

УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ им. Н.К. КОЛЬЦОВА

УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
ИНСТИТУТ ОБЩЕЙ ГЕНЕТИКИ им. Н.И. ВАВИЛОВА

---

На правах рукописи

УДК 591.15:575.17-576.3

04200952266

**БЛЕХМАН Алла Вениаминовна**

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
ШИРОКОАРЕАЛЬНОГО ВИДА *HARMONIA AXYRIDIS* PALL.  
ПО КОМПЛЕКСУ ПОЛИМОРФНЫХ ПРИЗНАКОВ**

03.00.15 - генетика

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

**Научные руководители:**

доктор биологических наук,

профессор **Н.Н. Воронцов**

доктор биологических наук,

член-корреспондент РАН,

профессор **И.А. Захаров-Гезехус**

Москва, 2009

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ:

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	9
1.1. Биологические особенности <i>Harmonia axyridis</i> Pall. как объекта популяционно-генетических исследований.....	9
1.1.1. Систематическое положение и распространение.....	9
1.1.2. Некоторые особенности экологии вида.....	11
1.2. Изучение внутривидового полиморфизма у <i>H. axyridis</i> и у других видов божьих коровок (Coleoptera, Coccinellidae).....	14
1.2.1. Изменчивость рисунка элитр и ее генетическая детерминация ....	14
1.2.2. Географическая изменчивость рисунка элитр у Coccinellidae .....	21
1.2.3. Внутривидовая динамика рисунка элитр у Coccinellidae...29	
1.2.3.1. Долговременная изменчивость .....	30
1.2.3.2. Сезонная динамика .....	31
1.2.3.3. Микрогеографическая изменчивость .....	34
1.2.4. Изучение у Coccinellidae внутривидовой изменчивости других полиморфных признаков .....	36
1.2.4.1. Изменчивость рисунка пронотума .....	36
1.2.4.2. Изменчивость элитрального гребня у <i>H. axyridis</i> .....	37
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	40
2.1. Материал .....	40
2.2. Методы исследования .....	42
2.2.1. Первичный анализ морфологических признаков и методы статистического анализа данных .....	42
2.2.2. Молекулярно-генетические методы .....	45
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ .....	48
3.1. Кадастровый список находок <i>H. axyridis</i> и карта нативной части видового ареала .....	48

3.2. Изменчивость <i>H. axyridis</i> по комплексу признаков .....	53
3.2.1. Изменчивость рисунка элитр.....	54
3.2.1.1. Внутривидовая изменчивость .....	54
3.2.1.2. Внутрипопуляционная динамика.....	60
3.2.1.2.1. Сезонная изменчивость.....	60
3.2.1.2.2. Микрогеографическая изменчивость .....	61
3.2.1.2.3. Долговременная изменчивость.....	63
3.2.1.3. Географическая изменчивость.....	67
3.2.2. Изменчивость элитрального гребня.....	73
3.2.2.1. Внутрипопуляционная динамика.....	74
3.2.2.2. Географическая изменчивость.....	75
3.2.3. Изменчивость рисунка пронотума.....	77
3.2.3.1. Внутривидовая изменчивость.....	77
3.2.3.2. Сопряженность рисунка пронотума с фенотипом элитр.....	80
3.2.3.3. Половой диморфизм рисунка пронотума.....	82
3.2.3.4. Внутрипопуляционная динамика .....	85
3.2.3.5.2. Географическая изменчивость.....	88
3.2.3.6. Динамика общепопуляционных характеристик.....	91
3.2.4. Изменчивость нуклеотидной последовательности участка гена <i>COI</i> мтДНК.....	94
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ .....	99
4.1. Границы ареала и особенности распространения <i>H. axyridis</i> . .....	99
4.2. Видовая изменчивость рисунка пронотума.....	101
4.2.1. Характер изменчивости и возможная генетическая детерминация признака .....	101
4.2.2. Характер полового диморфизма рисунка пронотума .....	103
4.3. Внутрипопуляционная изменчивость <i>H. axyridis</i> по комплексу морфологических признаков .....	105
4.3.1. Долговременная (многолетняя) динамика .....	105
4.3.2. Сезонная изменчивость.....	107

4.3.3. Микрогеографическая изменчивость.....	109
4.4. Макрогеографическая изменчивость и внутривидовая структура <i>H. axyridis</i> .....	110
4.4.1. Географическая изменчивость морфологических признаков.....	110
4.4.2. Изменчивость молекулярно-генетического маркера (участка гена <i>COI</i> мтДНК) .....	116
4.4.3. Внутривидовая структура <i>H. axyridis</i> и возможные исторические причины ее формирования.....	117
ВЫВОДЫ .....	120
ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ .....	121
БЛАГОДАРНОСТИ .....	122
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	123

## Введение

Проблема образования видов и подвидов по-прежнему остается одной из наиболее актуальных в современной биологии. Ключом к пониманию закономерностей и механизмов микроэволюции является изучение пространственной и временной динамики генофондов, о которой мы можем судить, прежде всего, по внутри- и межпопуляционной изменчивости полиморфных признаков. Таким образом, проблема соотношения полиморфизма и процессов микроэволюции является одной из важнейших, изучаемых в рамках эволюционной теории. Большое значение исследований полиморфизма для развития теории эволюции подчеркивали большинство эволюционистов. Так, Н.В. Глотов (1981) писал: «Изучение внутривидового и внутривидового полиморфизма позволяет получать наиболее полные представления о механизмах действия отбора и структуре природных популяций». Один из основателей синтетической теории эволюции (СТЭ) Э. Майр (1974) писал: «...Изучение полиморфизма дает возможность подойти к пониманию генетики популяций ..., значительно приблизило нас к пониманию соотношения между геном и признаком, между генотипом и фенотипом...». Кроме того, изучение современной картины внутривидовой и географической изменчивости полиморфных признаков в природных популяциях широкоареальных видов дает возможность делать выводы об их эволюционной истории. Одними из любимых объектов популяционно-генетических исследований давно стали разные виды божьих коровок с присущей им широкой изменчивостью рисунка элитр, генетическая детерминация которого у некоторых видов хорошо изучена.

Объектом наших исследований стал широкоареальный вид кокциnellид *Harmonia axyridis* Pallas (1773) (Coleoptera, Coccinellidae), у которого ранее было изучено наследование не только рисунка элитр, но и еще одного морфологического признака – наличия элитрального гребня, а также описана изменчивость еще одного морфологического признака – рисунка переднеспинки (Dobrzansky, 1924). Возможность исследовать внутри- и межпопуля-

ционную динамику вида по комплексу полиморфных признаков позволяет делать более надежные выводы о характере и механизмах микроэволюционных процессов. Интерес мирового научного сообщества к этому виду в последнее время особенно вырос в связи с его инвазией и необычайно быстрым распространением, начиная с конца прошлого века, в Северной Америке и в Европе. Большое количество исследований инвазивных популяций *H. axyridis*, проведенных к настоящему времени, связаны с изучением особенностей ее экологии и влияния на природные комплексы в местах инвазии, но практически не затрагивают популяционно-генетические и эволюционные аспекты. Хотя очевидно, что для понимания факторов, обеспечивших быстрое расселение в разных экологических условиях этого азиатского вида, выяснения источников инвазии, а также для решения многих других микроэволюционных проблем, необходимы исследования популяционно-генетических особенностей как интродуцированных, так и нативных (азиатских) популяций этого вида. Однако, со времен Ф.Г. Добржанского, около 80 лет назад показавшего наличие у этого вида ярко выраженной географической изменчивости по рисунку элитр, подробное изучение полиморфизма *H. axyridis* проводилось только на ограниченных участках видового ареала, что не позволяет делать обоснованных выводов ни о характере и механизмах поддержания полиморфизма отдельных признаков, ни о современной внутривидовой структуре этого вида, ни о возможной эволюционной истории ее образования. Выяснение этого круга вопросов и стало предметом нашего исследования.

