



УДК 575.21

Е.П. Климец¹, И.А. Мартысюк²

¹канд. биол. наук, доц., доц. каф. зоологии и генетики

Брестского государственного университета имени А.С. Пушкина

²канд. пед. наук, доц., доц. каф. зоологии и генетики

Брестского государственного университета имени А.С. Пушкина

ИСТОРИЯ ФЕНЕТИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА (*LEPTINOTARSA DESEMLINEATA* SAY)

В статье изложена история фенетических исследований по формированию ареала колорадского жука в Старом Свете. Сделан анализ работ по выбору фенотипов и фенотипов для выделения внутривидовых группировок в формирующейся части ареала. В изменчивости рисунка на дорзальной стороне тела выделены четыре пары альтернативных вариаций и установлен доминантно-рецессивный моногенный характер их наследования. По частотам двух пар альтернативных фенотипов (A/A – U, V – W) в юго-западной части Беларуси выделены внутривидовые группировки, соответствующие понятию популяции. Обоснована необходимость дальнейших исследований по изучению фенотипов вида.

Введение

Для поддержания существования живого видового многообразия особое значение имеет популяционный уровень, через который осуществляется поток наследственной информации, обеспечивающий преемственность поколений в пространстве и времени, что обеспечивает поддержание популяционного гомеостаза и, в конечном итоге, выживание вида. Популяционный генофонд – совокупность той наследственной информации, которая передаётся от родителей к потомкам и сохраняется во времени и в условиях нормально колеблющейся среды. Однако в резко меняющихся условиях под действием всё усиливающихся нагрузок генетическая структура популяции претерпевает значительные изменения [1]. В связи с этим одной из важнейших задач популяционной биологии является изучение структуры и динамики популяций живых организмов в условиях антропогенной нагрузки, что необходимо для решения ряда теоретических проблем, а также практических разработок [2].

Изучение изменчивости окраски и рисунка на дорзальной стороне тела колорадского жука

Фенооблик колорадского жука определяется фоновой окраской и пигментными пятнами, формирующими рисунок. Фоновая окраска связана с накоплением каротиноидов и варьирует от светло-желтой до темно-коричневой. При поедании колорадским жуком листьев картофеля содержащиеся в них каротиноиды не перевариваются, а в неизменном виде переходят через стенки кишечника и накапливаются в гемолимфе или надкрыльях [3]. Рисунок формируют азотсодержащие пигменты, синтезируемые самим организмом.

Изучением фоновой окраски у колорадского жука занимались многие исследователи. Наиболее детально окраска у колорадского жука была изучена Тауэром [4; 5]. По интенсивности окраски тела Тауэр выделил несколько групп жуков: ксантисты (желтоокрашенные), руфинисты (красноокрашенные), меланисты (черноокрашенные) и альбиносы (светлые). Р.С. Ушатинская отмечает, что меланизация или, наоборот, усиление светлой окраски может происходить за счет изменения основного фона окраски жуков в результате накопления ими темных пигментов в покровах [6]. Кроме того, тем-



ная окраска может усиливаться за счет увеличения или слияния черных или темно-коричневых пятен и полос тела, т.е. возникают меланисты. Альбиносы – это жуки с полным отсутствием рисунка.

Тщательное изучение изменчивости рисунка колорадского жука в Новом Свете (США) проведено Тауэром в конце XIX и в начале XX вв. У рода *Leptinotarsa* по размеру, форме, количеству и интенсивности пигментных пятен на голове Тауэр выделил 16 различных вариантов рисунка. На переднеспинке им выделено 30 различных форм по расположению полос и точек, а также интенсивности проявления пигмента. На элитрах учитывались интенсивность окраски продольных полос, характер их расположения и слияния, а также прерывистость. Всего отмечено около 30 вариантов рисунка [4].

