison et all., 1983).

Имеются и другие факты, свидетельствующие о многократных повторных интродукциях непарного шелкопряда из Европы, России (Дальнего Востока) (Humble, Stewart, 1994).

Непарный шелкопряд есть также в Японии (Giese, Schneider, 1979). Попытки сравнительного анализа популяционной структуры непарного шелкопряда на всем ареале вида проводились давно и актуальны и в настоящее время.

Таким образом, широкие исследования экологических, биологических, морфологических, онтогенетических различий между разными географическими популяциями непарного шелкопряда убедительно свидетельствуют о том, что между разными популяциями (особенно географически отдаленными) имеется много различий.

Различия в миграционной активности разных географических популяций непарного шелкопряда

Особенности различий разных географических популяций непарного шелкопряда ряд авторов связывает с различной миграционной способностью самок этого фитофага (Баранчиков, 1985-1987).

По мнению Ю.Н. Баранчикова, можно сделать вывод о постепенной потере самками способности к активному полету по мере продвижения вида от восточной к западной части ареала (Баранчиков, 1994).

Самки непарного шелкопряда демонстрируют широкую изменчивость в летных способностях. Самки европейской популяции, так же, как и самки из североамериканской популяции не способны к активному полету, даже при том, что у них хорошо развиты крылья.

Имеются лишь единичные сообщения о полетах североамериканских самок этого фитофага (Sandquist et all., 1973), хотя они почти всегда касались либо особей небольших размеров, либо самок, уже отложивших яйца.

В отличие от самок этой популяции, самки части Восточной Европы, всей России и Японии способны к активному полету (Ferguson, 1978). Известно, также, что этот признак (способность к активному полету) в наибольшей степени выражен у самок из Японии и Дальнего Востока.

Миграционная активность самок разных географических популяций непарного шелкопряда значительно различается.

Дальность активного полета самок разных географических популяций хорошо изучена. Так, самки западносибирской популяции способны к полету на расстояние до 10 км, хотя обычно летают на расстояние 3-5 км (Баранчиков, 1996). В течение полета не происходит поиска растений-хозяев для личинок. У имаго существуют определенные критерии избирательности. Это - определенная сторона горизонта, характер субстрата для откладки яиц, влажность субстрата, расположение дерева (предпочтение деревьям, растущим на опушке, хорошо освещенным) (Баранчиков, 1987).

По мнению отдельных авторов, днем самки обычно сидят на стволах деревьев, а активные полеты наблюдаются чаще в сумерках (Колтунов и др.,

1991, 1992, 1998). Как показали исследования, температура воздуха не оказывает заметного влияния на выбор самками времени полета.

Carde (Carde, 1996) изучал особенности летной активности самок азиатских популяций непарного шелкопряда в зависимости от плотности поселений и обнаружил, что летная активность самок непарного шелкопряда не связана с плотностью популяций непарного шелкопряда

Рубцов, Рубцова (1984) также указывают на то, что самцы непарного шелкопряда (Теллермановский бор, обл.) способны активно мигрировать на расстояние до 10 км.

В южной Сибири миграционная активность самок достигает 4-7 км (Кондаков, 1963), в Бурятии – 3,5 км (Баранчиков, 1994). Хорошие летные способности у самок непарного шелкопряда в Китае (Goldschmidt, 1934). У самок зауральской популяции довольно ограниченные летные способности (Колтунов и др., 1992; Колтунов, 1993, 1996, Колтунов и др., 1998). Достаточно длительный период в литературе появлялись сообщения об отсутствии летных способностей у европейских популяций непарного шелкопряда (Баранчиков, 1987

).

Несмотря на слабые летные способности "башкирской" географической популяции непарного шелкопряда, тем не менее, важным фактором их пассивных миграций могут быть: перенос воздушными потоками. Так, по данным Ханисламова с сотр., (1958) самки непарного шелкопряда были обнаружены в 8-12 км от леса, в степи, а, также, на телеграфных столбах, удаленных от леса на 15 км.

Многие авторы сообщают о неспособности к активному полету самок западноевропейских популяций этого фитофага (Баранчиков, 1987

). Поэтому ряд авторов считает спорными данные Bogenschutz (1994) о наблюдении активного лета самок непарного шелкопряда в Южной Германии в период вспышки.

Но имеются отдельные публикации, что европейские популяции этого фитофага все-таки способны к активным миграциям, но они достаточно ограниченны (Bogenschutz,1994). И хотя ряд авторов по-прежнему делает попытки объяснить находки самок непарного шелкопряда в Европе, способных к миграциям, попаданием их из Восточной Европы (России), совершенно очевидно, что это дискуссия, которая не имеет никакого научного смысла, хотя бы по той причине, что в Восточной Европе локализуется тоже европейская популяция непарного шелкопряда, а не азиатская.

Кроме того, в какой-то степени летные способности могут быть связаны с экологическими условиями реализации вспышки массового размножения (Пономарев, 2004). Поэтому именно в период вспышек, реализованных на фоне постоянных засух, происходит преобладание серых фенотипов этого фитофага с более выраженными летными способностями (Пономарев, 2004).

Таким образом, синхронизация вспышки с засухами инициирует преобладание особей с более высокими летными способностями. Отсутствие способности у самок непарного шелкопряда к полету заметно замедляет распространение непарного шелкопряда. Но в этих условиях основную роль в дальнейшем расселении популяции непарного шелкопряда в США выполняет антропогенный фактор (Liebhold et all; 1995).

При этом роль фактора пассивных миграций гусениц 1 возраста оценивается рядом авторов невысоко. По данным McManus et all., (1983) у 99 % гусениц дальность таких миграций реально не превышает 1 км (в условиях негористого ландшафта США).

Следовательно, целесообразно заключить, что, действительно, активность миграций по мере продвижения вида с востока на запад, действительно, снижается. Но она у непарного шелкопряда в условиях Евразии не исчезает совсем, а сохраняется на низком уровне.

Это изменяет роль самок в стратегии расселения непарного шелкопряда в разных географических популяциях (Баранчиков, 1987, 1994). Так, в восточной части ареала расселение популяций происходит как за счет актив-

ных миграций имаго (самок), так и за счет ветровых миграций гусениц 1 возраста и имаго, а, также, с помощью антропогенных факторов (транспортировка стволов с помощью автотранспорта, перевозка насекомых с помощью автотранспорта). В центре ареала расселение происходит с помощью активных миграций самок, но на более близкое расстояние, пассивных миграций гусениц 1 возраста и имаго с ветром. В западной части ареала – с помощью ветровых миграций гусениц 1 возраста и имаго, а, также, с помощью антропогенных факторов.

По мнению Cameron et all., (1973, 1979) популяция непарного шелкопряда в США распространяется с помощью ветровых миграций. Вряд ли можно согласиться с этим мнением. Позже было показано, что основную роль в распространении непарного шелкопряда в США на запад играют антропогенные факторы (случайная транспортировка автотранспортом) (Liebhold et all., 1995).

Немногочисленные сообщения об активной летательной способности самок непарного шелкопряда из США почти всегда относились к карликовым самкам, или особям с уже отложенными яйцами.

Возможные эволюционные преимущества миграции имаго хорошо известны (Jonson, 1969). Предполагается, что для имаго азиатской расы непарного шелкопряда это возможность избежать участков, богатых паразитами и хищниками. С другой стороны, имеются данные, что миграции могут понизить плодовитость (Rankin, Burchsted, 1992).

Но, по данным Keena (1995, 1996) активно летающие самки были не менее плодовиты, чем те, которым предотвращали возможность полета. Carde et all (1996) изучали популяции азиатской расы непарного шелкопряда с низкой и высокой плотностью в разных частях Евразии и в каждом местообитании летная активность самок не зависела от плотности популяции.

Кроме того, вряд ли вообще миграционные способности способны определить уровень «агрессивности», или потенциальной опасности какой-либо географической популяции этого фитофага, так как американскими энтомо-

логами было убедительно продемонстрировано, что расширение ареала этого вида в США, которое происходит уже более 140 лет, детерминируется вообще не летными способностями (так как американская популяция непарного шелкопряда утратила их), а антропогенными факторами (спонтанное распространение непарного шелкопряда с помощью автомобильного транспорта и т.п.) (Liebhold et all., 1995).

Вообще мы считаем, что способ распространения непарного шелкопряда имеет достаточно важное значение только в популяции его в США, где формирование ареала еще не произошло. В других же частях его ареала его завершение уже давно произошло. Многолетние исследования, проведенные нами, убедительно показали, что в пределах ареала непарный шелкопряд в зауральской, части «башкирской», «североказахстанской» популяций распространен повсеместно (Колтунов и др., 1992; Колтунов, 1993, Колтунов и др., 1998). Это имеет место и в фазе депрессии. Было также установлено, что, в основном, в зауральской популяции возникновение очагов происходит за счет роста численности собственной микропопуляции, а не за счет миграций популяции из соседних очагов.