#### **Цель и задачи исследования:**

Цель работы - на основе анализа внутривидовой и географической изменчивости комплекса полиморфных морфологических признаков и полиморфизма участка гена *COI* мтДНК уточнить степень внутривидовой дифференциации *H. axyridis* и восстановить вероятную историю ее формирования.

Для достижения цели исследования было необходимо решить следующие конкретные задачи:

- составить кадастровый список находок *H. axyridis* и построить карту ареала вида;
- изучить внутривидовую изменчивость рисунка пронотума, выделить дискретные варианты признака и исследовать сопряженность изменчивости рисунка пронотума с рисунком элитр и с полом;
- исследовать внутривидовую и географическую изменчивость трех морфологических признаков: рисунка элитр, рисунка пронотума, наличия элитрального гребня, и сделать выводы о характере их полиморфизма;
- проанализировать полиморфизм молекулярно-генетического маркера (участка гена митохондриальной ДНК, кодирующего малую субъединицу цитохромоксидазы I (*COI* мтДНК) в некоторых популяциях из разных участков ареала;
- сопоставить между собой географическую изменчивость всех признаков и сделать выводы о внутривидовой структуре *H. axyridis* и возможной эволюционной истории ее формирования.

**Научная новизна.** В данной работе впервые у кокциnellид для анализа внутривидовой изменчивости используется комплекс трех полиморфных признаков. Генетическая детерминация двух из них – рисунка элитр и наличия элитрального гребня – хорошо известна. Третий признак – рисунок пронотума - с неизвестной генетической детерминацией нами используется впервые. Также впервые в качестве общепопуляционной характеристики применяется коэффициент сопряженности  $V$  (Крамера) рисунка пронотума и рисунка элитр. Подробный анализ изменчивости рисунка пронотума показал наличие полового диморфизма. До сих пор у кокциnellид половой диморфизм рисунка покровов никем не описывался. Исследование полиморфизма митохондриального гена *COI* у *H. axyridis* также предпринято нами впервые.

Применение для анализа внутривидовой изменчивости *H. axyridis* комплекса признаков, в том числе не использовавшихся ранее, позволило доказать подвидовой уровень различий между восточными и западными группами популяций и показать, что зоны клинальной изменчивости морфологических признаков - результат их вторичной гибридизации.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные результаты приближают нас к пониманию проблемы соотношения полиморфизма и процессов микроэволюции - одной из центральных в эволюционной биологии. Комплекс полиморфных морфологических признаков и молекулярно-генетического маркера, может с успехом применяться для хронологического и географического мониторинга как исходных (нативных), так и интродуцированных популяций *H. axyridis*. Основные результаты работы и их иллюстрации могут быть использованы в курсах лекций по генетике популяций и теории эволюции и при подготовке учебной литературы.



## Глава 1. Обзор литературы

### 1.1. Биологические особенности *Harmonia axyridis* Pall. как объекта популяционно-генетических исследований

#### 1.1.1. Систематическое положение и распространение

Божья коровка *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) относится к роду *Harmonia* (Mulsant, 1850), трибе Coccinellini, подсемейству Coccinellinae, семейству Coccinellidae, отряду Coleoptera (Кузнецов, 1993).

*H. axyridis* – азиатский широкоареальный вид, имеющий на большей части ареала высокую численность. В нашей стране встречается в Западной и Восточной Сибири, Приамурье, Хабаровском крае, Приморье, на Сахалине и Южных Курильских островах. Этот вид также широко распространен в Северо-Восточном и Центральном Китае, Японии, Корее, встречается в Монголии и на о-ве Тайвань (Кузнецов, 1975а, 1981, 2006; Кузнецов, Семьянов, 1983; Кузнецов, Прощалькин, 2006, и др.). Кроме того, Ф.Г. Добржанский (1926) указывал на наличие *H. axyridis* в Якутии, однако более поздними исследованиями (Аверенский, Кузнецов, 1978) этот факт подтвержден не был. Г.И. Савойская (1972, 1983) утверждает, что южная граница ареала этого вида захватывает север лесостепной и частично степной зон Казахстана и отмечает, что: «Вероятно, по интразональным биотопам он (этот вид) проникает далеко на юг, так как был обнаружен в Центральном Казахстане в тугаях, тянущихся узкой лентой вдоль р. Аягуз и окруженных пустынями...».

Описанная область распространения *H. axyridis* представляет собой лишь нативную (исходную) часть современного ареала этого вида. К настоящему времени, начиная с 1988 г., когда в районе портовых складов в Новом Орлеане в США была обнаружена первая перезимовавшая популяция *H. axyridis* (Charin, Brou, 1991), этот вид стремительно распространяется по североамериканскому континенту. Зимующие популяции обнаруживаются на значительной территории США и Канады (Koch, 2003). В конце 1990-х гг. *H. axyridis* появилась и в Южной Америке (Almeida, Silva, 2002). Происхож-

дение ее здесь пока не известно. Несмотря на многочисленные попытки искусственной интродукции этого вида в целях биологического контроля вредителей сельского хозяйства, предпринимаемые в США с 1916 г. (Koch, 2003), зимующие популяции до 1988 г. не обнаруживались. В связи с этим было высказано мнение о случайном характере интродукции *H. axyridis* в США в результате ее завоза вместе с товарами из Китая (Day et al., 1994). Это предположение частично подтверждается данными по белковому полиморфизму в популяциях 8 разных штатов США, которые позволяют предполагать единое происхождение американских популяций (Krafsur et al., 1997). Здесь надо отметить, что подавляющее большинство особей этого вида в американских популяциях имеют элитры фенотипа *succinea* (Koch, 2003). В последнее десятилетие *H. axyridis* стала распространяться и в Западной Европе (Roy et al., 2006). С 2002 г. и до настоящего времени этот вид регистрируется в природе уже в 13 европейских странах, как в тех, где *H. axyridis* рекламировалась и выпускалась различными компаниями биоконтроля, так и в тех, где искусственных выпусков в природу не производилось (Brown, Adriaens et al., 2008). Очевидно, что инвазивный ареал вида в Европе продолжает расширяться (Roy, Wajnberg, 2008). Математическое моделирование потенциального географического распространения *H. axyridis* (Poutsma et al., 2008), основанное на ее экологических особенностях и современных темпах распространения, позволяет предполагать возможность дальнейшего существенного расширения инвазивного ареала этого вида как в северном, так и в южном полушариях. В то же время, попытки интродукции *H. axyridis* в целях борьбы с вредителями в разных регионах бывшего СССР (Ульянова, 1956; Воронин, 1968, 1971; Здерчук, Коваль, 1971; Савойская, 1971) не привели к ее акклиматизации (инвазии). В заключение этого раздела надо отметить, что хотя в европейских популяциях основную массу *H. axyridis* составляют жуки фенотипа *succinea*, в отличие от Америки здесь с достаточно существенной частотой, варьирующей между разными популяциями, обнаруживаются и формы *conspicua* и *spectabilis* (Brown, Adriaens et al., 2008).