Наиболее значительные исследования по изменчивости рисунка у жуков Западной Европы провели Кризон (1946), а также Jermy и Saringer (1955). Кризон изучал изменчивость рисунка элитр и показал многообразие форм в зависимости от характера слияния полос у основания и вершины элитр, образования поперечных перевязей и изгибов. Кризон отмечал также варьирование длины полос на элитрах [7].

Ерми и Сарингер изучали вариабельность рисунка на переднеспинке и элитрах. Учитывая особенности расположения, характер изгиба продольных полос и возможность их слияния с близко расположенными точками, они выделили на переднеспинке у колорадского жука 12 вариантов рисунка, а на элитрах 8. Работа иллюстрирована фотографиями, а не рисунками. Никаких обозначений элементов сложного рисунка авторы не дают [8].

Из отечественных исследователей первым дает схематическое описание расположения пигментных пятен на переднеспинке и полос на элитрах у колорадского жука Н.Н. Богданов-Катьков, но он не описывает изменчивости рисунка [9]. Первой работой по изменчивости рисунка на переднеспинке является работа Б.В. Яковлева, в которой проанализированы 1 000 жуков первых очагов на территории бывшего СССР [10]. Б.В. Яковлев выделил 20 типов рисунков на переднеспинке. На 15 рисунках отражена вариабельность продольных полос на переднеспинке, а на пяти – степень вариабельности боковых пятен.

Первая попытка выделить составные элементы, образующие сложный рисунок на переднеспинке у колорадского жука сделана Ф.С. Кохманюком и Е.П. Климец [11]. Авторы показывают некоторые направления изменчивости рисунка, частоты встречаемости отдельных элементов в выборках, а также динамику некоторых типов рисунка за шестилетний период. Впервые предложена схема записи фенотипов в виде формулы и введены буквенные обозначения отдельных элементов рисунка. В дальнейшем Кохманюком была унифицирована схема расположения пигментных пятен на переднеспинке колорадского жука, введена новая система обозначений вариаций рисунка и модернизирована формула их записи [12].

А.И. Соколов, изучив вариабельность продольных полос на переднеспинке колорадского жука (изгиб, размер) и возможность слияния их с близко расположенными точками, выделил 32 варианта рисунка [13].

В основу формирования основных типов рисунка на переднеспинке колорадского жука Ю.А. Малоземов положил изменчивость центральных продольных полос, а также возможность слияния их с симметричными точками в передней части переднеспинки и присутствие или отсутствие центральной несимметричной точки в нижней части переднеспинки [14]. Учитывая вышеизложенную изменчивость элементов рисунка переднеспинки, Ю.А. Малоземов выделил 8 типов рисунка на переднеспинке у колорад-



ского жука. На элитрах он отмечает всего одну форму – сросшиеся две полосы в нижней части элитр.

С.Р. Фасулати, используя схему рисунка переднеспинки, предложенную Ф.С. Кохманюком, выделяет 9 вариантов комплексов рисунков на основе изменчивости вертикальных полос А и точек В и Р [15]. На элитрах С.Р. Фасулати выделяет 4 типа рисунка, а Н.А. Овчинникова выделяла всего 2 типа рисунка, или 2 фена на элитрах по характеру соединения продольных полос у вершины элитр [16]. Исходными элементами рисунка переднеспинки являются одиночная линия или пятно, которое варьирует, увеличиваясь в размерах и количестве, считает И.В. Еремина [17]. В изменчивости отдельных элементов рисунка она выделяет параллельные ряды изменчивости.

Большинство исследователей, занимающихся изучением рисунка на дорсальной стороне тела у колорадского жука, отдельные элементы рисунка называют вариациями, типами, но не фенами, так как абсолютно точно выделить фены можно только при генетическом анализе. Генетическим анализом выявляется дискретность фенотипа в виде элементарных признаков или фенов, соответствующих молекулярной дискретности генных продуктов, которые в конечном итоге и ответственны за все процессы в клетке и организме [18]. Дискретность фенотипа колорадского жука отмечена рядом авторов: [12; 15; 16].