Такой механизм было бы особенно трудно реализовать, учитывая относительную синхронность вспышки и пространственную изолированность колковых березовых лесов, значительно превышающую дальность активных миграций имаго зауральской популяции (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998). Еще одним подтверждением этого механизма может быть новая вспышка массового размножения непарного шелкопряда в березовых лесах Свердловской области в 2004 -2005г. Если заселенность экотопов в стациях переживания кладками 2004 г. Составила, в среднем, 0,64 кладки на 1 дер., то в этих же стациях численность кладок осенью 2005 г. она составила уже до 11,04 кладок (рис. 2.1).

Таким образом, при благоприятных экологических условиях (наличие весенних засух), при возрастании биотического (вспышечного) потенциала скорость роста численности популяции настолько высока, что уже за год она

возросла в 23 раза и стала угрожать 100%-ной дефолиацией крон, тем более, учитывая, что ожидаемый уровень энтоморезистентности березы в этих экотопах очень низкий и она уже третий раз за последние 18 лет подвергается сильной дефолиации.

По мнению Ю.Н. Баранчикова (1994) эволюция европейских популяций непарного шелкопряда шла по пути образования экологических рас, приуроченных к различным типам местообитаний и сохраняющих свою самостоятельность за счет изолирующего воздействия эффекта естественного отбора.

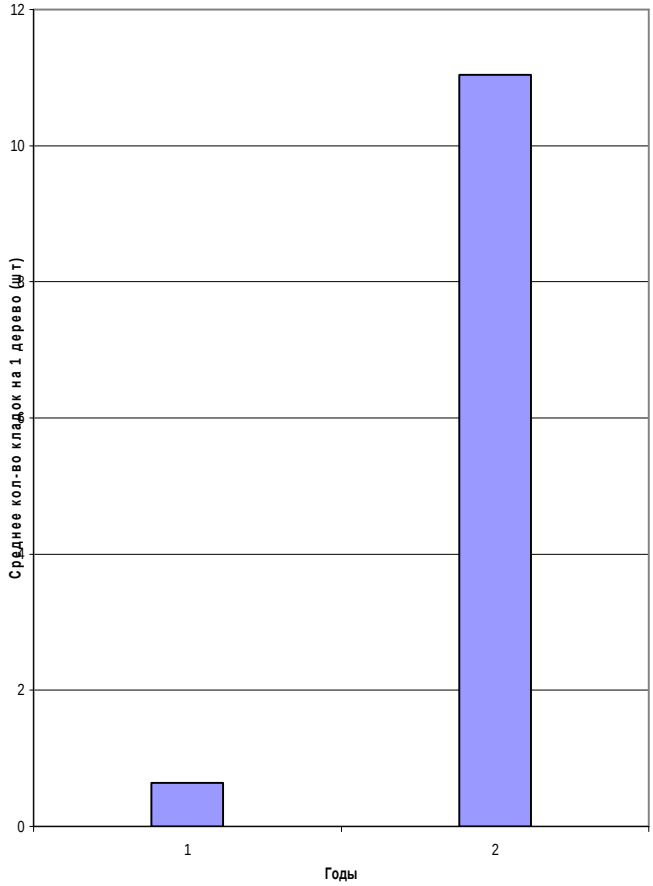

Рис. 2.1 . Динамика заселенности древостоев кладками непарного шелкопряда в период подъема численности популяции в Свердловской обл (Каменск-Уральский р-н).
1. 2004 г. 2. 2005 г.

Мы, к сожалению, не можем согласиться с этим мнением. Понятно, что оно формировалось под сильным воздействием идеи отсутствия способности к активным миграциям у самок европейских популяций. Но, во-первых, как уже отмечено нами ранее (глава 1) миграции известны и у европейских популяций. Кроме того, как уже указывалось выше, нельзя не принимать во внимание и механизм миграций этого фитофага под действием антропогенных факторов (Liebhold et all., 1995). Во-вторых, нет никаких серьезных данных, подтверждающих эту идею для европейских популяций, и, соответственно, наличия противоположной стратегии отбора (в связи с активными миграциями азиатских популяций).

Наоборот, имеются данные анализа ДНК непарного шелкопряда различных европейских популяций, подтверждающие их довольно высокую генетическую близость. В случае самостоятельной микроэволюции каждой европейской популяции уровень дивергенции должен быть бы значительно больше. И наоборот, при постоянном смешивании азиатских популяций, благодаря их хорошим миграционным способностям, никак не должно быть заметных генетических различий между азиатскими популяциями, особенно внутри Японии, что наблюдается по данным анализа ДНК (Bogdanowicz, Mastro, Prasher, Harrison, 1997; Bogdanowicz, . Schaefer, Harrison, 2000; Harrison R.G., O'Dell, 1988; Pfeifer, Humble, Ring, Grigliatti, 1995; Reineke, 1998; Reineke, Karlovsky, Zebitz, 1999).

В целом, эволюционные преимущества способности к активному полету известны и вполне очевидны. Для популяций непарного шелкопряда в азиатской части это – возможности большей вероятности выживания в условиях непредсказуемой среды обитания (перелет в участки леса в лесостепной зоне), избегание паразитов и хищников в новых местообитаниях, быстрое расширение ареала в благоприятных условиях.

Поэтому постепенная утрата способности к активному полету самками непарного шелкопряда, по нашему мнению, является вторичным признаком, который оказался менее важным в более предсказуемой среде обитания (

благоприятный климат, огромные площади лесов) по мере продвижения этого вида в Западную Европу.

Так, межпопуляционные различия в период фазы депрессии показаны не только для разных географических популяций непарного шелкопряда, но и для разных микропопуляций, например, по различию в уровне эффективности потребления кормового субстрата (Андреева, 2000, 2002 a, b).

Кроме того, в условиях лесостепной зоны складываются достаточно сходные хорологические условия и для европейских, и для азиатских популяций (сильный ветер, мощные ветровые потоки), которые обеспечивают интенсивную пассивную миграцию непарного шелкопряда (гусениц 1 возраста, имаго). Нельзя недооценивать и роль антропогенного фактора, уровень воздействия которого постоянно возрастает. Он обеспечивает также возможность межпопуляционного генетического обмена.

Таким образом, имеет место недооценка других факторов межпопуляционного генетического обмена и переоценка одного фактора – активных миграций имаго.

В целом проблема межпопуляционных различий, по нашему мнению, очень сложна, важна для понимания микроэволюционных процессов у непарного шелкопряда и нуждается в анализе с использованием многочисленных фактов, накопленных за последние годы по исследованию ДНК различных популяций непарного шелкопряда.

Трофические особенности различных географических популяций непарного шелкопряда

Изучение трофических особенностей различных географических популяций непарного шелкопряда является перспективным направлением популяционной экологии насекомых. Исследование трофических адаптаций насекомых может быть исключительно перспективным направлением в изучении микроэволюционных процессов.

Известно, что непарный шелкопряд – широкий полифаг и способен повреждать более 300 видов растений (Келус, 1939). Но в каждой географической зоне популяция этого фитофага имеет свои предпочитаемые породы (Ханисламов, 1958, 1961). Так, в Зауралье это береза, осина, ольха (Колтунов и др., 1992, Колтунов, 1993). В популяции, где имеется ареал дуба, он и является главной предпочитаемой породой (Ильинский, 1958; Рубцова, Рубцов, 1984; Gansner et all., 1993; Villemant, Fraval, 1999).

Ряд авторов приводит даже раздельные списки предпочитаемых пород в рядом расположенных географических популяциях непарного шелкопряда (Аверкиев, 1939; Эдельман, 1956; Пятницкий, 1935, 1951; Тарануха, 1952; Руднев,1962).

Так, в центре Европейской части России это дуб, осина, береза, яблоня, липа (Кулагин, 1896; Келус, 1939; Ликвентов, 1954). В Татарстане, Чувашии это дуб, береза липа, вяз (Аверкиев, 1939), в горных лесах Крыма: граб, яблоня, дуб, бук, карагач, осина (Эдельман, 1956; Пятницкий, 1935; Пархоменко, 1931), на Украине – дуб, яблоня, граб, ива (Тарануха, 1952; Руднев, 1962), Алтайском крае – осина, береза, ива, рябина, черемуха (Егоров, 1958).

Таким образом, совершенно очевидно, что состав предпочитаемых непарным шелкопрядом пород в разных географических популяциях заметно варьирует. Но это – обратимая адаптация.

В отношении трофических предпочтений непарного шелкопряда, Ханисламов (1958) показал, что не питавшиеся гусеницы не имеют каких-либо трофических предпочтений, так как они вырабатываются в течение трех первых возрастов гусениц. Ряд авторов также сообщает о заметной тенденции к смене предпочитаемой породы в старших возрастах гусениц, ранее питавшихся листвой дуба (Эдельман, 1954 a, b). Но другие авторы этого факта не обнаружили. Естественно, что такая поведенческая реакция должна сбивать вырабатывающуюся трофическую адаптацию у гусениц. Но, тем не менее, многие авторы указывают на наличие таких переходов и следует признать, что смена предпочтений, вероятно, действительно имеет место.