### 1.1.2. Некоторые особенности экологии вида

(места обитания, питание, размножение и жизненный цикл)

*H. axyridis* обитает и развивается на древесно-кустарниковой растительности пихтово-еловых, лиственных, сосновых, пойменных смешанных лесов, реже на травянистой растительности лугов и полей и в лесостепных ландшафтах. В агроценозах обитает на фруктовых и ягодных деревьях и кустарниках, на бобовых и, реже, злаковых культурах и травянистых сорняках; в городах встречается в садах и парках на большинстве древесно-кустарниковых пород (Кузнецов, 1975б; Brown, Roy et al., 2008 и др.). Как и другие крупные хищные кокцинеллиды *H. axyridis* ведет активный образ жизни и обладает большим радиусом индивидуальной активности, совершая дальние перелеты в поисках пищи или мест зимовки (Hodek et al., 1993).

*H. axyridis* является одним из самых прожорливых полифагов тлей, что и определило первоначальный интерес к этому виду как к агенту биоконтроля. Имаго и личинки помимо большого числа различных видов тли могут использовать в пищу кокцид, листоблошек и других сосущих насекомых, паразитирующих на растениях (Воронин, 1966; Кузнецов, 1975б, 1993; Hodek, 1996 и др.). Взрослые жуки съедают от 15 до 65 штук тлей в сутки, а личинки за все время развития – по данным разных авторов примерно от 100 до 700-800 штук в зависимости от размеров добычи (Ульянова, 1952; Воронин, 1966; Nukusima, Kamei, 1970; Савойская, 1971).

При низкой плотности обычного корма или его отсутствии, жуки и личинки *H. axyridis* могут атаковать личинок других насекомых, в том числе других видов кокцинеллид, и уничтожать их кладки (Koch, 2003). Кроме того, для этого вида характерен каннибализм, как родственный (среди потомства одной самки), так и не родственный. Его особенности и интенсивность изучались многими авторами. Основные выводы этих исследований заключаются в том, что интенсивность родственного каннибализма личинок на яйцах не зависит от плотности тли (в отличие от не родственного каннибализма), а варьирует в разных семейных линиях (Osawa, 1989, 1993). Неродствен-

ный каннибализм на личинках возрастает при уменьшении плотности тли (Hironori, Katsuhiko, 1997), а также при увеличении плотности личинок своего вида (Michaud, 2003). При этом *H. axyridis* демонстрирует семейное распознавание и менее охотно поедает родственников, чем не родственников. Каннибализм при низкой плотности корма является адаптивно выгодным не только для самого каннибала, но и для его матери (Osawa, 1992).

Жизненный цикл *H. axyridis*, как и у других Coccinellidae проходит через стадии яйца, личинок 4-х возрастов, куколки и имаго. Сроки развития значительно колеблются в зависимости от внешних условий, особенно температуры, и составляют от 21 до 53 дней по данным Л.С. Ульяновой (1956), и от 18 дней (при температуре 26°C) по данным американских ученых (LaMana, Miller, 1998).

Как и все божьи коровки *H. axyridis* переживает зиму в состоянии имагинальной диапаузы, собираясь большими скоплениями в щелях на южных склонах гор и сопок, а также в домах - на большей части ареала, как нативного, так и инвазивного (Hodek, 1973; Koch, 2003 и др.). Однако, в Амурской области *H. axyridis*, как и другие коровки, зимует рассеяно в подстилке (Кузнецов, 1979). Места зимовок (по крайней мере там, где образуются скопления) являются достаточно постоянными (Добржанский, 1922; Коломиец, Кузнецов, 1975).

Лет коровок на зимовку начинается при понижении средней температуры воздуха до 12-14°C, и его интенсивность особенно возрастает после первых заморозков. Интенсивность лета также сильно зависит от освещения – возрастает в солнечные, ясные дни и в наиболее светлое время суток (Воронин, 1966). Подготовка к диапаузе начинается при сокращении светового дня. К.Е. Воронин (1965) утверждает, что в диапаузу уходят жуки, не приступавшие к размножению. Однако Г.И. Савойская (1971) оспаривает эти данные. Среди зимующих жуков в Северной Каролине (США) также было обнаружено существенное количество оплодотворенных самок, хотя большая их часть зимует неоплодотворенными (Nalera, Weir, 2007). Лет на зимовку

продолжается около месяца, и его начало варьируют в зависимости от климатических условий. Так, в дальневосточном регионе он начинается в конце сентября – первой половине октября, в Амурской области – с начала сентября (Кузнецов, 1979), а на юге США – в конце октября (LaMana, Miller, 1996). Для большинства жуков при подготовке к зимней диапаузе характерна редукция гамет, развитие мощного жирового тела, снижение количества свободной воды, повышение содержания жира и гликогена, снижение уровня обмена веществ и частоты дыхания (Воронин, 1965; Sakurai et al., 1992). В наиболее жарких и засушливых частях ареала *H. axyridis* при отсутствии корма впадает в летнюю спячку, которая по физиологическим характеристикам резко отличается от зимней и не сопровождается образованием жирового тела и редукцией половой активности (Sakurai et al., 1992).

По наблюдениям К.Е. Воронина (1965, 1966) вылет жуков с зимовки происходит при повышении температуры в конце февраля – начале марта. Он отмечает, что в это время много жуков погибает от истощения при низкой влажности и отсутствии корма. В.Н. Кузнецов (1979, 1983) и Г.И. Савойская (1983) называют более поздние сроки (конец марта – начало мая). До появления тли коровки питаются нектаром и пыльцой цветущих растений. Спаривание происходит сразу после повышения температуры и выхода из диапаузы, еще до разлета с мест зимовки (LaMana, Miller, 1996; Hodek, Ceryngier, 2000), однако к яйцекладке самки приступают значительно позднее и только при наличии достаточного количества корма. *H. axyridis*, как и все кокцинеллиды, откладывает яйца группами. Средний размер каждой кладки – 20-30 яиц. В течение жизни самка может отложить свыше 1600 яиц (Stathas et al., 2001), Хукусима и Камеи (Hokusima, Kamei, 1970) называют цифру 3,819 яиц.

В активный сезон у *H. axyridis* развивается несколько поколений, количество которых существенно варьирует по ареалу – от 1 до 4-х поколений в зависимости от продолжительности теплого периода. На большей части ареала развивается 2 поколения (Komai, 1956; Воронин, 1965; Komai, Chino,

1969; Кузнецов, 1979; Савойская, 1983; LaMana, Miller, 1996; Osawa, 2000).

