

В. А. Гайченко¹, В. М. Чайка¹, О. Г. Бунтова², О. Ю. Крайнюк¹¹ Національний університет біоресурсів і природокористування України, Київ² ДСП «Чорнобильський спецкомбінат», Чорнобиль**МІКРОЕВОЛЮЦІЙНІ ЗРУШЕННЯ В ПОПУЛЯЦІЯХ КОМАХ ЗОНИ ВІДЧУЖЕННЯ ЧАЕС ТА ЇХНІ ПОТЕНЦІЙНІ НАСЛІДКИ ДЛЯ АГРОЦЕНОЗІВ ПРИЛЕГЛИХ ТЕРИТОРІЙ**

Вивчено зміни фауністичного складу угруповань комах-хортобонтів та багаторічна динаміка їхнього видового різноманіття в біотопах зони відчуження ЧАЕС. Показано, що на тлі постійних коливань показників видового біорізноманіття, що може бути пов'язано з ходом багаторічної динаміки чисельності видів, спостерігалась чітка тенденція до збільшення рясності видів комах, що підтверджує розроблені раніше прогнози. На прикладі колорадського жука доведено, що зміна спектра живлення комах-фітофагів в умовах радіоактивного забруднення досить швидко відбивається на фенотипічній структурі популяції внаслідок інтенсифікації мікроеволюційних процесів. Добір спрямовано на виживання агресивних внутрішньопопуляційних угруповань, які характеризуються підвищеним міграційним потенціалом, високою інтенсивністю живлення та зменшенням маси особин. Міграція та поширення комах з напівприродних стацій зони відчуження в агроценози прилеглих територій може призводити до процесів гібридизації різних угруповань, що обумовлює збільшення генетичного потенціалу комах-шкідників.

Ключові слова: радіоактивне забруднення, перелоги, ентомокомплекс, трофічні зв'язки, мікроеволюція, агресивність популяцій.

Вступ

Комплексною Українською програмою з ліквідації наслідків аварії на ЧАЕС упродовж 20 років передбачалося дослідження впливу комплексу факторів, що склалися в зоні відчуження ЧАЕС (далі –ЗВ) на біоценози перелогів, що формуються, посівів і плодкових насаджень. Аналіз накопичених даних про екологічний стан ЗВ свідчить, що, не зважаючи на підвищений радіаційний прес, стан фауністичної компоненти екосистем не лише не погіршився, а й суттєво поліпшився [6, 7]. Це впливає із закону внутрішньої динамічної рівноваги [8] – будь-яка зміна середовища неминуче призводить до формування природних ланцюгових реакцій, спрямованих у бік нейтралізації здійсненої зміни, що й неодноразово відзначалось для флори і фауни ЗВ. В умовах постійного генезису екологічних характеристик середовища спеціалізовані популяції втрачають пластичність. Генетична програма адаптогенезу (особливо в умовах радіоактивного забруднення біоценозів) не забезпечує існуючим фенотипічним структурам можливість адаптивно відповідати на умови добору [9]. У цих умовах рівень генетичної мінливості компенсується механізмами популяційної динаміки, що забезпечує протікання мікроеволюційних процесів – добір адаптивних генетичних структур. Поділ виду на локальні популяції з характерними генотипічними структурами [8] припускає існування версій видової програми адаптогенезу сформованих тиском адаптогенезу і забезпечуючих максимальну адаптацію місцевих популяцій до специфі-

чних умов існування. У цьому сенсі комплексний вплив екологічних чинників ЗВ – радіоактивне забруднення, припинення господарської діяльності, перехід комах на широкий спектр диких кормових рослин – може призвести до формування агресивних популяцій головних шкідників сільського господарства в зоні Полісся, міграція яких на прилеглі території здатна обумовити ризики надзвичайних ситуацій.

У дослідженнях основних напрямків відповіді окремих видів і фауністичних комплексів ЗВ виявлена певна інтенсифікація мікроеволюційних перетворень у популяціях ряду видів тварин, імовірно, через зміну норми реакції у відповідь на зміну умов навколишнього середовища [5].

Процеси адаптації, за яких відбувається зміна генетичної структури, зазвичай розглядаються як мікроеволюційні процеси. До них, зокрема, відносять і сукупність процесів формоутворення всередині виду (внутрішньовидової дивергенції), що врешті-решт закінчуються видоутворенням [1, 2]. В якості індукторів мікроеволюційних перетворень у популяціях можуть виступати будь-які біотичні та абіотичні чинники навколишнього середовища, що справляють обмежуючий вплив на популяцію і тим самим визначають той чи інший вектор природного добору. Дослідження мікроеволюційних процесів у популяціях комах має особливе значення з урахуванням господарського значення їхніх шкідливих видів в умовах агробіоценозів [3]. Відомі приклади виникнення внутрішньовидових форм комах-шкідників, яким притаманна підвищена агресивність [4].

© В. А. Гайченко, В. М. Чайка, О. Г. Бунтова, О. Ю. Крайнюк, 2016

Матеріал та умови дослідження

Матеріалом до вивчення структури ентомокомплексів ЗВ та особливостей динаміки видового різноманіття комах-хортобійців слугували багаторічні збори ентомологічного матеріалу за класичними методами косіння і пасток із наступним камеральним визначенням комах. Основна увага була приділена перелогам ЗВ з високою щільністю забруднення ґрунту за ^{137}Cs біля с. Чистоголівка (3,2 МБк·м⁻² станом на 1986 р.).

Об'єктом дослідження зміни фенотипічної структури та фізіологічних параметрів був обраний картопляний колорадський жук *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 – комахи з ряду жорсткокрилих (*Goleoptera*), родини листоїди (*Chrysomelidae*) – четверта за чисельністю родина ряду твердокрилих, головний з економічної точки зору шкідник картоплі в Україні. Колорадський жук – типовий олігофаг, спектр живлення якого обмежено рослинами родини пасльонових (*Solanaceae*), але надає перевагу картоплі. За відсутності картоплі в умовах напівприродних ценозів жук може жити на блекоті, беладонні, пасльоні, дурмані та інших видах диких пасльонових [10].