Мы также наблюдали такую смену трофических предпочтений, когда гусеницы непарного шелкопряда сначала дефолиировали осину, а затем перемещались на березу (Колтунов и др., 1992; 1998; Колтунов, 1993, 1996). При этом осина чаще всего усыхала после полной дефолиации. Исходя из этого, придется предположить, что фактор абиотического стресса (засуха) оказывает воздействие на кормовые свойства не только березы, но и других пород и, вероятно, уже полученные частично выработанные биохимические адаптации у популяции в период подъема численности, остаются пригодными и при смене кормовой породы.

Проблемы трофической адаптации очень давно привлекали внимание энтомологов (Коников, 1978; Баранчиков, 1986; Кожанчиков, 1951, 1955, 1958; Вшивкова, 1982). И это вполне обоснованно, так как в результате постепенного микроэволюционного процесса, по мнению отдельных авторов, изменения трофических адаптаций приводит к образованию относительно стойких биологических рас (Баранчиков, 1987). На существование таких рас сибирского шелкопряда указывают некоторые авторы (Рожков, 1965; Яновский, 1977). Так, в частности, отмечено существование у сибирского шелкопряда «кедровой» и «пихтовой» рас (Рожков, 1963, 1965;).

Разные авторы выделяют несколько географических форм непарного шелкопряда: европейская форма, сибирская форма, японская форма (Кондаков, 1963). Они очень значительно различаются между собой уровнем адаптации к различным климатическим условиям и морфологическими признаками.

Так, Яновским (1977) отмечено существование «сосновой расы» непарного шелкопряда в лесах Монголии.

Совершенно очевидно, что формирование трофической адаптации происходит на видовом, популяционном и индивидуальном уровнях (Schroeder,1977; Simley, 1978; Grobstein, Scriber, 1982).

В целом в природных экосистемах наблюдается преобладание моно- и олигофагов над полифагами (Баранчиков, 1987). Но достаточно выраженные трофические предпочтения имеются и у полифагов (Баранчиков, 1987).

Естественно, что полифаги обладают огромным экологическим преимуществом в реализации стратегии выживания, по сравнению с моно- и олигофагами. Так, все виды насекомых, исчезающие вследствие вырубки тропических лесов, являются монофагами.

Вместе с тем результаты микроэволюционных процессов у олигофагов теоретически должны давать определенные преимущества по трофическим адаптациям, но ряд публикаций по этому вопросу показал, что у различных географических популяций и различных видов насекомых не было никаких различий в эффективности питания (Scriber, Feeny, 1979). Но позже результаты, полученные Ю.Н. Баранчиковым (1987) опровергли эти данные. Эффективность использования потребленного корма у олигофагов оказалась достоверно выше, чем у полифагов. Согласно полученным автором данным, у полифага (непарного шелкопряда) наблюдаются очень интенсивные затраты массы гусениц на метаболизм, и, соответственно, низкая эффективность использования усвоенной пищи (Баранчиков, 1994). Но при увеличении плотности популяции насекомых-фитофагов эффективность потребления корма падает как у полифагов, так и у олигофагов (Баранчиков, 1994).

Мы не можем согласиться с мнением Гниненко (1983) о том, что восточнее Урала непарный шелкопряд является узким олигофагом и питается только видами рода Betula. Полученные нами результаты многолетних исследований зауральской популяции непарного шелкопряда однозначно показали, что непарный шелкопряд часто в очагах дефолиирует осину, ольху, кустарники, подлесок, травянистые растения, а не только березу (Колтунов и др., 1992; Колтунов, 1993; 1996; Колтунов и др., 1998).

При этом стратегия адаптации популяций насекомых-фитофагов к условиям среды обитания остается одной из основных жизненных стратегий. Она не останавливается после достижения определенного уровня адаптации. Так,

достаточно длительное развитие насекомых-полифагов (локальной популяции) на определенном кормовом растении постепенно повышает эффективность питания на этом кормовом субстрате (Баранчиков, 1980). При этом трофическая адаптация иногда доходит до такого уровня, когда разные микропопуляции насекомых одного вида адаптируются к обитанию в разных частях кроны одного дерева (Baranchikov et all., 1994).

Одним из важных доказательств существования межпопуляционных различий между группами азиатских и европейских популяций Ю.Н. Баранчиков (1987, 1994) считает повышенную выживаемость азиатских популяций на видах рода Sorbus, Larix, Pinus, Tilia, Caragana. При этом предыдущее поколение всех географических популяций непарного шелкопряда (в серии экспериментов) культивировали на листьях березы. Возникает предположение о наследственной преадаптации европейских и азиатских популяций непарного шелкопряда (Баранчиков, 1987, 1994).

Учитывая несомненную принадлежность зауральской географической популяции к группе азиатских популяций, хотелось бы заметить, что высокой выживаемости гусениц, питающихся хвоей сосны в лесопосадках Челябинской области в период вспышки не было, так как наблюдалась их массовая гибель к 3 возрасту (Колтунов, 1993, 1996; Колтунов и др., 1998). Теоретически это можно было бы объяснить пограничным положением зауральской популяции между европейскими и азиатскими популяциями, а, также, наличием панмиксного периодического генетического обмена с соседней популяцией из Башкирии (европейской), особенно в период синхронных вспышек массового размножения непарного шелкопряда. Например, в 2003-2005 г.г. наблюдались локальные очаги массового размножения этого фитофага в Челябинской обл., на границе с Башкирией (глава 1, рис.1.6) и синхронная вспышка в Башкирии (глава 1, рис 1.6). Кроме того, полевые наблюдения показали, что территориально популяция непарного шелкопряда в западной части Челябинской обл. без каких-либо пространственных границ переходит

в Башкирию (Колтунов, 1993, 1996). Таким образом, межпопуляционный генетический обмен имеет место.

Более того, подробный анализ литературных данных убедительно показывает, что высокая выживаемость на хвойных скорее свойственна не столько всем «азиатским» популяциям, сколько средне- и восточносибирским (Кондаков, 1963; Вшивкова, 1978; Рожков, Васильева, 1982). Дальневосточная популяция непарного шелкопряда предпочитает дубовые леса (Бабурина, 2000). Дополнительным доказательством этому могут служить отрицательные результаты выкормки на лиственнице непарного шелкопряда из Южного Предуралья (Амирханова, 1962 a, b; Идрисова, 1977, 1983). Вспышек массового размножения непарного шелкопряда в Зауралье в сосновых лесах вообще не наблюдается за последние 50 лет. То же можно заключить относительно Тюменской и Курганской географических популяциях непарного шелкопряда.

В то же время, выращивание на листьях дуба сибирской и украинской географических популяций непарного шелкопряда не показало достоверных различий по весу куколок (Баранчиков, 1987, 1994).

Исследования показали, что и европейские, и азиатские популяции непарного шелкопряда успешно развивались на видах рода Betula, Quercus, Salix, Padus (Баранчиков, 1987, 1994). Но при кормлении другими породами различия проявляются.

По мнению Ю.Н. Баранчикова (1987) повышенная полифагия азиатских популяций непарного шелкопряда является преадаптацией к непредсказуемым погодным условиям обитания насекомых в континентальной Азии (Баранчиков, 1987). С этим утверждением также вряд ли можно согласиться, так как, по определению, в более мягких климатических условиях обитания европейских популяций непарного шелкопряда, естественно, видовой состав древесной растительности более богат, чем в условиях Северной Азии. Поэтому и видовое разнообразие предпочитаемых европейскими популяциями кормовых пород никак не может быть меньше, чем у азиатских. Поэтому

американские исследователи приводят список повреждаемых непарным шелкопрядом растений, составляющий, примерно, около 500 видов (Liebhold, 1995), что значительно больше, чем количество видов растений, повреждаемых азиатскими популяциями этого фитофага (Кондаков, 1963; Баранчиков, 1987; Колтунов и др., 1998).

Е.М. Андреевой (2002) установлено различие между северокавказской и зауральской популяциями непарного шелкопряда по массе куколок, продолжительности онтогенеза, плодовитости самок, а, также, скорости роста и потребления корма у самок последнего возраста.

Трофические различия между микропопуляциями разных географических популяций, развивающихся на одной кормовой породе, могут быть менее значимыми, чем между микропопуляциями одной популяции (Андреева, 2002 a, b).

В механизмах эволюции трофической адаптации важная роль может принадлежать феномену «передачи пищевой настроенности» (вертикальной, межгенерационной). К настоящему времени этот вопрос остается дискуссионным. Ряд авторов поддерживает идею «пищевой настроенности» (Коников, 1978; Fox, Morrow, 1981). Другие отрицают ее наличие (Баранчиков, 1987, 1993).

По мнению первых, трофические предпочтения потомства всегда соответствуют трофическим предпочтениям родителей.

Изучение влияния кормовой породы родительского поколения на трофические показатели непарного шелкопряда в условиях лабораторного культивирования на одинаковой искусственной питательной среде однозначно показало, что кормовая порода родительского поколения оказывает значительное влияние на трофические показатели потомства (Андреева, 2000, 2002 a, b). То есть феномен пищевой настроенности потомства автором однозначно подтверждается.

Причем различия обнаруживаются не только между микропопуляциями непарного шелкопряда на разных кормовых породах, но и между микропопу-

ляциями на одной кормовой породе (Андреева, 2000, 2002 a, b). Вероятно, это обусловлено эдафо-ценотическими различиями в экотопах, которые трансформируются в различия в биохимическом составе корма в разных экотопах.