Выделение фенов и изучение характера их наследования

Присутствие того или иного фена может маркировать присутствие в генотипе (и, соответственно, в генофонде) одного из аллелей нескольких, а иногда многих генов. Следовательно, фены могут быть использованы как признаки-маркеры генотипа [19]. Н.А. Овчинникова и Г.В. Маркелов установили моногенный характер наследования по типу полного доминирования одной пары альтернативных признаков на элитрах колорадского жука, которые можно считать фенами, отражающими часть генотипа [16].

Путь от гена к признаку достаточно сложный, и сам факт транскрипции конкретного локуса еще не означает, что контролируемый им признак найдет выражение в фенотипе. Гены лишь обеспечивают возможность для проявления фенотипа, доставляя программу для его создания в разных условиях. В фенотипе никогда не реализуются все генетические возможности, фенотип каждого организма есть лишь частный случай проявления его генотипа в конкретных условиях развития. В эти условия входит как внешняя, так и генетическая среда [20]. Фенотип многоклеточного организма рассматривается сейчас «не как мозаика признаков, контролируемых отдельными генами, а как общий продукт взаимодействия многих тысяч генов в онтогенезе» [21].

К построению взрослого функционирующего организма из оплодотворенного яйца приводят сложные процессы развития, связанные между собой в систему, которую К. Уоддингтон назвал «эпигенотипом» [22]. Под «эпигенотипом» понимается система путей развития, каждый из которых ведет к одному из компонентов взрослой формы.

В цепи «ген – признак» протекают сложные процессы, поэтому непонятная до сих пор механика процессов наследственного осуществления (пути от гена к фену) определяет многие трудности выявления фенов как маркеров генотипа. Учитывая всю сложность взаимоотношений генотипа и фенотипа (гена и фена), возможно использование фенов лишь в качестве широких маркеров, поскольку присутствие того или иного фена может маркировать присутствие в генотипе одного из аллелей нескольких, иногда многих генов [19].



Использование фенов как признаков-маркеров генотипа осложнено еще существованием псевдофенов, или «ложных» фенов. По определению А.В. Яблокова, «ложные фены – это такие признаки фенотипа, которые не могут маркировать данный генотип вообще, а являются маркерами каких-то внешних условий» [19].

Сложность взаимоотношений гена и признака подтверждается лабораторными экспериментами, которые проводил С.Р. Фасулати с колорадским жуком. Проведенная система скрещиваний жуков, маркированных шестью феноформами, показала отсутствие единообразия фенотипического состава потомства, а также зависимость фенотипического состава потомства от фенотипической принадлежности родителей, географической и сортовой принадлежности исходной популяции вредителя, и не позволила установить характер наследования изучаемых феноформ [15]. На наш взгляд, сделанные выводы объясняются не только полигенным характером наследования рисуночных форм у колорадского жука, но и тем, что С.Р. Фасулати изучал наследование не фенов, а их комплексов.

Проведённые нами исследования по изучению изменчивости рисунка на дорзальной стороне тела позволили, на наш взгляд, разработать удачную схему расположения и систему кодирования дискретных элементов, которая представлена на рисунке 1.

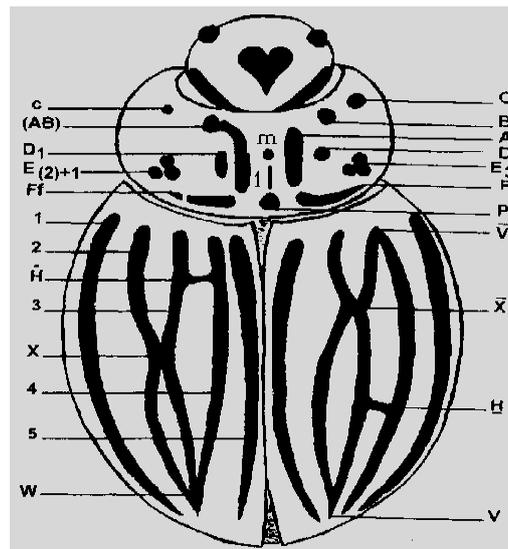


Рисунок 1. – Схема расположения элементов меланинового рисунка на переднеспинке и элитрах колорадского жука