Дослідну вибірку комах із ЗВ збирали на самосівах картоплі в районі селища Поліське 2, зі щільністю забруднення ґрунту за ^{137}Cs 1,3 МБк/м²; контрольну – на плантаціях картоплі дослідних полів Інституту картоплярства НААН (сmt. Немішаєве), щільність забруднення ґрунту 29 кБк/м². Середня питома активність вегетативних частин кормових рослин на дослідній ділянці (самосів картоплі та дикі пасльонові) становила за ^{137}Cs 160 Бк/кг та 334 Бк/кг відповідно, а на контрольній ділянці сmt. Немішаєве (картопля) – 102 Бк/кг.

У лабораторних умовах оцінювали такі фенотипічні показники, як маса імаго, інтенсивність живлення, потенціал міграційної активності.

Інтенсивність живлення імаго колорадського жука визначали індивідуально на підставі оцінки кількості з'їденого корму за фіксований проміжок часу. Відібраних жуків попередньо зважували на аналітичних вагах, розсаджували в гігrostати й витримували в режимі голодування 24 год. Потім у кожний гігrostат поміщали відкалібрований за площею та масою листок картоплі. Одночасно в порожній (без жуків) гігrostат вкладали 5 аналогічно відкаліброваних листків картоплі для визначення кількості вологи, що випаровувалася. Через фіксований проміжок часу листя зважували. Інтенсивність живлення розраховували за формулою

$$I_x = \frac{m_{\text{дг}} - m_{\text{вв}} - m_{\text{пг}}}{t},$$

де $m_{\text{дг}}$ – маса корму до годівлі; $m_{\text{пг}}$ – маса корму після годівлі; $m_{\text{вв}}$ – маса вологи, що випарувалася; t – тривалість живлення; I_x – інтенсивність живлення.

Потенціал міграційної активності досліджували інструментальним методом. Для цього в лабораторії була створена установка для реєстрації і кількісної оцінки локомоторного зусилля комах. Функціонування пристрою базувалося на перетворенні тензодатчиком локомоторного зусилля, що розвиває жук, в електричну напругу. Для цього голодного жука розміщали на арені ольфактометра. До пронотума жука за допомогою важільного з'єднання кріпили тензодатчик. Через ольфактометр зі швидкістю 0,1 м/с продувалося повітря, насичене запахом листя картоплі. Сигнал тензодатчика подавався на підсилювач постійного струму й реєструвався на діаграмній стрічці самописця НЗ38-6П. Величина електричного сигналу була пропорційна локомоторному зусиллю жука і слугувала показником потенціалу міграційної активності.

Результати та їхнє обговорення

До аварії на ЧАЕС природні і штучні екосистеми займали більш 80 % території ЗВ. З них площа лісів становила 36 %, богарних агроценозів – 27 %, луків і боліт – 18 %. Більш 10 % території займали меліоративні землі [11].

За період, що минув після виведення орної землі з обробітку, фітоценоз перелогів у ході сукцесії пройшов за перші 3 роки бур'янову стадію, далі – бур'яно-пирійну, лучно-пирійну та лучну стадії. За період спостережень на перелогам ЗВ (с. Чистоголівка) було виявлено представників більш 40 таксонів комах (рис. 1).

Структурно ентомокомплекс складався з константно-домінантних таксонів (представники ряду *Diptera*, мухи-фітофаги), таксонів, домінування яких проявлялося спорадично в деякі роки (ряди *Thysanoptera*, *Triptidae*; *Homoptera*, *Aphididae*; *Cicadelidae*). Крім того, були присутні константні таксони з відносно низькою щільністю популяцій (*Hemiptera*, *Nabidae*) та малочисельні таксони, які виявлялися тільки в роки із сприятливими агрокліматичними умовами для розвитку комах. Таким чином, в ентомокомплексі перелогів було виявлено більшість видів, які в доаварійний період склали угруповання головних шкідливих комах агроценозів польових культур. Цікавим є те, що в ентомокомплексах ЗВ упродовж усього періоду спостережень доміну-

вали фітофаги. Останнє повністю збігається з отриманими раніше експериментальними даними і прогнозом стану фауністичних і флористичних комплексів [25, 26], які свідчили про пе-

реважуючу роль у зміні структури ентомокомплексів господарської діяльності, аніж вплив радіоактивного забруднення території.

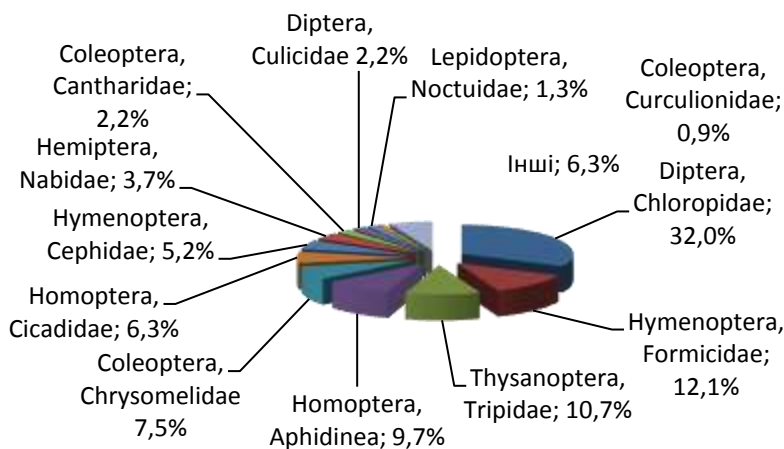


Рис. 1. Таксономічна структура ентомокомплексу перелогів (с. Чистоголівка). (Див. кольоровий рисунок на сайті журналу).

Як свідчать отримані нами дані (рис. 2), за період спостережень кількість особин фітофагів і ентомофагів, яких виявляли на перелогах, була мінімальна у 1995 - 1997 рр. У подальшому спостерігались постійні коливання показників чисе-

льності, що може бути обумовлено впливом погодних умов сезонів вегетації, багаторічною динамікою популяцій тощо. Показники максимальної чисельності відрізнялись від мінімальної майже у 12 разів.