У гусениц северокавказской популяции (дубовой) выявлен высокий показатель утилизации корма, но низкое значение эффективности использования усвоенного корма (ЭИУ), эффективность утилизации корма у «ивовой» микропопуляции оказалась самой низкой, но затраты энергии на метаболизм были меньше (Андреева, 2002 a, b). И, хотя в целом эффективность питания у них была одинаковой, это достигалось совершенно разными путями. У березовой микропопуляции значение ЭИУ было наибольшим из всех сравниваемых вариантов. Совершенно очевидно, что различия обусловлены исключительно тонкой физиолого-биохимической адаптацией микропопуляций непарного шелкопряда к особенностям эдафо-ценотических условий в экотопах.

Выявлены также и половые различия в трофических показателях у непарного шелкопряда (Montgomery, 1986, 1996; Андреева, 2002 a, b). Самцы непарного шелкопряда имели более высокие значения коэффициента утилизации корма, скорости онтогенеза и потребления корма (Андреева, 2002 a, b). Кроме того, обнаружены также трофические изменения в динамике онтогенеза гусениц (Андреева, 2000, 2002 a, b).

Показано, что плодовитость самок северокавказской популяции, в среднем, выше, чем у самок зауральской популяции (Андреева, 2002 a, b). Кроме того, у непарного шелкопряда выявлен полиморфизм по количеству личиночных возрастов (Вшивкова, 1982; Keena, O'Dell, 1994; Андреева, 2002 a, b).

Установлено, что у гусениц с разным количеством возрастов изменяется и масса потребленного корма. У гусениц, имеющих дополнительный возраст, поглощение корма было меньшим (Андреева, 2002a, b). Хотя в целом, за весь период онтогенеза они поедали больше корма.

Хотя непарный шелкопряд и является широким полифагом, в различных географических популяциях доминантными являются относительно незначительное количество видов растений. Рубцов и Рубцова (1984) предполагают, что непарному шелкопряду свойственна региональная олигофагия.

В целом мы считаем, что вопрос довольно неоднозначный, так как многие списки кормовых растений для непарного шелкопряда в реальности составлялись простым суммированием растений, которыми питаются различные географические популяции этого фитофага. В реальности, каждая географическая популяция непарного шелкопряда не имеет столь большого набора предпочитаемых растений. Поэтому фактический набор их значительно меньше. Тем не менее, он достаточно широк. Так при отсутствии основной предпочитаемой породы в Зауралье непарный шелкопряд питается большим количеством видов кустарников, травянистых растений и даже сельскохозяйственных растений (Колтунов и др., 1992, 1998; Колтунов 1993, 1996). Это несколько десятков видов. Это, безусловно, полифагия. Кроме того, показано, что каждая географическая популяция непарного шелкопряда легко может питаться и отсутствующими в ареале данной популяции видами древесных растений (Баранчиков, 1987; Рожков, Васильева, 1982).

Поэтому, при очевидном сужении круга предпочитаемых растений в каждой географической популяции непарного шелкопряда, набор видов достаточно велик. В связи с этим мы вряд ли можем согласиться с идеей о региональной олигофагии непарного шелкопряда на уровне локальных географических популяций. Необходимо, также, иметь ввиду, что реальный уровень полифагии колеблется в зависимости от фазы популяционной динамики (Бенкевич, 1984; Киреева, 1990).

В Нижнем Приднепровье обнаружена ивовая, дубовая и акациевая микропопуляции непарного шелкопряда которые различаются фенологически (Деревянко, 1980; Деревянко, Дей, 1981).

По мнению Ю.И. Гниненко с сотр. (2003) в России имеется, по крайней мере 4 региональные популяции непарного шелкопряда: восточно-европейская, западно-сибирская, восточно-сибирская и дальневосточная (Gninenko, Orlinskii, 2003). К сожалению, в свете полученных и анализируемых выше результатов исследования ДНК огромного количества географических популяций непарного шелкопряда из разных регионов можно однозначно предположить, что изложенная гипотеза относительно количества реальных популяций непарного шелкопряда в России неверна. Наверняка, каждая географическая популяция в России является отдельной популяцией. Следовательно, их общее количество составляет десятки, а не 4 популяции. Можно также предполагать, что имеются определенные генетические различия и между Свердловской и Челябинской зауральскими популяциями непарного шелкопряда, но незначительные.

В условиях Восточной Сибири, где лиственные породы занимают незначительную площадь (18%), непарный шелкопряд является опасным вредителем хвойных насаждений (Лозинский, 1951, 1960, Зубарев, 1951; Флеров, 1938, 1948). Наиболее сильно повреждаются низкополнотные насаждения лиственницы и березы на склонах южной экспозиции (Бенкевич, 1962).

В условиях Крыма (Пятницкий, 1935; Пархоменко, 1936) и Алтайского края непарный шелкопряд откладывает яйца в подстилке, на камнях, под камнями, у корневой шейки деревьев, в дуплах, трещинах коры и нижней части стволов (высота 0,5 м), и реже – до высоты 2-2,8 (Щеголев, 1914, Бей-Биенко, 1924). В условиях Закарпатья – на стволах, высотой до 10 м (Руднев, 1951).

В лесах Азербайджана и на высоте 5-7 м, а на грабе – до 10м-12 м и в кронах, на нижней стороне ветвей (Эдельман, 1956). Эта экологическая особенность непарного шелкопряда делает совершенно нецелесообразной борьбу с ним путем соскабливания, или обработки кладок инсектицидом на нижней части стволов.

Совершенно очевидно, что климатические условия детерминируют особенности мест откладки яиц непарным шелкопрядом. Чем более они благоприятны, тем выше могут быть места откладки яиц (по высоте ствола), или даже на ветвях.

Здесь особенно интересна экологическая особенность крымской популяции откладывать яица на камнях, так как приуроченность сибирской популяции этого фитофага к откладке яиц на скалах Баранчиков (1987) отнес к экологической адаптации этой популяции к ускорению развития популяции за счет более благоприятных условий (температурных) на скалах. Учитывая способность к откладке на камнях крымской популяции, очевидно, что это не так, и это не является характерной чертой только сибирской популяции этого фитофага.

В Кубинском районе Азербайджана самыми повреждаемыми непарным шелкопрядом породами были: граб, дуб, яблоня, боярышник. К резистентным попродам относились: груша, кизильник, мушмула (Эдельман, 1956).

Известны достаточно хорошо выраженные региональные особенности трофической специализации непарного шелкопряда. Так, в лесах Приморского края непарный шелкопряд предпочитает: дуб, осину, лещину, леспедицу, в Приамурье: лиственницу, березу, осину, шиповник, жимолость, смородину, в условиях Средней Сибири – лиственницу, березу; в Прибайкалье и Забайкалье – лиственницу, березу, черемуху, иву, в Западной Сибири – березу, осину, черемуху, тополь, лиственницу, боярышник (Эпова, Плешанов, 1995).

В 4 возрасте число гусениц на дубе уменьшается, а на грабе, яблоне - увеличивается (Эдельман, 1956). Таким образом, в процессе онтогенеза выявляется смена предпочитаемых пород.

В 5 возрасте начинается заселение таких пород, как шиповник, лещина, бук, осина, карагач, на которых в младших возрастах гусеницы непарного шелкопряда не встречаются. Это – следствие активной миграции гусениц (Эдельман, 1956).

И в природных, и в лабораторных условиях до 4 возраста наиболее быстро гусеницы развивались на дубе. Позже, на грабе темп роста гусениц возрастает. Наибольшая выживаемость гусениц наблюдалась на дубе (в лабораторных условиях), а минимальная – на боярыщнике (Эдельман, 1956).

При питании грабом и боярышником гусеницы 3 возраста имели более низкие показатели дыхательного коэффициента. Чем при питании дубом, что сопровождалось задержкой в развитии, отставанием в весе (Эдельман, 1956). По мнению автора, это обусловлено быстрым огрублением листьев дуба и большой потерей воды. Именно это и может быть причинами миграции гусениц 4 возраста с дуба на другие попроды (Эдельман, 1956).

В целом набор кормовых пород в различных географических зонах в значительной степени зависит от изменения их биохимического состава, содержания общего азота, сахаров (Эдельман, 1956).

Но при особенно высокой численности непарного шелкопряда гусеницы, вследствие большой конкуренции за кормовой субстрат могут подвергнуть большей дефолиации древостои с менее предпочитаемой породой. Вероятно, по этой причине списки предпочитаемых кормовых пород для одной и той же географической зоны, составленные разными авторами, различаются.

По этой же причине в период вспышек состав кормовых пород, предпочитаемых непарным шелкопрядом, более обширен, чем в межвспышечный период.

Таким образом, вывод Scheddl (1936) о широкой полифагии непарного шелкопряда, мы считаем не совсем правильным, так как он сделан на основе механического суммирования всех пород, повреждаемых непарным шелкопрядом, в разных географических зонах.