Генетический анализ наследования отдельных элементов рисунка переднеспинки и элитр позволил установить характер наследования четырёх пар альтернативных признаков. Для выявления генетической детерминации вариаций было проведено скрещивание 10 пар жуков. Схема скрещивания полностью определена фенотипами жуков, полученных в лабораторных условиях и вступивших в копуляцию.

Анализ фенотипов родительских особей и первого поколения позволил выделить три группы вариаций. Одна группа вариаций в разном их сочетании при скрещивании дает четкое стабильное закономерное расщепление. Вторая группа вариаций дает широкий спектр расщепления в первом поколении по сравнению с родительскими формами, маркированными одинаковыми или альтернативными вариациями. Третья груп-



па – редкие вариации и комплексы, отмеченные у единичных особей F1 и родителей и также не обнаруживающие четкого закономерного расщепления.

Результаты анализа по наследованию четырех пар альтернативных вариаций рисунка на переднеспинке и элитрах показали четкое закономерное расщепление. При анализе вариаций A/A и U учитывалось слияние полос A внизу или полосы не сливаются. В вариациях P+ и P–, M+ и M– – присутствие или отсутствие элемента. В вариациях V и W – полное слияние 3 и 4 полос и 2, 3, 4 полос – вершины элитр.

Результаты по скрещиванию родительских пар, маркированных альтернативными вариациями A/A и U, P+ и P–, M+ и M–, V и W, и их статистическое сравнение показали, что эти вариации наследуются моногенно и наблюдается явление полного доминирования. Вариация A/A, P+, M+, V – доминантные, а U, P–, M– и W – рецессивные. Эти вариации четко выделяются, альтернативны, наследуются и поэтому могут быть использованы для изучения внутривидовой дифференциации и динамики генетической структуры популяций колорадского жука.

Пространственная дифференциация колорадского жука

Фенетические методы, основанные на выделении и учете частот фенотипов, позволяют выделить популяции как реальные устойчивые естественно-исторические совокупности особей данного вида. Это можно сделать, исходя из определения популяции как минимальной самовоспроизводящейся группы особей, на протяжении эволюционно длительного времени населяющей определенное пространство, образующей самостоятельную генетическую систему.

Объективное выделение популяций в природе возможно по сохранению и перепаду частот генотипов (аллелей) в изучаемых группах особей, а посему использование фенотипов, являющихся маркерами генотипа, может быть эффективным приемом для выделения популяций в природе. Так, если в природе обнаруживаем группу особей, сохраняющую на протяжении многих поколений стабильность фенотипических характеристик, то такую группу можно считать популяцией, в отличие от группы особей, выделяющихся лишь в определенные годы, но не сохраняющей стабильности частот фенотипов на протяжении хотя бы нескольких поколений [2].

Фенетический подход при изучении пространственной структуры колорадского жука был использован рядом авторов [11; 13; 15; 16], однако до сих пор нет четкой картины о дифференциации ареала этого вида. А.И. Соколов и С.Р. Фасулати, изучая фенотипическую географию колорадского жука с целью выделения популяций, использовали практически одни и те же вариации рисунка, но за разные годы. Оказалось, что выделенные ими границы популяций на территории Европейской части СНГ не совпадают (рисунок 2). Картограмма границ популяций, выделенных А.И. Соколовым и С.Р. Фасулати, составлена нами на основании текстового описания авторов [13; 15].