Данные по продолжительности жизни *H. axyridis* довольно противоречивы. Так, К.Е. Воронин (1965) отмечает, что этот вид зимует только один раз в жизни. Ряд авторов утверждает, что продолжительность жизни имаго колеблется от 30 до 90 дней (He et al., 1994; Soares et al., 2001). В то же время Г.И. Савойская (1971) приводит убедительные данные о трехкратной зимовке многих жуков в условиях Заилийского Алатау, отмечая при этом, что трехлетние особи откладывают яйца на третьем году своей жизни, демонстрируя стандартную для этого вида по размерам яйцекладку в течение двух месяцев.

В заключение этой части обзора литературы необходимо подчеркнуть, что экологические особенности *H. axyridis* безусловно говорят о большой экологической пластичности этого вида, позволившей ему занять огромный ареал, с резко варьирующими условиями.

## **1.2. Изучение внутривидового полиморфизма у *Harmonia axyridis* и у других видов божьих коровок (Coleoptera, Coccinellidae)**

Изучение полиморфизма природных популяций проводится в различных направлениях: выявление полиморфных признаков и выяснение их генетической детерминации; изучение географической изменчивости популяций по полиморфному признаку (или комплексу признаков); анализ долговременной изменчивости (или стабильности) популяций; исследования внутрипопуляционной сезонной динамики; изучение внутривидовой микрогеографической (или экологической) изменчивости; анализ физиологических, поведенческих и других различий между морфами. Понятно, что чем всестороннее изучен вид, тем ближе мы можем подойти к реконструкции его эволюционной истории, а также к пониманию биологической роли полиморфизма и механизмов его поддержания.

### **1.2.1. Изменчивость рисунка элитр и ее генетическая детерминация**

Первые описания изменчивости окраски и рисунка надкрылий (элитр) у кокцинеллид появились уже в начале нашего века (Якобсон, 1900; Johnson,

1910). С тех пор божьи коровки (Coleoptera, Coccinellidae) стали одним из популярных объектов популяционно-генетических исследований. К настоящему времени широкая изменчивость окраски и рисунка элитр была обнаружена и изучалась разными исследователями у многих видов коровок. В том числе в классических работах Ф.Г. Добжанского (Dobrzansky 1924; Dobshansky, 1933) описана изменчивость *Coccinella nivicilla*, *Anatis ocellata*, *Coccinella novemnotata*, *Hippodamia 13-punctata*, *Adonia variegata*, *Harmonia axyridis*, *Coccinella trifasciata*, *Coccinella transversoguttata*. Вариации рисунка надкрылий у *Adalia frigida*, *A.bothnica*, *Subcoccinella 24-punctata*, *Coccinella 10-punctata*, *Coccinella 14-pustulata*, *Propyrea 14-punctata*, *Epilachna chrisomelina* изучались сотрудниками Н.В. Тимофеева-Ресовского и им самим (цит. по Komai, 1956), а у *Adalia bipunctata* и *Adalia 10-punctata* - Я.Я. Лусом (Лусисом) (Лус, 1928). О полиморфизме *Propilaea 14-punctata* сообщает М.И. Нефедов (1961). Дискретная изменчивость рисунка надкрылий характерна для азиатского вида *Ailocaria hexaspilota* (Кузнецов, 1977). Закономерности развития абerratивной изменчивости рисунка надкрылий у многих видов Coccinellidae на массовом материале были проанализированы Н.Н. Филипповым (1961). Он же отмечает, что внутривидовые различия рисунка элитр у этого семейства могут быть настолько велики, что в систематике были нередки случаи, когда один и тот же вид описывался неоднократно под разными наименованиями по разным аберрациям (дискретным вариантам рисунка) как, например, *Subcoccinella 24-punctata* L. Различия в типах рисунков элитр у *Coelophora inaequalis* также привели к тому, что до проведения подробных лабораторных скрещиваний вместо одного этого вида выделяли шесть (Houston, 1979).

Развитие рисунка надкрылий у разных видов и родов кокциnellид подчиняется общим закономерностям, среди которых стоит отметить:

1. У большинства видов можно выделить дискретные типы рисунков при практически полном отсутствии между ними переходных форм.
2. Дискретные типы рисунков элитр и пронотума у близких видов об-

разуют параллельные серии, что соответствует закону о гомологических рядах изменчивости, сформулированному Н.И. Вавиловым (1935).

3. В пределах этих типов может наблюдаться непрерывная изменчивость, затрагивающая величину отдельных элементов рисунка. Направления этой изменчивости видо- и родо-специфичны, но в то же время подчиняются общим закономерностям (Филиппов, 1961).

Хотя менделевский характер наследования рисунка и окраски элитр у некоторых видов божьих коровок предполагался уже в начале века (Jonson, 1910), экспериментальные исследования генетической детерминации этого признака к настоящему времени проведены у небольшого числа видов, из которых наиболее подробно изучены *A. bipunctata* и *H. axyridis*.

У *A. bipunctata* тщательный генетический анализ проводился на материале из европейской части России и Средней Азии Я.Я. Лусом (Лусисом) (1928; 1932), который показал, что рисунок элитр у этого вида контролируется серией множественных аллелей одного локуса. Несколько аллелей определяют меланистическую окраску (с темным основным фоном) с довольно крупными светлыми пятнами на нем (от одного до трех на каждом надкрылии); остальные аллели в гомозиготном состоянии определяют рисунок с черными пятнами разного размера, количества и формы на светлом фоне. Наиболее обычные и хорошо изученные аллели по порядку доминирования располагаются в серию, в которой аллели, детерминирующие более меланизированные фенотипы, в целом последовательно доминируют над аллелями, определяющими развитие менее меланизированных фенотипов. При этом в большинстве компаундов наблюдается полное доминирование, однако в комбинациях аллелей, близко стоящих в ряду доминирования, проявляются промежуточные или вовсе отличающиеся от родительских гомозигот фенотипы. Доминирование в этой серии не всегда является полным, а скорее соответствует принципу аддитивности (Лус, 1932). Генетический анализ этого признака в конце прошлого века проводился также в Кембридже группой М. Межереса, работами которой было установлено, что четыре меланистиче-



ских фенотипа, контролируемых по Я.Я. Лусу разными доминантными аллелями, в английских популяциях определяются одним аллелем главного локуса, а различия между ними зависят от генов-модификаторов. Кроме того, ими были обнаружены формы, названные *Cambridge melanic*, похожие на два из меланистических фенотипов, описанных Я.Я. Лусом, но с более светлыми пятнами, оказавшиеся рецессивными в скрещивании с немеланистической формой *typica* (первый немеланистический аллель в серии по порядку доминирования) (Majerus, 1994). Также И.А. Захаровым (1996) был обнаружен и экспериментально изучался еще один аллель - *tigrina*, определяющий немеланистическую окраску, который является рецессивным по отношению к меланистам и доминантным по отношению к *typica*, и показывает сильно варьирующую экспрессивность.