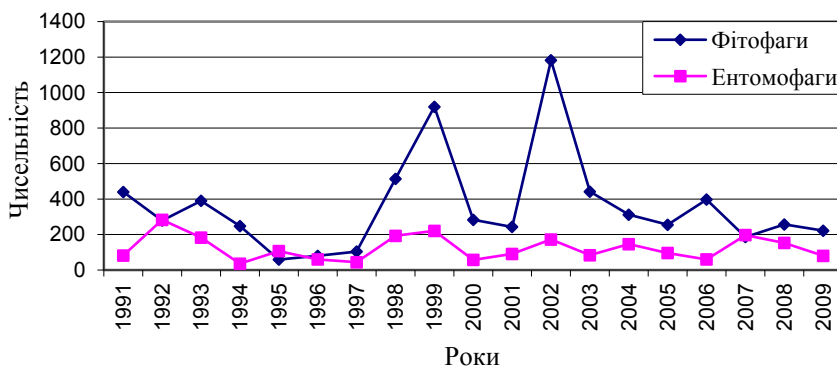


Рис. 2. Багаторічна динаміка рясності комах-хортобонтів на перелогах с. Чистоголівка: ордината – показник чисельності комах на 100 помохів сачком. (Див. кольоровий рисунок на сайті журналу).

Показники видового біорізноманіття суттєво залежали від стадій вторинної сукцесії, яка визначає біорізноманіття фітоценозів (рис. 3). Так, наприклад, за період спостережень на початку бур'яно-пирійної стадії сукцесії рясність видів фітофагів і ентомофагів була мінімальна. У подальшому на тлі постійних коливань показників видового біорізноманіття, що може бути пов'язано з ходом багаторічної динаміки чисельності видів, спостерігалась чітка тенденція до збільшення рясності видів комах. Так, наприклад, на 14 рік після виведення землі з обробітку

показники видового багатства комах-фітофагів в порівнянні з 1995 р. збільшились майже в 5 разів.

Відмінності багаторічного ходу показників чисельності та біорізноманіття можна пояснити механізмами екологічної регуляції угруповання комах. Чисельність у першу чергу залежить від екологічної ємності біотопу, тоді як показники біорізноманіття – стану фітоценозу. Результати досліджень свідчать, що утворення на місці колишніх агроценозів напівприродних екосистем сприяє збереженню і відтворенню рівня ентомологічного біорізноманіття.

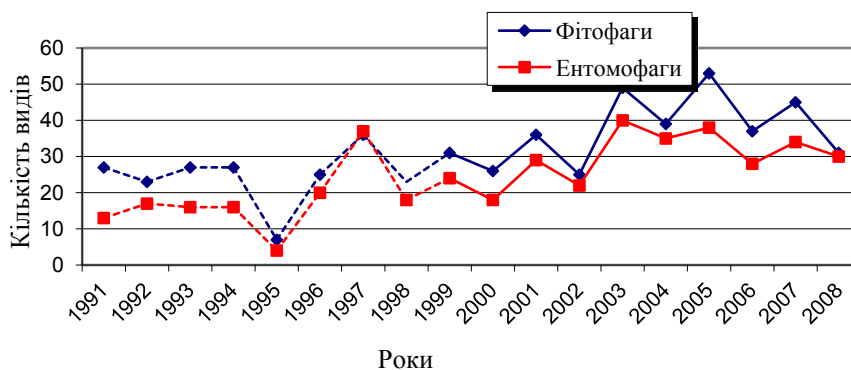


Рис. 3. Багаторічна динаміка показників видового різноманіття комах-хортобійців на перелогах ЗВ. (Див. кольоровий рисунок на сайті журналу.)

Трофічні зв'язки комах-фітофагів знаходяться під постійним контролем комплексу екологічних факторів, серед яких вплив господарської діяльності зараз вважають одним із самих потужних. Теоретично обґрунтовано декілька шляхів еволюції спектра живлення комах [12]:

1. Оліго- або поліфаги набувають більш вузьку спеціалізацію за рахунок звуження спектра живлення.

2. Комахи переходять на нові об'єкти живлення втрачаючи зв'язки із традиційними кормовими рослинами. Це може бути наслідком активного впливу господарчої діяльності, зникнення традиційних кормових рослин або пов'язано зі зміною умов мешкання.

3. Розширення спектра живлення за рахунок включення нових об'єктів та збереження старих. Це один із шляхів виживання виду в екологічних умовах, що змінюються. Таким видам, перш за все поліфагам, притаманний високий еволюційний потенціал.

Слід відзначити, що поведінка комах – складний, лабільний комплекс адаптивних реакцій, який обумовлює екологічну пластичність популяцій, дозволяє кохам упродовж різних геологічних епох виживати та еволюціонувати разом із середовищем мешкання, з успіхом чинити опір антропогенним чинникам [16]. На нашу думку, шляхи еволюції спектра живлення комах більш складні, ніж наведене вище теоретичне обґрунтування. Раніше за допомогою електрофізіологічних досліджень ольфакторних реакцій імаго колорадського жука до запаху листя різних генотипів картоплі було показано, що ранжирування рослин, яким віддають перевагу комахи, для кожної особини в популяції носить індивідуальний, імовірно, генетично закріплений характер. Оцінка електрофізіологічних реакцій дала змогу виділити два характерних і різноманітні проміжні типи аналізу привабливості рослин для живлення. Приблизно 56 % особин у популяції мають

невисокий (не більш 4) індекс співвідношення реакцій на найбільш і найменш атрактивні генотипи. Це так звані генералісти, яким властива низька диференціальна чутливість реакцій аналізатора до різних генотипів картоплі. У той же час популяція включає групу комах (до 20 %) спеціалістів, для яких характерна висока диференціальна чутливість реакцій нюху (індекс 10 - 15). Структурне угруповання генералістів є специфічним генофондом популяції. Воно є основою для заповнення трофічних ніш у резервних асоціаціях кормових рослин. Ця популяційна структура може слугувати основою для перебудови генотипичної структури популяції в умовах зміни кормових рослин [17].