А.И. Соколов по частотам 32 вариаций (автор считает их фенотипами) на переднеспинке у колорадского жука выделил четыре популяции: западную (Западная Украина, западная часть Беларуси, Прибалтика, северо-запад Нечерноземной зоны); украинскую (левобережье Украины); центральную (ЦЧО, южная и центральная части Нечерноземной зоны); северную (севернее Ивановской области) [13]. Каждая популяция характеризуется специфичным разнообразием фенотипов. Наибольшее разнообразие фенотипов свойственно первой популяции (26), а наименьшее – северной (16). С.Р. Фасулати на территории Европейской части бывшего СССР по частотам 9 фенотипических комплексов



на переднеспинке у колорадскаго жука выдзелілі 5 папуляцый, граніцы якіх паказаны на рысунке 2 [15].

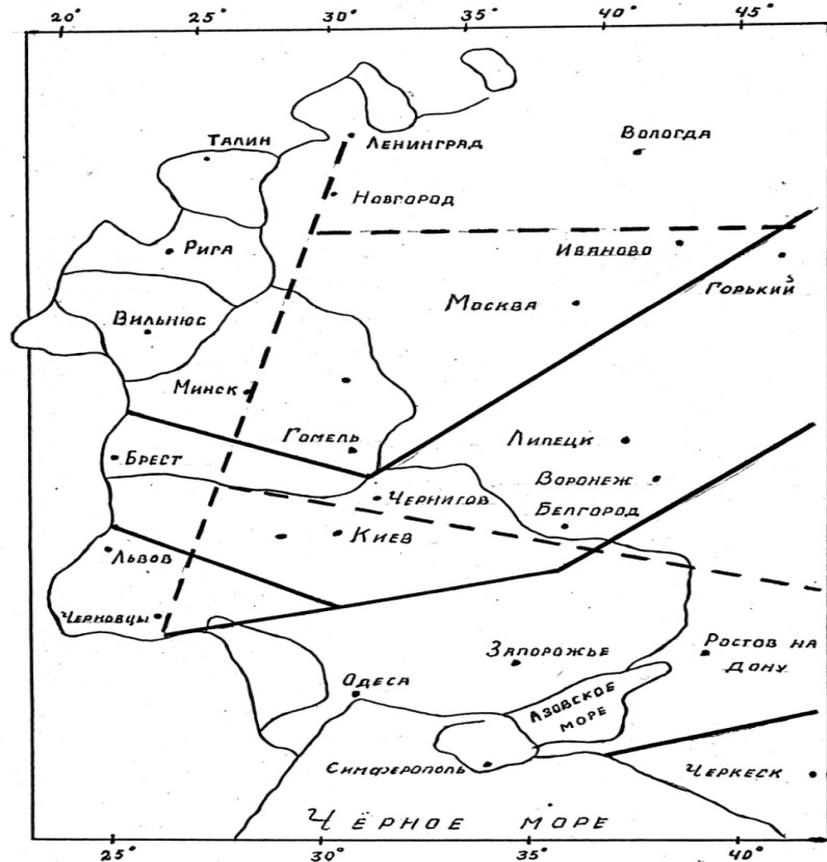


Рисунок 2. – Граніцы папуляцый колорадскаго жука
в Еўрапейскай частцы СНГ, выдзеленыя рознымі аўтарамі:
----- Соколов (1979)
————— Фасулаті (1987)

Ф.С. Кохманюк лічыць, што на тэрыторыі Усходня-Еўрапейскай часткі арэала колорадскаго жука можна выдзеліць 5 папуляцый, прычым Западную і Цэнтральную папуляцыі, выдзеленыя А.І. Сокаловым, лічыць неабходным раздзяліць на тры [12]. Р.М. Зелеев, іспользуючы фэнакамплэксны пераднеспінкі і надкрыльевы колорадскаго жука, выдзяляе внутривидовыя групіроўкі ў асяродках Казані, аднак ранг іх не ўточняе [23].