В реальности в каждой географической зоне круг предпочитаемых пород значительно более ограничен (Эдельман, 1956). Безусловно, непарный шелкопряд относится к широким полифагам, но реально, в каждой географической популяции фактический набор предпочитаемых пород значительно меньше. Это вызвало у ряда специалистов предположения о региональной

олигофагии непарного шелкопряда (Рубцова, Рубцов, 1984), но мы не можем согласиться с этим предположением.

О единой генетической структуре непарного шелкопряда в Европе и Прибайкалье при разном фенотипе географических форм показали результаты исследований Рожкова и Васильевой (1982). Так, у третьего поколения непарного шелкопряда из Саксонии в одинаковых условиях эксперимента по трофотаксису, выживаемости, плодовитости на разных кормовых породах не отличались от прибайкальской популяции этого фитофага.

Таким образом, среднесибирская форма непарного шелкопряда, по мнению этих авторов, представляет собой достаточно выраженную расу, входящую в состав евразийскую группу форм. Кожанчиков (1950) считает даже затруднительным выделение в подвид даже таких обособленных географических форм, какими являются восточноазиатские расы.

На темнохвойных породах непарный шелкопряд в Восточной Сибири никогда не наблюдался (Рожков, Васильева, 1982). Но в период вспышки может дефолиироваться даже ель. В фазе депрессии, при кормлении в лабораторных условиях хвоей ели непарный шелкопряд гибнет в течение трех первых возрастов. При этом наиболее высокая выживаемость у непарного шелкопряда отмечалась в лабораторных условиях при кормлении лиственницей и тополем. Причем, смертность на лиственнице в первых трех возрастах была на 10-12% выше, чем на осине, тополе. С 5 возраста выживаемость гусениц на всех породах резко снижалась. На березе выживаемость составляла всего 4%, тополе и лиственнице, соответственно, 36 и 39%.

Но смертность гусениц непарного шелкопряда этой географической популяции при питании хвоей сосны, кедра и особенно ели была значительной.

При этом было установлено, что питание разнокачественным кормом отражается и на скорости развития гусениц непарного шелкопряда.

Таким образом, можно с достаточным основанием предполагать, что восточно-сибирская географическая популяция непарного шелкопряда адаптирована к питанию хвоей лиственницы, но не березы.

Так, pH кишечника непарного шелкопряда в США в старших возрастах составляет 9,8-11,3, что выше, чем у восточноевропейской популяции этого фитофага (9,2-9,4).

Морфологические, фенотипические и онтогенетические различия между разными географическими популяциями непарного шелкопряда

Graeser (1888) показал, что гусеницы непарного шелкопряда из Уссурийского края отличаются от европейских темной окраской. Goldschmidt (1934, 1935) изучал непарного шелкопряда из Японии и Кореи и обнаружил там несколько географических форм, которые отличались как по окраске,так и по другим биологическим признакам.

Изучены сравнительные особенности онтогенеза гусениц дальневосточных, тамбовских и северо-кавказских популяций непарного шелкопряда (яиц и куколок). Продолжительность их развития оказалась почти одинакова (Пантюхов, 1962). Скорость онтогенеза в зависимости от температуры также оказалась довольно близка.

Как известно, имаго непарного шелкопряда с Дальнего Востока имеют более темную окраску, по сравнению с северокавказскими.

Дальнейшее изучение этой проблемы показало, что между особями, имеющими разные фены, существуют многочисленные биологические различия. Они имеют свои эколого-физиологические особенности, обладают разной жизнеспособностью (Киреева, 1990). Предполагалось, что, учитывая это, и их роль в реализации вспышек массового размножения неравнозначна.

Во всех смешанных древостоях в лесостепи Зауралья гусеницы непарного шелкопряда сначала объедали осину, липу, затем березу, причем встречались и на соснах, куда, по мнению автора, вероятно, были занесены ветром (Новоженов, 1961). К последовательности дефолиации различных пород деревьев мы можем полностью присоединиться, так как полученные нами позже результаты, полностью совпадают (Колтунов и др., 1992, 1998; Колтунов,

1993, 1996). Единственным отличием является предпочтение ольхи березе, как было выявлено нами ранее.

Ю.И. Гниненко (1986) в природных популяциях непарного шелкопряда в Казахстане выделил несколько географических форм.

Популяция непарного шелкопряда в Восточной Сибири относится к сибирской (среднесибирской) экологической форме. Ее впервые описал В.В. Внуковский (1926). Она, по его мнению, является близкой, но переходной к восточноазиатской форме. Ранее еще А.А. Мейнгард предполагал, что непарный шелкопряд из Западного Саяна близок к японской форме (1904,1912). Но другие авторы не согласны с этим (Рожков, Васильева, 1982).

Проведенные позже исследования геномов непарного шелкопряда разных географических популяций однозначно показали, что японская популяция генетически явно отличается от сибирской (Bogdanowicz, Mastro, Prasher, Harrison, 1997; Bogdanowicz, Schaefer, Harrison, 2000; Harrison, Wintermeyer, Odell, 1983; Harrison, Odell, 1989; Pfeifer, Humble, Ring, Grigliatti, 1995; Reineke, 1998; Reineke, Zebitz. 1998). Причем, уровень генетических различий был пропорционален расстоянию между популяциями.

Кроме того, сравнительный анализ морфологических особенностей имаго непарного шелкопряда из Западной Европы и Прибайкалья показал несомненную принадлежность среднесибирской формы к группе евразийских форм. Напротив, обе восточноазиатские расы непарного шелкопряда значительно отличались от евразийских (Рожков, Васильева, 1982). Так, имаго японского непарного шелкопряда имели очень крупные размеры (у самцов размах крыльев – 50, максимально – 57 мм), у самок еще больше (до 90 и более мм) и очень темная окраска.

Мозаичность пространственной структуры популяций непарного шелкопряда является характерной чертой экологии многих видов лесных насекомых (Исаев и др., 1995). Она обусловлена как неоднородностью абиотической среды, так и биоэкологическими особенностями эруптивных видов. Эта

неоднородность имеет адаптивный характер – оптимальное использование экологических ниш и снижение конкуренции.

В межвспышечный период особенности пространственного распределения популяций часто изучается только в резервациях. Особенно это характерно для сибирского шелкопряда (Исаев и др., 1995). Поэтому многие биоэкологические особенности эруптивных видов лесных насекомых-филлофагов в фазе депрессии остаются недостаточно изученными.

Так, в период депрессии сибирский шелкопряд был обнаружен в минимальной численности (5 гусениц на 1 дерево) только на 18% от общей площади обследованных лесов (36. 677 га) (Исаев и др., 1995).

В отличие от сибирского шелкопряда, непарный шелкопряд в Зауралье в фазе депрессии в пределах совего ареала обнаруживается нами постоянно, хотя в отдельных экотопах его численность очень низка (0,001 кладки на 1 дерево), а не только в резервациях (Колтунов и др., 1992; 1998; Колтунов, 1993, 1996). При этом в резервациях его численность в период депрессии заметно выше. То есть для этого вида характерен непрерывный, сплошной ареал.

По нашему мнению, это обусловлено значительно меньшим уровнем разнообразия среды обитания и степени ее мозаичности, особенно в условиях колковых березовых лесов лесостепи Южного Зауралья, а , также, большим потенциальным уровнем пригодности этой среды по комплексу абиотических, эдафо-ценотических, лесорастительных условий к обитанию непарного шелкопряда. Именно по этим причинам в период вспышки массового размножения сравнительно высокая заселенность характерна, практически для всех колковых березовых лесов Зауралья (Колтунов, 1993, 1996).

Сравнительный анализ показывает, что для северной границы ареала непарного шелкопряда в Зауралье (Свердловская обл.) уровень мозаичности пространственного распределения популяции неапрного шелкопряда возрастает (Колтунов, 1993, 1996).

В то же время для сибирского шелкопряда в межвспышечный период характерен аггрегативный тип пространственного распределения (Исаев и др., 1995).

Современный генотип всех евразийских форм непарного шелкопряда, кроме восточно-азиатских, сложился в западной части ареала, а фенотип каждой из них формировался в условиях освоенной территории. Так как изменения биологических и, отчасти, морфологических признаков под воздействием среды ограничено генетически обусловленной нормой реакции, признаки эколого-географических форм наследуются только при наличии условий, вызывающих эти изменения (Рожков, Васильева, 1982).

Ранее еще И.В. Кожанчиков (1950) пришел к выводу о легкой физиологической обратимости молодых географических форм, например – цветовых, которые к тому же не имеют биологических различий в цикле развития. Как показали исследования, изменчивость непарного шелкопряда тесно связана с особенностями питания гусениц (Кожанчиков, 1950, 1951, 1955).

К межпопуляционным особенностям можно отнести и то, что у популяции непарного шелкопряда из США очень высока скорость онтогенеза в младших возрастах (Keena, 1994).

Интересно, что у разных фенотипов pH кишечника значительно различается. Так, у рыжего фенотипа этот показатель ниже, чем у серого (Пономарев, 2004). По данным этого автора у темного фенотипа значение pH было промежуточным.