Подробно и на большом материале изучалось наследование окраски элитр и у *H. axyridis*. По результатам первых лабораторных скрещиваний Тан и Ли (Tan, Li, 1934) предположили, что рисунок элитр контролируется тремя разными генами, доминантные аллели которых определяют разные меланистические фенотипы, а немеланистический фенотип - *succinea* - является рецессивной гомозиготой по всем трем аллелям. Однако их последующие работы (Tan, 1946; Komai, 1956), так же как экспериментальные исследования Хосино (Hosino, 1936, 1940), позволили установить, что данный признак, как и у *A. bipunctata*, наследуется моногенно и контролируется серией множественных аллелей. Причем основу генофонда вида по этому признаку составляют 4 аллеля, располагающиеся по порядку доминирования следующим образом: *conspicua*(C) > *spectabilis*(Sp) > *axyridis*(Ax) > *succinea*(s). Жуки, гомозиготные по самому рецессивному аллелю серии (*succinea/ succinea*) имеют на каждом надкрылье от 0 до 10 черных точек варьирующего размера на желтовато-оранжевом или красноватом фоне. Остальные аллели определяют развитие меланистической окраски, характеризующейся обязательным черным фоном, на котором на каждом надкрылии расположены крупные светлые зоны или пятна, размер и локализация которых различаются у разных

аллельных комбинаций. Все гомо- и гетерозиготы по аллелю *conspicua* имеют по одному крупному светлому пятну; гомо- и гетерозиготы *spectabilis* (кроме гетерозигот с *conspicua*) имеют по два крупных светлых пятна; жуки, гомозиготные по аллелю *axyridis*, и гетерозиготы *axyridis/succinea* имеют по шесть светлых пятен средней величины. Кроме того, этими же исследователями было обнаружено около 10 редких аллелей, определяющих меланистическую окраску и составляющих в сумме не более 1% от генофонда вида по этому признаку. Фенотипы гомозигот по этим аллелям представляют собой более или менее значительные видоизменения рисунков *conspicua* и *spectabilis*.

Несколько позже при скрещивании особей фенотипа *succinea*, отловленных в разных частях ареала, Хосино выделил 10 субтипов, различающиеся между собой поведением отдельных пятен при изменениях температуры на преимагинальных стадиях развития (цит. по Комаи, 1956). Он же выделил среди жуков с фенотипом *axyridis* 6 подтипов, различающихся по форме пятен и направлению их слияния. Причем все эти минорные различия при скрещиваниях наследовались как проявления разных аллелей одного гена, а некоторые из этих "субаллелей" оказались летальными в гомозиготном состоянии (Комаи, 1956). Исследования развития рисунка у жуков фенотипа *succinea*, проведенные позднее (Sakai et al., 1974), также показали, что величина и интенсивность черных пятен у коровок этого фенотипа зависит как от действия внешних факторов, при которых развиваются преимагинальные стадии, так и от внутренних, что позволило авторам предположить, вслед за Комаи (1956), наличие генов-модификаторов.

Кроме того, Таном (1946) среди аллелей *conspicua*, *spectabilis*, *aulica* и *transversifascia* было выделено по несколько субтипов, которые вели себя в скрещиваниях как отдельные аллели той же серии. Проанализировав фенотипы гетерозигот по аллелям, исследованным Хосино и им самим, Тан (Tan, 1946) пришел к выводу, что доминирование в этом локусе подчиняется принципу "мозаичного доминирования", при котором светлые зоны на элитрах гетерозигот формируются только там, где они являются светлыми у обо-

их гомозиготных родителей одновременно. "Мозаичное доминирование", по сути, является случаем кодоминирования, поскольку у гетерозиготы каждый аллель компаунда определяет меланизацию характерной для него зоны. Схемы возможных фенотипов гомо- и гетерозигот приведены на рис. 1 (Tan, 1946).

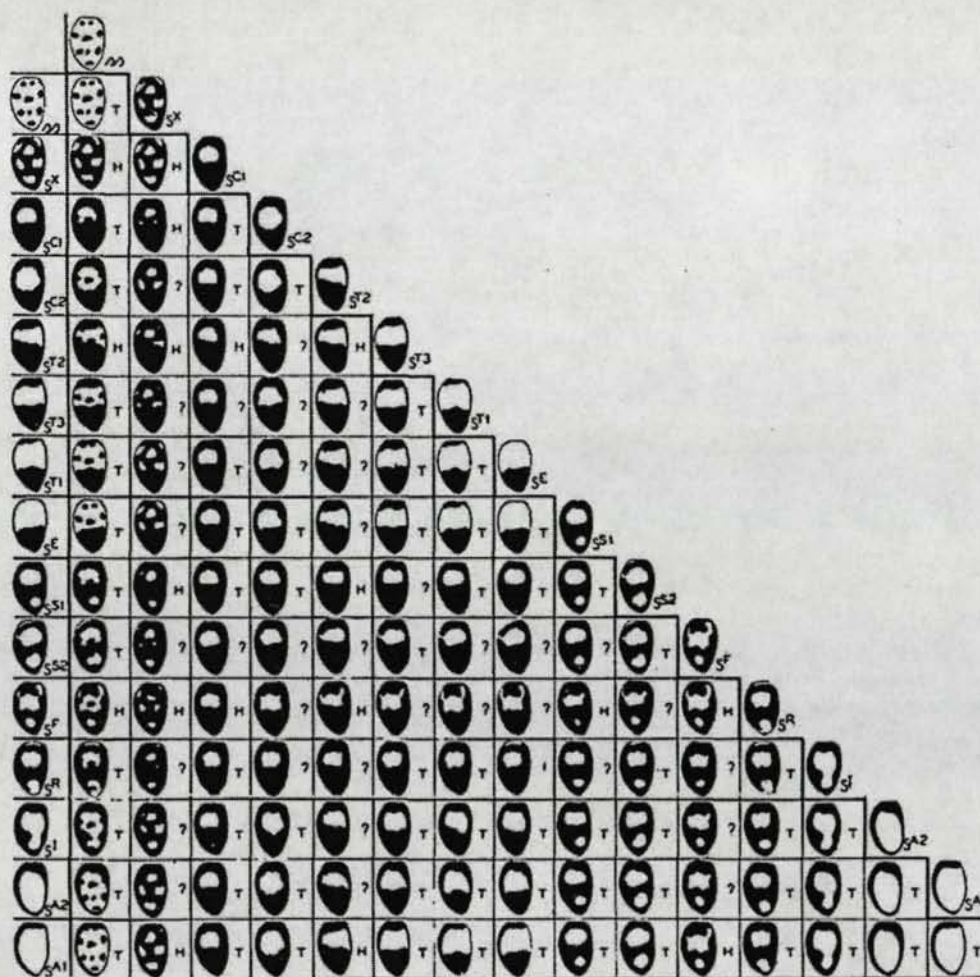


Рис. 1. Теоретические типы рисунков для различных комбинаций 15 известных аллелей у *H. axyridis*. Символ Т обозначает, что данный фенотип обнаружен Таном, Н – обнаружен Хосино, ? – не обнаружен до настоящего времени (из Tan, 1946).

Позднее было обнаружено еще 2 новых аллеля (Tan, Hu, 1980), показавших в компаундах с уже известными аллелями этой серии *equicolor* и *transversifascia*, что принцип "мозаичного доминирования" выполняется не всегда, а в ряде компаундов наблюдается полное доминирование.

Такая широкая генотипическая изменчивость рисунка элитр у *H. axyridis*, а также фенотипическая изменчивость рецессивных гомозигот

(жуки фенотипа *succinea*) позволили предположить как наличие генов-модификаторов (Komai, 1956; Sakai et al., 1974), так и то, что данный локус является сложным или составным, а его аллели являются псевдоаллелями (Komai, Chino, 1969).