Отримані результати дають змогу дійти висновку, що після припинення господарської діяльності в ЗВ популяції шкідливого ентомокомплексу достатньо швидко повернулися до живлення дикими родичами культурних рослин. Таким чином, завдяки широкій поліморфності за різними фенотипічними ознаками популяції комах-фітофагів достатньо швидко адаптуються і переходять до живлення культурними (більш енергетичними) рослинами, а після припинення господарської діяльності швидко реадaptуються до живлення дикими родичами культурних рослин.

Взаємодія комплексу генів і чинників середовища обумовлюють безперервний розподіл фенотипів у природних популяціях. Цей розподіл, як правило, підпорядковується функції нормальної або логнормальної залежності. У стабільних умовах середовища мешкання проміжні варіанти (модальні) фенотипів у популяціях залишають більше нащадків, ніж крайні. Генетичні рекомбінації в кожному поколінні збільшують мінливість популяції, а стабілізуючий добір знижує її приблизно до рівня попереднього покоління. В умовах середовища, що змінюється, модальні фенотипи можуть виявитися менш пристосованими. Якщо на популяцію буде діяти спрямова-

ний добір, модальний ранг може зрушитися в напрямку рідкісного фенотипу, більш адаптивно до нових екологічних умов [18, 25].

Для аналізу фенотипічної структури популяції необхідна генералізація даних про складові фенотипи. За таких умов поряд із використанням традиційних маркерів-фенів – дискретних, генетично детермінованих ознак – може бути корисним використання загальноприйнятих показників фізіологічного стану організму, який визначається генетичною структурою. Порівняльний аналіз фізіологічних показників контрольної і дослідної популяції колорадського жука представлено на рис. 4.

Як видно з наведених даних, маса імаго в контрольній і дослідних вибірках коливалася від 70 до 230 мг. Спектр мас шкалювали за 6 діапазонами: до 100 мг, потім із кроком 20 мг – 120, 140, 160, 180, 200 мг (див. рис. 4, А).

Необхідно відзначити, що така фенотипічна ознака, як маса, у наших дослідях відповідала нормальному розподілу, однак частоти в модальному ранзі і на межах спектра в досліджених популяціях відрізнялися. Для «чорнобильської» популяції модальний ранг становив 120 - 140 мг, тоді як для контролю – 160 - 180 мг.

Отримані результати дозволяють зробити висновки, що добір у «чорнобильській» популяції на відміну від контрольної спрямований у бік виживання особин із низькою масою.

Аналіз даних стосовно інтенсивності живлення дав змогу встановити, що в дослідній популяції відзначено близько 60 % особин з інтенсивністю живлення понад 10 мг/год. У контрольній популяції особин із такими характеристиками інтенсивності живлення взагалі не виявлено. Поряд з цим у дослідній популяції виявлено близько 27,5 % особин з низькою (до 1 мг/год) інтенсивністю живлення (див. рис. 4, Б).

Величина локомоторного зусилля в популяціях складала спектр від 1 до 34 умовних одиниць. Структура контрольної і дослідної популяції колорадського жука за даною фенотипічною ознакою наведена на рис. 4, В. Установлено, що близько 20 % імаго дослідної і контрольної популяції жука взагалі не виявляли рухової активності на запах листя кормової рослини (діапазон 1). Частота різних значень показника в популяціях відповідала нормальному розподілу. Близько 33 % імаго в контрольній популяції характеризувалися індексом середньої величини, що знаходився в діапазоні 12; 20 % жуків виявляло слабку активність (індекс у діапазоні 5-8), 7 % особин у популяції відрізнялися високим рівнем міграційної спроможності (індекс у діапазоні 20-24).