Ранее нами (Колтунов и др., 2001) было показано отсутствие серьезного научного обоснования объединения разных природных популяций в одну «азиатскую расу». Причем, ареал обитания этой расы – азиатская часть Евразии (Wallner, 1994, 1995). В главе достаточно убедительно показано, что все географические популяции, обитающие на территории азиатской части Евразии являются разными, генетически отличающимися популяциями. Кроме того, в этой главе приведены и достаточно обширные сравнительные данные, показывающие на существование достаточно выраженных межпопуляцион-

ных различий между некоторыми из этих популяций. Учитывая все это, более правильным термином был бы: группа популяций в азиатской части Евразии. Тем более, что никакой единой «азиатской расы» в реальности просто не существует, так как между разными географическими популяциями непарного шелкопряда в азиатской части Евразии есть заметные различия.

Так, например, по своим эколого-биологическим особенностям зауральская популяция непарного шелкопряда значительно ближе к соседней с ней «башкирской» географической популяции, относящейся уже к группе европейских популяций этого фитофага, чем с дальневосточной, или японской, или китайской популяциями.

И, хотя анализ геномов европейских популяций непарного шелкопряда показал на более близкое родство их между собой и меньший уровень генетических различий, тем не менее, по нашему мнению, не существует и единой европейской расы этого фитофага. Существует группа достаточно близких генетически, но, тем не менее различных генетически европейских популяций этого фитофага.

Молекулярно-генетический анализ различных географических популяций непарного шелкопряда

Сначала для исследований межпопуляционных различий у непарного шелкопряда стал широко использоваться изоферментный метод анализа. И значительно позже, по мере развития методов молекулярной генетики и молекулярной биологии был применен рестриктазный анализ (рис. 2.2).

Метод изоферментного анализа был использован Harrison et all (1983) для сравнительного изучения 14 локальных географических популяций непарного шелкопряда в США. Кроме того, в экспериментах присутствовали и

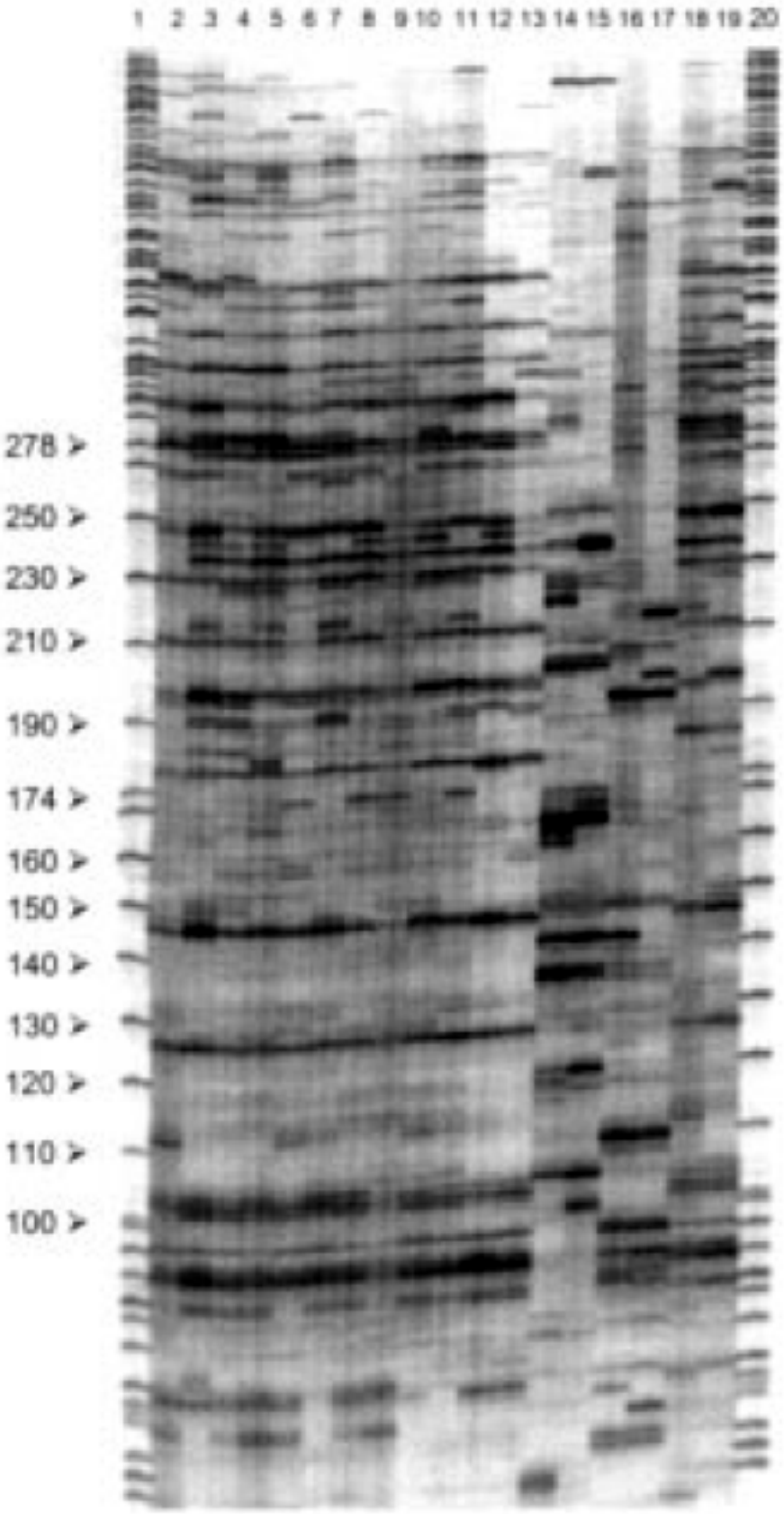

Рис. 2.2. AFLP анализ ДНК различных географических популяций непарного

шелкопряда. 2-11, 18-19 - образцы из различных районов Германии, 12, 13 – образцы из США, 14-15 – образец ДНК шелкопряда-монашенки (Reineke et all., 1999).

образцы белков непарного шелкопряда из Франции, Австрии, России (Украина), и Японии.

Кластерный анализ изоферментных спектров показал, что наиболее тесное сходство образцов наблюдалось у непарного шелкопряда из США и Франции (рис. 2.3). Причем, у двух проб из Франции, собранных из разных мест, также наблюдались небольшие различия (Harrison et all., 1983). Следующим, по удаленности сходства, был образец из Австрии, потом три образца из Украины. Самый значительный уровень различий авторы наблюдали между популяциями непарного шелкопряда из США и Японии.

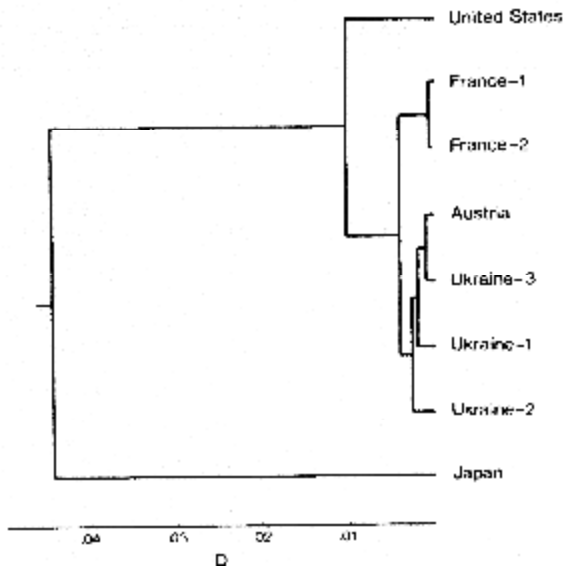

Рис. 2.3. Кластерный анализ изоферментного спекта разных географических популяций непарного шелкопряда (Harrison et all., 1983)

Интересно отметить, что изоферментных спектров непарного шелкопряда из США показал на утрату вариабельности американской популяции. Авторы считают, что это - следствие изначально очень ограниченного размера популяции-основателя и, следовательно, пар для скрещивания (Harrison et all., 1983). Соответственно, уровень гетерозиготности популяции-основателя из Франции был очень низок. Leonard (1966, 1972), изучавший особенности на-

следственности непарного шелкопряда в США, наоборот, обнаружил значительный уровень внутрипопуляционного полиморфизма у этого вида в США.

Авторами (Harrison et all., 1983) обнаружены также значительные различия по частотам аллелей между популяцией непарного шелкопряда из Японии и европейскими популяциями, но сравнительную гомогенность внутри европейской популяции.

В целом, полученные результаты согласуются с данными Р. Гольдшмидта (1934) по варьированию онтогенетических и морфологических признаков у различных популяций непарного шелкопряда.

Еще ранее Р. Гольдшмидт писал, что по большей части европейского континента непарный шелкопряд практически един. Но эта гомогенность, по мнению Harrison et all (1983), значительно контрастирует с огромным разнообразием цветовых вариантов.

Позже для анализа генетической структуры различных географических популяций непарного шелкопряда, были использованы значительно более чувствительные методы молекулярно-генетического анализа ДНК (Reineke, 1998). В частности, был проведен анализ полиморфизма амплифицированных фрагментов ДНК различных географических популяций непарного шелкопряда (AFLP).