Несовпаўненне выдзяляемага ліку папуляцый (і папуляцыйных граніц) у розных аўтараў можна аб'ясніць тым, што ў адным выпадку аналізуецца невялікае ліку жукаў, сабраных на шырокай тэрыторыі (А.І. Сокаловым прааналізавана ўсяго 2 000 жукаў), а ліку ўлічываемых фэнакамплэксаў дастаткова вяліка – 32 + рэдкае фэны. Вельмі верагодна, што некаторыя фэнакамплэксны ў малых выбарках могуць адсутнічаць. Другім крыніцам неточнасцей можа быць параўнанне даных, атрыманых за кароткія і непаставімыя між сабой перыяды часу, а таксама ў сувязі з тым, што фэнацічная структура выборок з розных папуляцый можа мяняцца, так як ко-



лорадский жук испытывает постоянное сильное антропогенное воздействие и особенно вследствие проводимых с ним мер борьбы.

Для выделения популяций необходим анализ фенетической структуры ряда поколений вида на разных территориях за несколько лет. Имеющиеся у нас материалы позволили провести микрофеногеграфическое изучение колорадского жука на территории Брестской области за период с 1981 по 1990 гг.

Фенетическая структура колорадского жука юго-западной части Беларуси

Имеющиеся коллекционные сборы колорадского жука из разных районов Брестской области за разные годы позволили дать оценку внутривидовой дифференциации вида в юго-западной части Беларуси. Систематическое изучение географической изменчивости в 17 районах области проводилось с 1981 г. по 1990 г. по частотам двух пар альтернативных фенов $A/A - U$, $V - W$, наследование которых установлено как моногенное с явлением полного доминирования.

Ежегодное сравнение выборок между собой и оценка данных по частотам двух пар альтернативных фенов методом χ^2 показывает достоверные различия между выборками северо-восточных, центральных и юго-западных районов. Однако закономерной дифференциации не обнаруживается, так как некоторые близко расположенные выборки иногда статистически различаются, а более удаленные – нет. Это не позволяет уверенно провести границы между наметившимися группировками. На изучаемой территории ежегодно формируются какие-то мелкие группировки, которые на следующий год могут исчезать, следовательно, они не соответствуют понятию популяции.

Обобщенные данные по каждому району за весь период изучения показали закономерную картину распределения частот фенов. Рецессивных фенов U и W в любой выборке и за любой год оказывается значительно меньше, чем доминантных A/A и V . Средний процент рецессивного фена W за 10-летний период наблюдений самый низкий, даже в сравнении с другим рецессивным феном U , процент которого тоже невысок. Сравнение выборок по средним значениям альтернативных фенов позволяет по распределению средних многолетних значений частот фенов $A/A - U$ на территории Брестской области выделить 3 группировки: северо-восточную, центральную и юго-западную (рисунок 3), а по фенам V и W две: юго-западную и северо-восточную (рисунок 4).

Проведенное изучение пространственной и временной динамики частот фенов позволяет предположить, что фены $A - U$ являются маркерами более мелких внутривидовых группировок колорадского жука, так как перепады частот по годам у них более значительны, а фены V и W , обладающие большей стабильностью, вероятно, будут маркировать более крупные группировки. Ранг выделенных трех группировок по частотам фенов $A - U$ на юго-западе Беларуси определить сложно без анализа структуры вида на больших территориях по многим выборкам, расположенным на небольших расстояниях друг от друга.

Таким образом, наше микрофеногеграфическое исследование показало, что на фоне огромной численности и изменчивости изучение внутривидовой структуры колорадского жука должно быть основано на многолетнем сравнении частот фенов. Данные, полученные лишь за 1–2 года (2–4 поколения) могут отразить существование эфимерных, быстро возникающих и исчезающих внутривидовых групп. Для выделения популяций необходимы макрофеногеграфические исследования, так как ареалы популяций довольно велики.