Кроме *A. bipunctata* и *H. axyridis* объектами изучения наследования рисунка элитр стали еще несколько видов божьих коровок. Результаты их экспериментальных исследований немногочисленны и фрагментарны, однако на некоторых из них имеет смысл коротко остановиться. Достаточно активно проводились экспериментальные скрещивания у *Coelophora inaequalis* (Timberlake, 1922; Hales, 1976; Houston, 1979; Houston, Hales, 1980), позволившие обнаружить не менее четырех аллелей одного гена, разные комбинации которых определяют дискретные типы рисунков элитр, встречающиеся у этого вида в Австралии и на Гавайских островах. Доминантные отношения в этой серии аналогичны тем, что наблюдаются у *H. axyridis* и *A. bipunctata*, но с противоположным направлением доминирования, т.е. самым рецессивным в серии оказывается наиболее меланизированный фенотип (Houston, 1979).

Серии аллелей одного гена, контролирующего развитие рисунка элитр, обнаружены также у *Adalia 10-punctata* и *Propyrea japonica* (Komai, 1956).

Изучение наследования рисунка элитр проводилось, кроме того, у нескольких видов рода *Hippodamia* spp. (Komai, 1956) и у *E. chrisomelina* (Komai, 1956; Тимофеев-Ресовский и др., 1965). У видов *Hippodamia* spp. обнаружено наличие главного диаллельного гена. Аллель, определяющий отсутствие пятен, доминирует над аллелем пятнистой окраски. Фенотипический эффект этого гена зависит от 3-х или 4-х генов-модификаторов. У *E. chrisomelina* рисунок элитр, по-видимому, контролируется несколькими генами, определяющими размер, очертания и положение на элитрах 6 пар точек. Какого-либо главного гена, играющего ведущую роль в формировании общего типа рисунка, обнаружено не было.

Таким образом, результаты экспериментального анализа наследования окраски элитр у ряда видов *Coccinellidae* позволяют назвать некоторые об-

щие закономерности генетической детерминации этого признака:

1. Общий тип рисунка элитр (у подавляющего большинства изучавшихся видов) наследуется моногенно и контролируется сериями множественных аллелей. В то же время, есть основания считать, что этот ген является сложным.

2. Развитие количественных особенностей рисунка (размера пятен, интенсивности проявления окраски), по-видимому, зависит от генов-модификаторов и внешних условий развития преимагинальных стадий.

3. Некоторые особенности рисунка у части видов (например - *Hippodamia* spp, *E. chrisomelina*), возможно, контролируются полигенными системами.

4. Доминирование в мультиаллельных сериях главного гена в некоторых компаундах может быть полным, но в большинстве аллельных пар является аддитивным (Лус, 1932) или мозаичным (Тан, 1946), что по существу представляет собой своеобразный случай кодоминирования.

Таким образом, характер изменчивости рисунка элитр у кокцинеллид и ее генетическая детерминация позволяют говорить о том, что мы имеем дело с истинно генетическим полиморфизмом, сущность которого по определению Е. Форда (создателя концепции генетического полиморфизма) заключается в наличии в одной и той же популяции “двух или более хорошо обозначенных форм, способных появляться в потомстве одной самки и встречающихся с частотой, достаточно высокой для того, чтобы исключить поддержание самой редкой из них повторяющимися мутациями” (Ford, 1940). Позднее разными авторами давались несколько иные определения генетического полиморфизма. Наиболее удачное и емкое из них – “наличие в популяции двух или более аллелей одного локуса, встречающихся с ощутимой частотой” (цит. по Алтухов, 1989).

### 1.2.2. Географическая изменчивость рисунка надкрылий у *Coccinellidae*

Исследования географической изменчивости полиморфных признаков позволяют с одной стороны подойти к пониманию биологической роли по-

лиморфизма, а с другой - решать вопросы внутривидовой (популяционной и надпопуляционной) структуры многих современных видов и восстанавливать вероятную эволюционную историю ее формирования.

Первые широкие исследования географической изменчивости рисунка элитр у широкоареальных видов кокцинеллид были предприняты Ф.Г. Добржанским (1924) (Dobrzansky, 1924; Dobzhansky, 1933). Проанализировав изменчивость более полутора десятков видов из четырех различных родов - *Coccinella*, *Semiadalia*, *Adonia* и *Hippodamia*, он пришел к выводу о существовании общих для всех кокцинеллид двух центров "светлой окраски" - в Средней Азии и на юге США, и одного центра "темной окраски", равноудаленного от первых двух - в Восточной Сибири. При этом Ф.Г. Добржанский подчеркивает, что в целом усиление меланизации у кокцинеллид происходит при повышении влажности и понижении температуры, что согласуется с правилом Глогера, и влажность при этом имеет более существенное значение, чем температура. В то же время, эта закономерность не абсолютна. У ряда видов более меланистическая окраска наблюдается в засушливых частях внутривидовых ареалов, а более светлая - во влажных.

Дальнейшее изучение закономерностей географической изменчивости у кокцинеллид было продолжено на примере отдельных широкоареальных видов. Так, работами Тимофеева-Ресовского с сотрудниками (Timofeeff-Ressovsky, 1932; Тимофеев-Ресовский и др., 1965) было показано, что у *E. chrisomelina* изменчивость рисунка элитр в сочетании с некоторыми другими более или менее значительными морфологическими признаками носит подвидовой характер, и его макрогеографическая изменчивость определяется в первую очередь распространением соответствующих подвидов.

Интересные данные получены также при исследовании географической изменчивости суматранских (Индонезия) популяций *Epilachna vigintioctopunctata* (Abbas et al., 1988). Авторы выделили 4 группы популяций, различающиеся между собой по встречаемости форм с разным типом рисунка элитр. Места обитания каждой из этих групп различаются по высоте

над уровнем моря. Причем, коровки, обитающие в прибрежной зоне (1 группа), характеризуется меньшими размерами и меньшей общей меланизацией элитр. Напротив, популяции наиболее высокогорных районов состоят из более крупных и в целом наиболее меланизированных жуков.

Наиболее полно на сегодняшний день географическая изменчивость изучалась у *A. bipunctata*. Подробные исследования по всему ареалу географической изменчивости, проведенные Я.Я. Лусисом (1961, 1973), позволили ему выделить четыре основных географических подвида. В пределах каждого из них каких-либо направленных изменений в частотах фенотипов не обнаруживается, в то время как все подвиды отчетливо различаются между собой, прежде всего за счет немеланистических классов. Причем в состав генофонда азиатских подвигов входят аллели, обуславливающие особый "пятнистый" тип рисунка, практически не встречающийся в Европе. Последующие работы разных авторов в принципе подтверждают выводы Я.Я. Лусиса (Захаров, 1997). При этом следует подчеркнуть, что оценка закономерностей географической изменчивости у *A. bipunctata*, ее причин и биологической роли исторически в большей степени проводилась на основе изучения динамики доли меланистических форм в различных популяциях этого вида, для большинства которых характерна невысокая частота меланистов. Для объяснения повышенной меланизации, обнаруженной в части популяций этого вида, было выдвинуто две концепции: индустриального и неиндустриального меланизма.