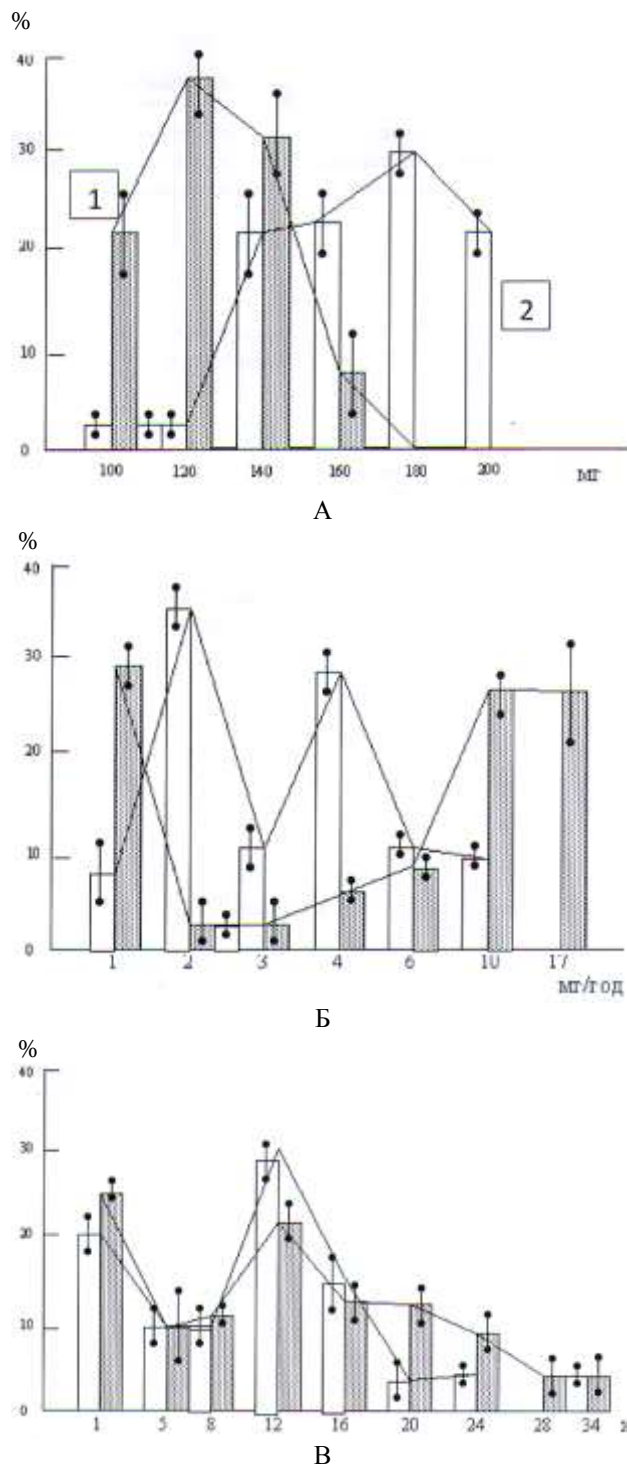


Рис. 4. Структура популяції колорадського жука за основними фенотипічними показниками (% - частка комах): А – маса; Б – інтенсивність живлення; В – локомоторне зусилля; 1(□) – дослід; 2(▨) – контроль.

Аналіз фенотипічної структури «чорнобильської» популяції за рівнем міграційного потенціалу переконливо свідчить про наявність вектора зміни в розподілі значення показника. Так, близько 24 % жуків характеризувалися високим рівнем локомоторного зусилля (індекс у діапазоні 24-34). Слід зазначити, що в контрольній популяції були відсутні жуки з індексом локомотор-

ного зусилля 28-34. Таким чином, істотні відмінності між популяціями спостерігалися в межах крайніх значень фенотипічної ознаки.

Результати наших досліджень добре узгоджуються з новітніми літературними даними щодо вивчення екологічної функції поліморфності популяцій комах-фітофагів. Експериментально було встановлено, що на характер прояву рисункового поліморфізму потужно впливає харчовий фактор. Так, на восьми сортах томатів домінували перша, третя та шоста фенформи колорадського жука. Оцінка функціонального стану травної системи домінантних фенформ колорадського жука показала їхню високу ферментативну активність, яка забезпечує агресивність шкідливого консумента. Автори дійшли висновку, що одним з основних расоутворюючих факторів онтогенезу популяції колорадського жука є її популяційно-генетична структура. Агресивність популяції фітофага вна-

слідок мікроеволюційних процесів швидко збільшується в середньому на 14,2 % з коливаннями 7,3-21,1 % [19].

У наших дослідженнях збільшення в дослідній популяції кількості особин із підвищеною міграційною спроможністю (які при цьому характеризуються високою інтенсивністю живлення і більш низькими значеннями маси) є відповідною реакцією популяції, як біологічної системи, на вектор спрямованого добору, обумовленого змінною трофічною нішею внаслідок припинення господарської діяльності на тлі радіоактивного забруднення території ЗВ.

Результати експериментальних досліджень ми використали як вихідні дані для моделювання впливу еколого-економічних чинників ЗВ на загальний фітосанітарний стан агроценозів прилеглих територій (рис. 5).

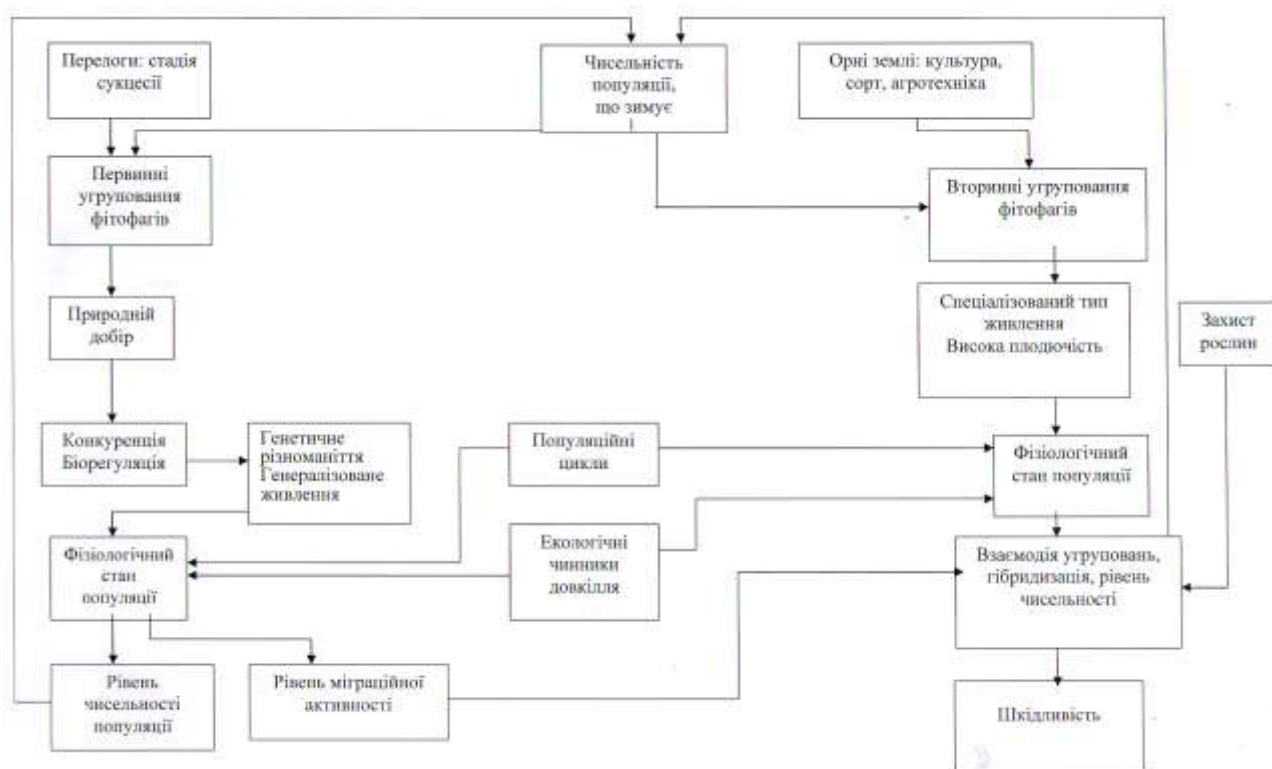


Рис. 5. Еколого-генетична модель впливу перелогів на стан популяції шкідників сільськогосподарських культур.