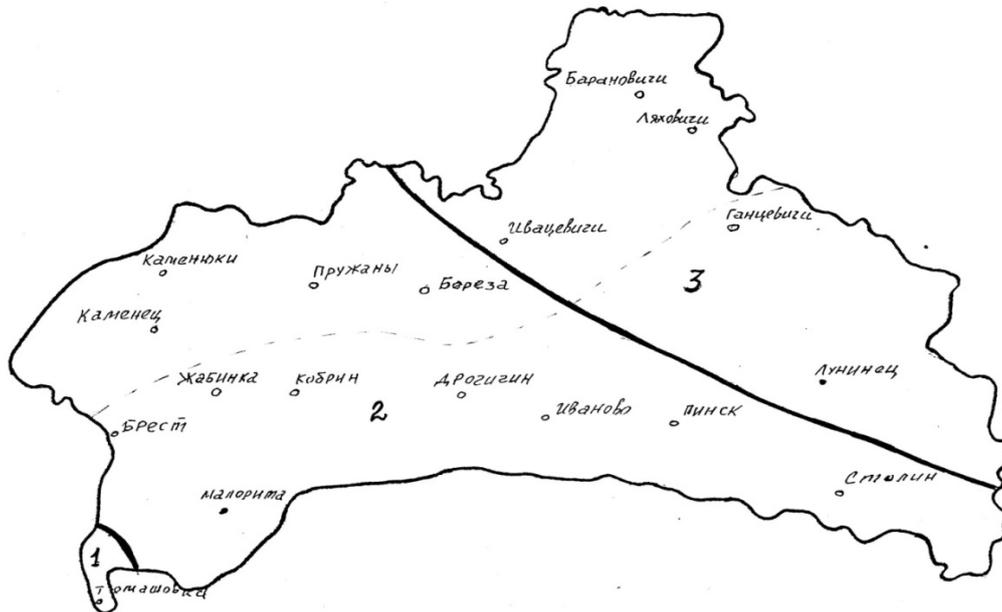


Рисунок 3. – Внутривидовые группировки, выделенные по перепаду средних значений частот альтернативных фенотипов А/А – U за период с 1981 по 1990 гг.



Рисунок 4. – Внутривидовые группировки, выделенные по перепаду средних значений частот альтернативных фенотипов V – W за период с 1981 по 1990 гг.

Заклучение

Анализ фенетических работ по колорадскому жуку показал, что, несмотря на большое количество публикаций, посвященных изменчивости рисунка у колорадского жука, рисунок на голове никто, кроме Тауэра, не изучал, и нет полного описания вариаций рисунка жуков в новом ареале. Это можно объяснить тем, что ряд авторов, выполняя



популяционные исследования, не ставили перед собой цель выделения дискретных вариаций рисунка, а использовали вариации, описанные другими авторами, или же для анализа использовали только наиболее четко выделяемые элементы рисунка, а не все их разнообразие.

Проведенный генетический анализ позволил выявить генетическую детерминацию только четырёх пар альтернативных вариаций рисунка (фенов). Феногеографические исследования ареала колорадского жука весьма противоречивы и не дают полной картины о внутривидовой дифференциации, поэтому дальнейшие фенетические и популяционные исследования этого вида необходимы для разработки стратегии по снижению его вредоносности.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов, Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – М. : Наука, 1983. – 279 с.
2. Яблоков, А. В. Популяционная биология / А. В. Яблоков. – М. : Высш. шк., 1987. – 303 с.
3. Тыщенко, В. П. Физиология насекомых / В. П. Тыщенко. – М. : Высш. шк., 1986. – 299 с.
4. Tower, W. L. An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa* / W. L. Tower. – Washington, 1906. – № 48. – 320 p.
5. Tower, W. L. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa* / W. L. Tower. – Washington, 1918. – Publ. 263. – 384 p.
6. Ушатинская, Р. С. Состояние активной жизнедеятельности и физиологического покоя колорадского жука, их место и роль в жизненном потенциале вида / Р. С. Ушатинская // Колорадский картофельный жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say). – М. : Наука, 1981. – С. 202–250.
7. Grison, P. Les variations de pigmentation des elytres chez le doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say) / P. Grison // Ann. Epiphyt. Ser. Entomol., 1946. – Vol. 12, № 13. – P. 377–382.
8. Jermy, T. A burgonyabodar elleni vedekezés biológiai nehezsegei / T. Jermy, G. Saringer // Magyar tudományos akadémia agrártudományok osztályának közleményei. – Budapest. – 1955. – К. 8, № 1–2. – Ол. 40–44.
9. Богданов-Катьков, Н. Н. Колорадский картофельный жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и его карантинное значение / Н. Н. Богданов-Катьков. – М. ; Л. : Сельхозгиз, 1947. – 198 с.
10. Яковлев, Б. В. Колорадский картофельный жук и меры борьбы с ним / Б. В. Яковлев. – М. : Сельхозгиз, 1950. – 64 с.
11. Кохманюк, Ф. С. О фенетической структуре популяций колорадского жука / Ф. С. Кохманюк, Е. П. Климец // Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии : тез. докл. IV зоолог. конф. БССР. – Минск, 1976. – С. 175–176.
12. Кохманюк, Ф. С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в пределах ареала / Ф.С. Кохманюк // Фенетика популяций : сборник. – М. : Наука, 1982. – С. 233–243.