В пользу первой из них говорят факты значительного повышения частоты черных форм в ряде промышленных центров Великобритании (Hawkes, 1927; Creed, 1966, 1971a, b, 1974, 1975), Европы (Захаров, 1990) и Средней Азии (Лусис, 1961). Данные о многолетней динамике меланизма в ряде промышленных центров также свидетельствуют о высокой корреляции между частотой меланистов и уровнем загрязнения атмосферы (Creed 1971b, 1974; Лусис, 1973; Захаров, Сергиевский, 1978; Majerus, Zakharov, 2000).

Кроме того, убедительным доказательством индустриального меланизма являются данные по микрогеографической динамике доли меланистов в

популяциях отдельных промышленных центров, как было показано для Ленинграда и Ленинградской области (Захаров, Сергиевский, 1980, 1983; Сергиевский, Захаров, 1981, 1983).

Однако во многих крупных промышленных центрах Европы частота меланистов остается на низком уровне, а в ряде непромышленных, экологически чистых районов частота меланистов высока (Benham et al., 1974; Сергиевский, 1985). В то же время было получено достаточно много данных о связи высокой частоты меланистов с климатическими и экологическими условиями обитания соответствующих популяций. О выводах Ф.Г. Добржанского (Dobzhansky, 1933) о связи меланизма с влажностью уже говорилось. Я.Я. Лусисом (1961) также отмечалось, что меланистические популяции наряду с промышленными центрами существуют в районах с мягким морским климатом (Средиземноморское побережье Европы, Прибалтика, Ленинград, побережье Крыма). Аналогичные данные приводятся и по Норвегии (Bengtson, Hagen, 1975, 1977). В то же время для Великобритании в целом корреляция меланизма с влажностью выражена существенно менее отчетливо, чем с температурой. Причем частота меланистов здесь тем выше, чем ниже температура (Lees et al., 1973), в то время как в Италии корреляция частоты меланистов со среднегодовой температурой положительна (Scali, Creed, 1975). Исследования, проведенные в Нидерландах (Jong, Brakefield, 1998), также показали высокую корреляцию изменений частот меланистов в зависимости от весенних температур в местах сбора коровок. Причем, большая часть юго-восточных популяций показывала статистически значимое уменьшение частот меланистов при более высоких весенних температурах, в то время как в некоторых западных популяциях эти частоты значимо повысились. В качестве еще одного природного фактора, вызывающего повышение частоты меланистов, Магглтон называл понижение уровня инсоляции местности, связанное как с повышенной облачностью в приморских районах Великобритании, так и с задымленностью в индустриальных центрах (Muggleton et al., 1975; Muggleton, 1978). Однако исследования норвежских



популяций подобных закономерностей не обнаружили (Bengtson, Hagen, 1977). Таким образом, данные литературы по меланизму *A. bipunctata* очень противоречивы, ни одна из рассмотренных концепций не является универсальной, они скорее дополняют друг друга. Это позволило применить для разрешения обнаруженных противоречий представления о полифункциональности и пластичности полиморфизма (Сергиевский, Захаров, 1981; Сергиевский, 1985). Под полифункциональностью подразумевается способность полиморфной системы одинаково реагировать на различные факторы среды, такие как загрязнение, инсоляция, температура, влажность и др. за счет плейотропного действия генов и их сцепления. Представление о пластичности основано на концепции "жесткого и гибкого" полиморфизма, разработанной Ф.Г. Добржанским (Dobzhansky; 1962, 1971) для объяснения инверсионного полиморфизма у разных видов *Drosophila*. Суть этой концепции сводится к тому, что конкретная полиморфная система может по-разному реагировать на одно и то же воздействие в зависимости от различий генетического фона в разных популяциях вида. Действительно, у *A. bipunctata* и индустриальные и климатические центры меланизма коррелируют с географическими и экологическими границами обитания вида, для популяций которых очевидно и характерен "гибкий полиморфизм" (Захаров, 1990; Захаров, Блехман, 2001).

У *H. axyridis* изучение географической изменчивости рисунка элитр было начато Ф.Г. Добржанским (Dobrzansky, 1924; Dobzhansky, 1933, 1937), который в целом верно выделил основные классы рисунка, хотя к тому времени генетика этого признака у *H. axyridis* еще не была изучена, и он ошибочно разделил класс *succinea* на три: *succinea*, *frigida* и *19-signata*. Описав на относительно ограниченном материале географическую изменчивость этого вида, он высказал предположение о делении ареала *H. axyridis* на 3 географические зоны:

1. западная - от Иртыша до западного Забайкалья и Монголии, в популяциях которой доминирует тип *axyridis*, встречаясь со 100% частотой в Том-

ске, с частотой 99,95% - в Горном Алтае, 99,1% - в Енисейской губернии, 84,9% - в Иркутской губернии и около 50% - в Западном забайкалье. Частота жуков с элитрами *succinea* (*succinea*+*frigida*+*19-signata*), соответственно, на западе этой зоны минимальна, в Иркутской губернии –15,1%, а в Западном Забайкалье (западнее 110° вост. долг.) достигает почти 50%. Другие типы рисунков в выборках из этой зоны Ф.Г. Добржанским обнаружены не были.

2. восточная - Восточная Сибирь, Маньчжурия, Китай и Корея, популяции которой наиболее гетерогенны, тип *axyridis* везде встречается очень редко, а *succinea* преобладает, встречаясь в Восточном Забайкалье (восточнее - 110 град. вост. долг.) уже с 70% частотой, которая увеличивается по мере продвижения на восток, достигая 75,4% - в Хабаровске, и 85,6% - во Владивостоке. В Маньчжурии, Корее и Китае частота типа *succinea* несколько падает в направлении с севера на юг, достигая в Центральном Китае 70,4%. Типы рисунка *conspicua* и *spectabilis*, появившись в Восточном Забайкалье с низкой частотой, в остальных участках этой зоны встречаются с суммарной частотой примерно 24% - в Хабаровске и 13% - во Владивостоке. В Маньчжурии, Корее и Китае суммарная частота этих типов несколько увеличивается в направлении с севера на юг, что соответствует обратному направлению изменчивости типа *succinea*.

3. Япония – где вновь с ощутимой частотой (4,5%) появляется тип *axyridis*, содержание *succinea* падает до 19,4%, *spectabilis* составляет 16,4%, а тип *conspicua* превалирует.

Ф.Г. Добржанский считал, что характер географической изменчивости рисунка элитр у *H. axyridis* указывает на начальную стадию дифференциации вида из единой смешанной популяции на относительно мономорфные географические расы, и такая смешанная популяция находится в Китае и Восточной Сибири, а в Западной Сибири эта дифференциация уже практически завершилась.