Потенційний вплив популяцій шкідливих фітофагів, які мешкають у різних стадіях, у тому числі на вилучених з обробітку землях, на загальний фітосанітарний стан агроценозів прилеглих територій слід розглядати у двох аспектах: концепції міграцій та поширення шкідливих організмів у просторі та часі [20] і концепції популяційно-генетичних ефектів [21, 22].

В еволюційному плані поселення шкідливих

популяцій у природних стадіях слід розглядати як первинні угруповання на відміну від вторинних на сільськогосподарських культурах. На ці угруповання діють різні вектори добору: у першому випадку – природного, у другому – штучного, під впливом антропогенних чинників. Різні види добору обумовлюють формування різних генотипічних структур угруповань і, відповідно, їхніх фізіологічних характеристик. У процесі

конкуренції, біологічної регуляції, живлення на рослинах з природною стійкістю первинні угруповання набувають генетичну різноманітність, генералізований тип живлення та високу життєздатність. У вторинних угрупованнях вектор добору спрямований на високий репродуктивний потенціал, що пов'язано зі спеціалізованим типом живлення культурними рослинами, які мають значно більшу енергетичну цінність, ніж дикі.

Фізіологічний стан визначає рівень міграційної активності комах. Інтенсивна міграція і поширення комах із природних стацій призводить не тільки до загального збільшення щільності шкідників агроценозу, але й до процесів гібридизації різних популяційних угруповань. Завдяки популяційним генетичним механізмам (наприклад, гетерозису) гібридизація обумовлює збільшення генетичного потенціалу шкідливих популяцій та, як наслідок, підвищенню їхньої плодючості, життєздатності, шкідливості та агресивності. Останнє створює передумови втрати стійкості сільськогосподарських рослин, що обумовлено спроможністю комах долати бар'єри стійкості.

Висунуті положення підтверджує динаміка фітосанітарного стану агроценозів Лісостепу України. Не зважаючи на впровадження в практику новітніх технологій захисту рослин, упродовж 15 років після аварії на ЧАЕС середня чисельність та шкідливість основних комах-шкідників постійно зростала [23].

Висновки

Дослідження, проведені відповідно до Комплексної Української програми з ліквідації наслідків аварії на ЧАЕС упродовж тривалого часу після аварії, показали, що в процесі природної сукцесії відбулися відповідні зміни у структурі та функціонуванні комплексу комах-хортобонтів.

1. Не зважаючи на потужний радіаційний прес, стан фауністичної компоненти екосистем не лише не погіршився, а й суттєво поліпшився.

2. Таксономічна структура ентомокомплексу перелогів і динаміка показників видового різноманіття мають тенденцію до зростання – показники видового багатства комах-фітофагів збільшилися майже у 5 разів.

3. Дослідженнями підтверджено довгостроковий прогноз змін стану фауністичних комплексів ЗВ, особливо в частині змін рясності фонових видів, у тому числі й комах-шкідників сільського господарства.

4. Виявлено суттєвий вплив змін спектра кормових об'єктів, що відбулися внаслідок вторинної сукцесії колишніх сільськогосподарських угідь, на комплекс адаптивних реакцій картопляного колорадського жука, зокрема на кормову активність, рухову і міграційну активність та інтенсивність живлення у тварин, які мешкають на перелогах, порівняно з контрольною групою.

5. Висловлюється припущення про можливий негативний вплив перелогів ЗВ на фітосанітарний стан прилеглих територій з точки зору міграції та поширення ряду шкідливих організмів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. - М.: Наука, 1983. - 279 с.
2. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. - М.: Наука, 1968. - 408 с.
3. Вилкова Н.А., Фасулати С.Р. Изменчивость и адаптивная микроэволюция насекомых-фитофагов в агробиоценозах в связи с иммуногенетическими свойствами кормовых растений // Тр. рус. энтомологического о-ва. Т. 72. - СПб., 2001. - С. 107 - 128.
4. Новожилков К.В., Вилкова Н.А., Шапиро И.Д., Фролов А.Н. Проблемы микроэволюции насекомых в агроценозах в связи с научно-техническим прогрессом в сельском хозяйстве // Тр. ВИЗР. - Л., 1988. - С. 13 - 23.
5. Гайченко В.А. Радіаційна адаптація як один з факторів мікроеволюційного процесу в популяціях тварин // Ядерна фізика та енергетика. - 2013. - Т. 14, № 1. - С. 51 - 54.
6. Колорадский картофельный жук / Под ред. Р. С. Ушатинской. - М.: Наука, 1981. - 375 с.
7. Гайченко В.А. Фауністичні комплекси як об'єкт радіоекологічного моніторингу // Проблеми вивчення й охорони тваринного світу у природних і антропогенних екосистемах. - Чернівці, 2010. - С. 69 - 70.
8. Gudkov I.N., Gaychenko V.A., Pareniuk O.Yu., Grodzinsky D.M. Changes in biocenoses in the Chernobyl NPP accident zone // Ядерна фізика та енергетика. - 2011. - Vol. 12, No. 4. - P. 362 - 374.
9. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. - М.: Мир, 1978. - 351 с.
10. Радиоэкологические аспекты и проблемы защиты растений от болезней и вредителей на загрязненной радионуклидами территории / Под. ред. И. Н. Гудкова, Е. Г. Бунтовой, В. Н. Чайки. - Киев - Чернобыль, 2012. - 187 с.
11. Архінов М.П., Бунтова О.Г., Гайченко В.А. Наземні екосистеми // Бюл. екологічного стану зони відчуження. - Чернобыль, 1996. - № 1 (6). - С. 45 - 49.
12. Баранчиков Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых. - Новосибирск: ИЛиДСО АН СССР, 1987. - 171 с.
13. Басов В.М., Санаев Е.А. К вопросу об эволюции пищевой специализации насекомых в связи с дея-