13. Соколов, А. Изменчивость морфологических признаков колорадского жука / А. Соколов // Вопросы экологии и охраны животного мира нечерномоземной зоны РСФСР. – Иваново, 1979. – С.110–117.
14. Малозёмов, Ю. А. Изменчивость некоторых признаков колорадского жука / Ю. А. Малозёмов // Фауна Урала и Европейского севера : сборник. – Свердловск, 1981. – С. 73–82.
15. Фасулати, С. Р. Внутривидовая структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) и популяционно-биологические аспекты устойчивости к нему сортов картофеля : дис ... канд. биол. наук / С. Р. Фасулати. – Л., 1987. – 159 с.
16. Овчинникова, Н. А. Внутривидовая изменчивость колорадского жука в Липецкой области / Н. А. Овчинникова, Г. В. Маркелов // Биол. науки. – 1982, № 7. – С. 63–67.
17. Ерёмина, И. В. Кибернетическая схема регуляции внутривидовых процессов / И. В. Ерёмина. – М., 1982. – 10 с.
18. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции / С. Г. Инге-Вечтомов. – М. : Высш. шк., 1989. – 592 с.
19. Яблоков, А. В. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости как теоретическая основа фенетики популяций / А. В. Яблоков // Вавиловское наследие в современной биологии : сборник. – М. : Наука, 1989. – С. 27–36.
20. Конюхов, Б. В. Генетика развития позвоночных / Б. В. Конюхов. – М. : Наука, 1980. – 292 с.
21. Конюхов, Б. В. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих / Б. В. Конюхов // Биология развития и управление наследственностью : сборник. – М. : Наука, 1986. – С. 256–267.
22. Wadlington, C. H. The strategy of the Genes / C. H. Wadlington. – London : Allen Unwin, 1957. – 310 p.
23. Зелеев, Р. М. Оценка полиморфизма рисунка переднеспинки и надкрылий колорадского жука, *Leptinotarsa decemlineata* Say, в окрестностях Казани / Р. М. Зелеев // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 3. – С. 316–322.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 28.09.2015

Klimetc E.P., Martysyuk I.A. History Phenetics-Geographical Research Colorado Potato Beetle (Leptinotarsa Decemlineata Say)

The article describes the history of phenetic studies on the formation of the Colorado potato beetle habitat in the Old World. The analysis work at the choice of hair dryers and fenokompleksov to highlight intraspecific groups in forming part of the range. The variability pattern on the dorsal side of the body marked with four pairs of alternative variations and established a dominant-recessive monogenic nature of their inheritance. At frequencies of two pairs of alternative fen ($A/A - U, V - W$) in the south-western part of Belarus marked intra-group corresponding to the concept of the population. The necessity of further studies on the phene pool view.