Для анализа были использованы 98 образцов непарного шелкопряда из различных географических популяций из США, Азии, Европы.

В результате исследований было обнаружено 481 полиморфных и 58 мономорфных фрагментов (Reineke et all., 1999). Исследования показали, что образцы непарного шелкопряда из географически близких областей входили в зону максимального сходства и наоборот. Кроме того, анализ показал определенные генетические различия между разными географическими популяциями непарного шелкопряда из Европы. Это, возможно, объясняется наличием полиморфизма и следствием адаптации их к разным экологическим условиям среды обитания.

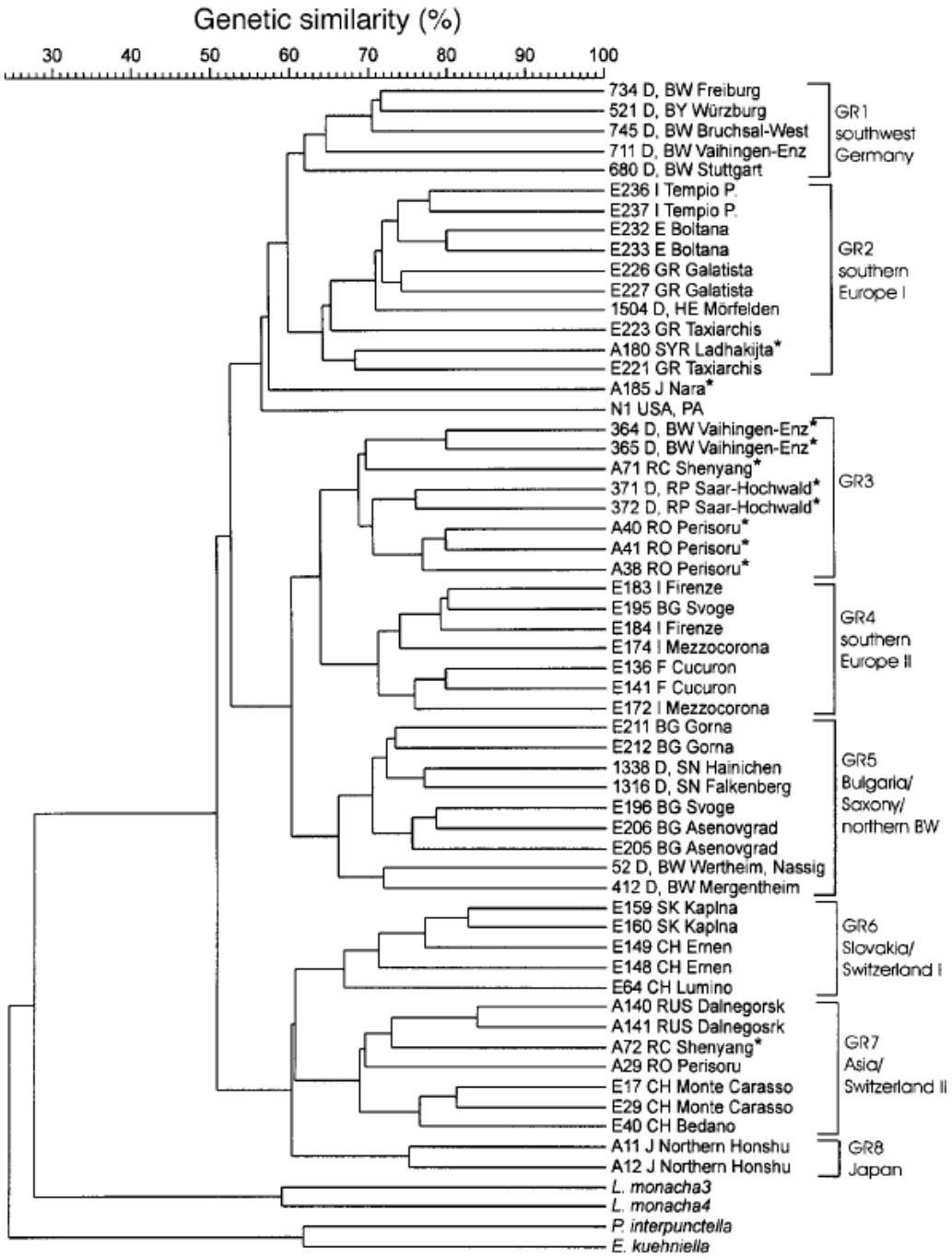

Рис. 2.4. Кластерный анализ результатов AFLP анализа ДНК 98 различных природных популяций непарного шелкопряда из Европы, Азии и США (Reineke et all., 1999).

Интересно отметить, что изолят из США вошел последним в состав кластера: Южная Европа. Наиболее близкими к нему оказались: изолят ДНК непарного шелкопряда из Греции, ДНК самок из Японии, изолят из Сирии. Это не совсем понятно и очень трудно объяснить.

Обращает также внимание относительная гомогенность европейских популяций непарного шелкопряда, по данным ряда авторов (Harrison, Wintermeyer, Odell, 1983; Harrison, Odell, 1989). Но у данных авторов (Reineke et all., 1999) с помощью AFLP анализа показаны более заметные различия между европейскими популяциями. Авторы объясняют это ледниковым периодом (10 тыс лет назад), когда северные популяции непарного шелкопряда были вынуждены мигрировать на юг и выживать на Балканах, или Пиренейском полуострове. Затем, после потепления, произошла реколонизация непарного шелкопряда в Центральной Европе из Южных рефугий. Spuler (1908) предположил, что область экспансии сопровождалась дополнительной иммиграцией особей непарного шелкопряда из Азиатской части Европы. Это вполне объясняет причину дифференциации европейских популяций непарного шелкопряда.

Разные географические популяции непарного шелкопряда демонстрируют значительный уровень полиморфизма, морфологические и поведенческие различия. Изменения окраски кутикулы у гусениц было впервые установлено еще Р. Гольдшмидтом (1934) и использовалось для дифференциации между разными географическими популяциями этого фитофага из Англии, Европы и Северной Америки (Keena, 1994; Wallner et all., 1994). Но позже исследования В. И. Пономарева (Пономарев, 2004) убедительно показали, что фенотипические различия в популяциях тесно связаны с экологическими условиями среды обитания. Следовательно, этот признак не может однозначно использоваться в качестве единственной характеристики и доказательства географической принадлежности непарного шелкопряда к определенной географической популяции.

Яйца непарного шелкопряда азиатского происхождения требуют более короткого периода обработки низкими температурами для завершения диапаузы, по сравнению с американскими и европейскими популяциями (Keena, 1996).

Интересно, что самый большой уровень сходства был обнаружен между потомством одних родителей из Германии (72-85 %). Незначительный уровень генетической изменчивости был выявлен между популяциями непарного шелкопряда в Германии (Pfeifer et all., 1995). Четыре изолята из Китая были кластеризированы как две отдельных единицы, в связи соотносительно низким внутрипопуляционным генетическим сходством. Кластеризация была тесно связана с географической локализацией популяций непарного шелкопряда.

Исследования межпопуляционных различий ДНК непарного шелкопряда разных географических популяций позволили установить, что уже на расстоянии между микропопуляциями в 60 км заметны генетические различия. Они, конечно, минимальны.

Три природных изолята непарного шелкопряда из двух разных местообитаний сформировали две отдельные группы при кластерном анализе, что свидетельствует о более сложном происхождении генетических различий у непарного шелкопряда из Японии.

Природные популяции непарного шелкопряда из Рейнской долины имели тенденцию к разделению с Северной, Баден-Вюртемберг и Саксонии. Эти географические области различаются по температуре.

Очень широкий диапазон генетических вариаций был обнаружен среди азиатских популяций непарного шелкопряда (Китай и Япония) (по индивидуальным особям). Это обусловлено особенно высоким уровнем полиморфизма среди японских популяций этого фитофага.

Это, отчасти, является подтверждением того, что род Lymantria происходит из Юго-Восточной Азии. Именно отсюда он далее распространился по Палеарктике. Затем, по мере расширения ареала непарного шелкопряда воз-

действие эффекта основателя снизило генетическое разнообразие среди популяций этого фитофага.

Так как AFLP анализ 45 европейских популяций показал более широкий уровень генетической изменчивости, чем сообщалось другими авторами, исследователи объясняют это тем, что, как уже отмечалось нами выше, в течение ледникового периода (10 тыс лет назад) и похолодания северные популяции непарного шелкопряда вынуждены были мигрировать на юг и переживать там ледниковый период в рефугиях на Балканах и Пиренеях (Reineke et all., 1999). При последующем отступлении ледников происходила повторная колонизация среды обитания в Центральной Европе. При этом были возможны и частичные миграции туда также, азиатского непарного шелкопряда (Spuler, 1908).

Таким образом, несмотря на широкую экологическую пластичность L. dispar L. происходит одновременно сильная адаптация его к конкретным местообитаниям.