- тельностью человека // Изв. Харьков. энтомолог. о-ва. - 1996. - Т. IV, вып. 1 - 2. - С. 5 - 13.
14. *Васильев Е.М.* Отчет о деятельности энтомологического отделения мико-энтомологической опытной станции Всероссийского Общества Сахарозаводчиков в г. Смеле, Киевской губернии за 1914 г. - Киев: Типография Р. К. Лубковского, 1915. - 75 с.
 15. *Передельский А.А.* Биологические основы теории и практики борьбы с вредной черепашкой // Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put. - М.-Л.: АН СССР, 1947. - Т. II. - С. 99 - 270.
 16. *Дьюсбери Д.* Поведение животных: сравнительные аспекты. - М.: Мир, 1981. - 460 с.
 17. *Чайка В.М., Смелянец В.П., Злотина М.А.* Хемосенсорный анализ генотипов картофеля популяцией колорадского жука // Докл. АН УССР. Сер. Б. - 1990. - № 1. - С. 77 - 80.
 18. *Пианка Э.* Эволюционная экология. - М.: Мир, 1981. - 356 с.
 19. *Рябенко Н.А., Никитин Н.И.* Микроэволюционные процессы в популяции колорадского жука. - Режим доступа к ресурсу: http://www.zoology.dp.ua/z_03_093.html
 20. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Особи, популяции и сообщества: В 2 т. - М.: Мир, 1989. - Т. 2. - 477 с.
 21. *Айала Ф., Кайгер Дж.* Современная генетика: В 3 т. - М.: Мир, 1989. - Т. 3: Популяционная генетика. - 335 с.
 22. *Грант В.* Эволюционный процесс. - М.: Мир, 1991. - 486 с.
 23. *Чайка В.М., Бакланова О.В., Мельник П.П. та ін.* Шкодочинність фітофагів на озимині // Захист рослин. - 2001. - № 12. - С. 1 - 2.
 24. *Костенко С.А., Джус П.П., Бунтова Е.Г. и др.* Динамика цитогенетических параметров полевкоэкономок (*Microtus oeconomus* Pall) в Чернобыльской зоне отчуждения // Вопросы радиационной безопасности. - 2013. - № 1. - С. 29 - 38.
 25. *Францевич Л.И., Гайченко В.А., Крыжановский В.И., Стовбчатый В.Н.* Изменения численности и распределения животных в результате изменения режима деятельности человека в 30-км зоне ЧАЭС / Радиационные аспекты Чернобыльской аварии. Т. 2. - СПб., 1993. - С. 119 - 127.
 26. *Балашов Л.С., Гайченко В.А.* Прогноз розвитку рослинного покриву та фауністичних комплексів Чорнобильської зони відчуження // Бюлетень екологічного стану зони відчуження і зони безумовного (обов'язкового) відселення. - Чорнобильінтернформ, 1998. - № 11. - С. 17 - 22.

В. А. Гайченко¹, В. М. Чайка¹, О. Г. Бунтова², О. Ю. Крайнюк¹

¹ *Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Киев*

² *ГСП «Чернобыльский спецкомбинат», Чернобыль*

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ СДВИГИ В ПОПУЛЯЦИЯХ НАСЕКОМЫХ ЗОНЫ ОТЧУЖДЕНИЯ ЧАЭС И ИХ ПОТЕНЦИАЛЬНЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ДЛЯ АГРОЦЕНОЗОВ ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

Изучены изменения фаунистического состава сообществ насекомых-хортобионтов и многолетняя динамика их видового разнообразия в биотопах зоны отчуждения ЧАЭС. Показано, что на фоне постоянных колебаний показателей видового разнообразия, обусловленных ходом многолетней динамики численности видов, наблюдается четкая тенденция увеличения видового обилия насекомых, что подтверждает разработанные ранее прогнозы. На примере колорадского жука показано, что изменение спектра питания насекомых-фитофагов на фоне радиоактивного загрязнения в условиях зоны отчуждения ЧАЭС довольно быстро отражается на фенотипической структуре популяций вследствие интенсификации микроэволюционных процессов. Отбор направлен на выживание агрессивных внутрипопуляционных группировок, характеризующихся повышенным миграционным потенциалом, высокой интенсивностью питания и уменьшением массы особей. Миграция и распространение насекомых из полуприродных стадий зоны отчуждения ЧАЭС в агроценозы прилегающих территорий может привести к гибридизации особей различных группировок, обеспечивающей повышение генетического потенциала насекомых-вредителей.

Ключевые слова: радиоактивное загрязнение, залежь, энтомокомплекс, трофические связи, микроэволюция, агрессивность популяций.

V. A. Gaychenko¹, V. M. Chayka¹, O. G. Buntova², O. Yu. Krainiuk¹

¹ *National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv*

² *SSE "Chornobyl spetskombinat", Chornobyl*

MICROEVOLUTIONARY SHIFTS IN INSECT POPULATIONS OF CHORNOBYL EXCLUSION ZONE AND THEIR POTENTIAL CONSEQUENCES FOR AGROCENOSSES OF ADJACENT AREAS

Changes of faunal composition of insects-hortobionts and longterm dynamics of species diversity in the Chernobyl exclusion zone biotopes is studied. It is shown that on despite of the continuing fluctuations in species diversity, which may be associated with the process of long-term dynamics of the number of species, there was a clear trend to increasing abundance of species of insects. In evolutionary terms the settlement of harmful populations in natural habitats should be considered as the primary groupings as opposed to the secondary – on agricultural crops. For these groupings

there are different vectors of selection: in the first case – naturally, in the second – artificial under the influence of anthropogenic factors. Different types of selection lead to the formation of different structures of phenotypic groupings and, accordingly, of their physiological characteristics. With the competitive process, biological regulation, nutrition by plants with natural resistance, the primary groupings acquire the genetic diversity, generalized type of nutrition and high viability. In secondary groupings, the vector of selection is aimed at high reproductive potential, due to the specialized type of nutrition by cultural plants that have much higher energy value than natural.