Harrison, O'Dell (1989) показали, что гаплотипы непарного шелкопряда из Северной Америки и Франции (Прованс) были идентичны по 44 картированным сайтам рестрикции и были более близко генетически связаны с ДНК непарного шелкопряда из Китая, чем из Японии. Кроме того, североамериканская популяция непарного шелкопряда оказалась генетически более близка с популяцией этого фитофага из Германии и Сардинии, чем с популяцией из Франции.

Были обнаружены, также, незначительные различия между разными географическими популяциями непарного шелкопряда из США (по митохондриальной ДНК). Но нельзя не принимать во внимание того факта,

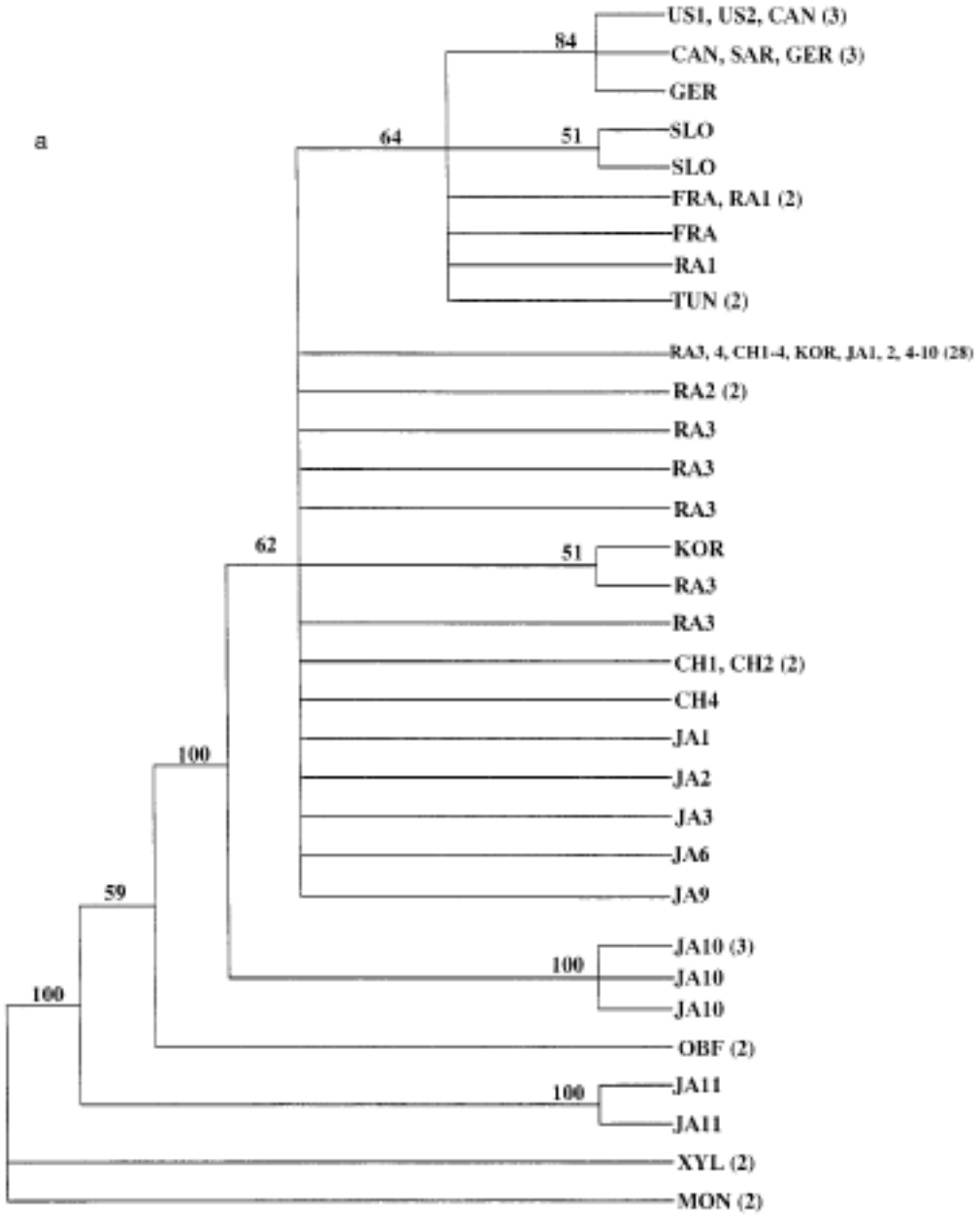

Рис. 2.5. Кластерный анализ ДНК различных географических популяций непарного шелкопряда из Европы, Азии и США (Harrison, O’Dell, 1989).

Рис. 2.6. Кластерный анализ ДНК различных географических популяций непарного шелкопряда из Европы, Азии и США (Harrison, O’Dell, 1989). Продолжение.

что эти различия могут быть и следствием многократных дополнительных интродукций непарного шелкопряда в США. Об этих интродукциях более подробно указано нами в главе.

Учитывая относительно небольшие различия между европейскими и азиатскими популяциями непарного шелкопряда (менее 1%) можно предположить, что европейские популяции возникли сравнительно недавно (Bogdanovicz et all., 1993, 1997,2000).

Различия между североамериканскими и европейскими популяциями непарного шелкопряда можно объяснить накоплением полиморфизма вследствие адаптации к новым условиям среды обитания. Это особенно важно, так как никаких особенных различий между ними не было найдено другими авторами с помощью RAPD анализа ДНК непарного шелкопряда (Harrison, O'Dell, 1989).

Анализ митохондриальной ДНК имаго непарного шелкопряда из разных географических популяций показал, что имаго североамериканских популяций очень близки генетически имаго немецкой и итальянской географических популяций этого фитофага. Различия североамериканской популяции с французской (известной как источник спонтанной интродукции этого фитофага в США) было выше (Bogdanovicz, Schaefer, Harrison, 2000). Это, по мнению авторов, предполагает наличие других дополнительных интродукций, другое происхождение североамериканской популяции непарного шелкопряда в США, ускорение мутаций в ареале североамериканских популяций после интродукции.

Harrison, O'Dell (1989) на основе анализа митохондриальной ДНК различных географических популяций непарного шелкопряда также обнаружили генетические различия между азиатскими и американскими популяциями этого фитофага. Так, средняя дистанция Нея -1,7 и 2% была между японской популяцией непарного шелкопряда (Хоккайдо) и азиатской и европейской. Дистанция Нея 0,67 была между европейской попуцляцией этого фитофага и азиатской (исключая Хоккайдо). Таким образом, очевидно, что азиатская

группа популяций более генетически близка к японской, чем европейские популяции. Это, в целом, совпадает с результатами, полученными еще Golgschmidt (1934) и его гипотезой о том, что, сначала межпопуляционные различия у непарного шелкопряда очень давно начали проявляться на Хоккайдо, затем, через Корею и Японию и Евразию происходило распространение этого фитофага.

Получены, также, данные о происхождении североамериканской популяции непарного шелкопряда из Франции.

Заключение

Анализ полученных нами результатов многолетних исследований и литературных данных свидетельствует, что в разных географических популяциях непарного шелкопряда состав предпочитаемых растений заметно варьирует, но это – обратимые трофические адаптации. Поэтому есть достаточно аргументированные основания предполагать, что любая географическая популяция этого фитофага, вследствие полифагии, будет способна успешно развиваться в других географических зонах на других растениях.

Трофическая адаптация экспериментально доказана в условиях культивирования насекомых на искусственной питательной среде и способна передаваться другому поколению непарного шелкопряда.

Есть основания предполагать, что эдафо-ценотические различия в экотопах могут трансформироваться в различия в биохимическом составе кормового субстрата, что, в свою очередь, приводит к очень тонкой физиолого-биохимической адаптации различных микропопуляций непарного шелкопряда (Андреева, 2002 a, b). Особенно это характерно для фазы депрессии. В фазе собственно вспышки эти различия исчезают.

Разные географические популяции непарного шелкопряда имеют заметные различия в онтогенезе, морфологических параметрах, плодовитости, фенотипической структуре. В период вспышки состав предпочитаемых кормовых пород более обширен, чем в период депрессии.

У разных географических популяций эффективность питания различается, причем трофическая стратегия у них часто реализуется совершенно различными биохимическими путями (Андреева, 200 a, b).

Европейский непарный шелкопряд состоит из различных географических популяций, отличающихся генетически (Reineke et all., 1999). Учитывая незначительные генетические различия между европейскими популяциями этого фитофага, вероятно, в эволюционном плане европейские популяции возникли сравнительно недавно.

Азиатские популяции непарного шелкопряда из разных географических регионов также отличаются друг от друга генетически. Причем, уровень полиморфизма возможной популяции-основателя (Япония) особенно высок. Это, возможно, свидетельствует о более длительном эволюционном периоде этой популяции.

Уровень генетических различий прямо пропорционален физическому расстоянию между популяциями.

Поэтому можно заключить, что каждая географическая популяция непарного шелкопряда незначительно отличается от другой генетически. Доказательства этому вполне достаточны.

С востока на запад постепенно изменяются морфологические, экологические и биологические параметры популяций непарного шелкопряда. Изменяется средний размер имаго, средняя плодовитость, температура, необходимая для холодовой диапаузы и ее продолжительность, способность к активному полету самок и многие другие.