Keywords: radioactive contamination, lealand, entomologic complex, trophic chain, microevolution, aggressiveness of populations.

REFERENCES

1. *Altukhov Y.P.* Genetic processes in populations. - Moskva: Nauka, 1983 - 279 p. (Rus)
2. *Schmalhausen I.I.* Factors of evolution. - Moskva: Nauka, 1968 - 408 p. (Rus)
3. *Vilkova N.A., Fasulati S.R.* Variability and adaptive microevolution of phytophagous insects in agrobiocenoses because of the immunogenetic properties of food plants // Proc. Rus. Entomological Society. Vol. 72. - Saint-Peterburg, 2001. - P. 107 - 128. (Rus)
4. *Novozhilov K.V., Vilkova N.A., Shapiro I.D., Frolov A.N.* Problems of the microevolution of the insects in agrocenoses because of the scientific and technological progress in the agriculture // Trudy VIZR. - Leningrad, 1988. - P. 13 - 23. (Rus)
5. *Gaychenko V.A.* // Yaderna fizyka ta energetyka (Nucl. Phys. At. Energy). - 2013. - Vol. 14, No. 1. - P. 51 - 54. (Ukr)
6. *Colorado potato beetle* / Ed. R. S. Ushatinskaya. - Moskva: Nauka. - 1981. - 375 p. (Ukr)
7. *Gaychenko V.A.* Faunal complexes as an object of radiological monitoring // Problemy vyvchennya i okhorony tvarynnogo svitu u pryrodnykh i antropogennykh ekosystemakh. - Chernivtsi, 2010. - P. 69 - 70. (Ukr)
8. *Gudkov I.N., Gaychenko V.A., Pareniuk O.Yu., Grodzinsky D.M.* Changes in biocenoses in the Chernobyl NPP accident zone // Yaderna fizyka ta energetyka (Nucl. Phys. At. Energy). - 2011. - Vol. 12, No. 4. - P. 362 - 374.
9. *Lewontin R.* Genetic basis of evolution. - Moskva: Mir, 1978. - 351 p. (Rus)
10. *Radiological aspects and plants protection problems against diseases and pests in the contaminated areas* / Ed. by I. N. Gudkov, E. G. Buntova, V. N. Chajka. - Kyiv - Chernobyl, 2012. - 187 p. (Rus)
11. *Arkipov M.P., Buntova E.G., Gaychenko V.A.* Natural ecosystems // Byuleten ekologichnogo stanu zony vidchuzhennya. - Chernobyl, 1996. - No. 1 (6). - P. 45 - 49. (Ukr)
12. *Baranchikov Y.N.* Trophic specialization of the Lepidoptera. - Novosibirsk: ILiDSO USSR Academy of Sciences, 1987. - 171 p. (Rus)
13. *Basov V.M., Sapaev E.A.* // Izv. Kharkov. entomol. obshchestva. - 1996. - Vol. IV, Iss. 1 - 2. - P. 5 - 13. (Rus)
14. *Vasiliev E.M.* Activity report of the entomological department of the myco-entomological experimental station of the All-Russian Entomological Society of sugar manufacturers in Smela, Kyiv province in 1914. - Kyiv: R. K. Lubkovskiyi Printing house, 1915. - 75 p. (Rus)
15. *Peredelsky A.A.* Theory and practice biological basis of the fight against *Eurygaster integriceps* // *Eurygaster integriceps* Put. - Moskva - Leningrad: USSR Academy of Sciences, 1947. - Vol. II. - P. 99 - 270. (Rus)
16. *Dewsbury D.* Animal behavior: comparative aspects. - Moskva: Mir, 1981. - 460 p. (Rus)
17. *Chayka V.M., Smelyanets V.P., Zlotina M.A.* // Doklady AN USSR. Ser. B. - 1990. - No. 1. - P. 77 - 80. (Rus)
18. *Pianka E.* Evolutionary ecology. - Moskva: Mir, 1981. - 356 p. (Rus)
19. *Ryabchenko N. A., Nikitin N.I.* Microevolutionary processes in the population of Colorado beetle. - Resource access: http://www.zoology.dp.ua/z_03_093.html (Rus)
20. *Bigon M., Harper J., Townsend K.* Individuals, populations and communities: In 2 volumes. - Moskva: Mir, 1989. - Vol. 2. - 477 p. (Rus)
21. *Ayala F., Kajger J.* Modern genetics: In 3 volumes. - Moskva: Mir, 1989. - Vol. 3: Populational genetics. - 335 p. (Rus)
22. *Grant B.* Evolutionary process. - Moskva: Mir, 1991. - 486 p. (Rus)
23. *Chayka V.M., Baklanova O.V., Mel'nyk P.P. et al.* // Zakhyst roslyn. - 2001. - No. 12. - P. 1 - 2. (Ukr)
24. *Kostenko S.A., Dzhus P.P., Buntova E.G. et al.* // Voprosy radiatsionnoj bezopasnosti. - 2013. - No. 1. - P. 29 - 38. (Rus)
25. *Franzevich L.I., Gaychenko V.A., Kryzhanovsky V.I., Stovbchaty V.N.* Changes in the number and allocation of animals by human activity changing in the 30-km Chernobyl zone / Radiatsionnye aspekty Chernobyl'skoj avarii. Vol. 2. - Sankt-Peterburg, 1993. - P. 119 - 127. (Rus)
26. *Balashov L.S., Gaychenko V.A.* // Byuleten ekologichnogo stanu zony vidchuzhennya i zony bezumovnogo (obov'yazkovogo) vidseleennya. - Chernobyl'interinform, 1998. - No. 11. - P. 17 - 22. (Ukr)

Надійшла 26.10.2015
Received 26.10.2015