Впоследствии подробные исследования географической изменчивости *H. axyridis* проводились только на территории Японии (Komai, et al., 1950;

Komai, 1956; Komai, Chino, 1969). Авторами было показано наличие клинальной географической изменчивости типов рисунка элитр (и соответствующих им аллелей) *succinea* и *conspicua* в направлении с северо-запада на юго-восток. Доля типа *succinea* в популяциях о. Хоккайдо – 40-60%, в северной части о. Хонсю – 30–40%, в центральной части о. Хонсю частота *succinea* уменьшается еще быстрее – от 20-30% в районе Нагойя – Джиху, до 15% - в Киото и Асака. На о. Сикоку частота этого типа снижается примерно до 10%, а на самом южном из четырех крупных островов – о. Кюсю – достигает всего 2-6%. Относительная частота типа *conspicua* показывает, соответственно, противоположный градиент – от 30-40% на Хоккайдо, до примерно 50% в северной части о. Хонсю, 60-70% в районе Нагойя – Джиху и на о. Сикоку, достигая на о. Кюсю более 80%. Доли жуков с типами элитр *spectabilis* и *axuridis* на территории Японии не показали подобных закономерностей. Частоты типа *spectabilis* колеблются в разных популяциях без каких-либо географических закономерностей от 7,3% в Токио, до более 25% на о. Хоккайдо и на юге о. Хонсю. На о. Сикоку частота этого типа зарегистрирована в районе 20%, а на о. Кюсю – свыше 10%. Частота типа *axuridis* на о. Хоккайдо ниже 1%, на о. Хонсю колеблется на уровне 3-6%, в отдельных популяциях повышаясь до 14,5% (г. Санаджи), на о. Сикоку она составляет 6-8%, а на о. Кюсю вновь резко снижается до 2,2% (Komai, et al., 1950; Komai, 1956).

По территориям Китая и Кореи после Ф.Г.Добржанского были опубликованы лишь отдельные данные, очень сходные с его результатами (Tap, 1949; Komai, Chino, 1969). К сказанному выше имеет смысл добавить только, что по этим данным частота типа *succinea* на территории Китая меняется клинально от примерно 85% - на севере до 66,6% - в Сучоу (Сучьжоу) и 42,6–58,5% (апрельская и ноябрьская выборки) - в Ханьчоу (Ханьджоу), при повсеместно очень низкой частоте *axuridis* и в среднем невысоких частотах *conspicua* и *spectabilis*, которые увеличиваются клинально с севера на юг (т.е. показывают такой же градиент как и *succinea*, но, соответственно, в обратном направлении). Анализируя общую картину географической изменчивости

*H. axyridis* Т. Комаи и М. Чино (Komai, Chino, 1969) делают вывод о том, что фенотип *succinea* (и соответствующий аллель) лучше приспособлен к более сухому климату, а жизнеспособность меланистических фенотипов *conspicua* и *spectabilis* (которые проявляют как гомозиготы, так и большинство гетерозигот по соответствующим аллелям) выше в более влажном климате. Тип *axyridis*, показывающий малую и ненаправленную изменчивость на большей части ареала рассматривается этими авторами как изначально основной тип у этого вида, ставший минорным.

На российской части ареала к началу моей работы географическая изменчивость *H. axyridis* повторно практически не изучалась. Н.Н. Воронцовым (1983) были опубликованы некоторые новые данные, принципиально не отличающиеся от данных Ф.Г. Добржанского, и которые он сам рассматривал лишь как предварительные. К настоящему времени опубликованы результаты исследований фенотипического состава некоторых популяций Приморья (Богданов, Гагальчий, 1986; Холин, 1990). При этом данные по Владивостоку, которые приводят эти авторы, не совпадают. Так, Л.В. Богданов и Н.Г. Гагаличий (1986) отмечают статистически значимые сдвиги в составе популяции по сравнению с данными Ф.Г. Добржанского, приводя значения для частоты *succinea* - 90-95% за период 1978-1981 гг, в то время как С.К. Холин (1990), обнаружив в 1983-1987 гг. 88-91% жуков с элитами *succinea* в осенних выборках, отмечает стабильность популяции Владивостока по сравнению с двадцатыми годами прошлого века. Подробно и на массовом материале географическая изменчивость *H. axyridis* изучена в популяциях Восточного Забайкалья (Корсун, 2004). Этим автором приводятся данные по выборкам из Бурятии (Агинский автономный округ) и Восточного Забайкалья (25 локалитетов). Для бурятской популяции характерна низкая (2,4%) частота фенотипа *succinea* и высокая (86,7%) – *axyridis*. Типы *conspicua* и *spectabilis* здесь составляют в сумме около 10% от общего объема выборки. Далее в Восточном Забайкалье частота *succinea* резко возрастает до 43,5% и далее в юго-восточном направлении меняется в целом клинально до юго-востока Чи-

тинской области, где этот тип встречается с частотой 88,4-92,1%. Частоты типа *axyridis* в целом изменяются аналогично, но, соответственно, в обратном направлении – от 86,7% в Бурятии до полного исчезновения на юго-востоке Читинской области. Частоты *conspicua* и *spectabilis* меняются от полного отсутствия в некоторых выборках на северо-западе области, до более 12% в ее юго-восточной части, однако направления этих изменений в пределах исследованной области от популяции к популяции различны. О.В. Корсун отмечает, что в целом клинальный характер изменчивости в исследованном им районе нарушается фенотипической спецификой отдельных популяций, которую сложно объяснить определенными физико-географическими или экологическими особенностями среды.

Таким образом, данные литературы по географической изменчивости *H. axyridis* говорят о том, что в отличие от таких видов как *A. bipunctata* и *E. chrisomelina*, у *H. axyridis* есть достаточно протяженные участки ареала, на которых частоты основных морф рисунка элитр меняются клинально (Япония, Восточное Забайкалье, Юго-восточный Китай), и участки с очень незначительной и не имеющей определенного направления межпопуляционной изменчивостью (от западной границы ареала до оз. Байкал), и от юго-востока Читинской области до Приморья. Причем, в Китае и в Японии частота меланистических типов в популяциях растет с ростом температуры и влажности среды и, соответственно, клинальная изменчивость в этих частях ареала связывается большинством исследователей с климатическим градиентом.

### 1.2.3. Внутрипопуляционная динамика рисунка элитр у *Coccinellidae*

Изучение только географической изменчивости полиморфных признаков, являясь важнейшей составляющей разработки проблем микроэволюции, не позволяет однозначно ответить на вопросы о характере полиморфизма и механизмах его поддержания. Для выяснения этого круга вопросов необходимо изучение, прежде всего, внутрипопуляционной динамики полиморфных признаков.

### 1.2.3.1. Долговременная изменчивость

Наличие направленной долговременной изменчивости популяций по полиморфным признакам является одним из наиболее ярких свидетельств динамики генофондов популяций во времени и, соответственно, происходящих в них микроэволюционных процессов.

У кокциnellид долговременная динамика популяций по рисунку надкрылий достаточно планомерно изучалась лишь у *A. bipunctata* в ряде крупных промышленных центров. Существенные изменения доли меланистов за период в несколько десятков лет были обнаружены в Бирмингеме (Creed 1971b), Ташкенте и Фрунзе (совр. Бишкек) (Лусис, 1973), а также в Ленинграде (Захаров, Сергиевский, 1978; Захаров, 2006). Динамика частот меланистических форм в этих популяциях однозначно связывается авторами с изменениями уровня загрязнения атмосферы и эти данные рассматриваются как одно из наиболее убедительных доказательств гипотезы индустриального меланизма, как уже отмечалось ранее.

У *H. axyridis* долговременная изменчивость изучалась на территории Японии в середине прошлого столетия. Т. Комаи с соавторами (Komai, et al., 1950) приводят сравнительные данные за период 15-30 лет по ряду городов Японии. Значимые и статистически достоверные однонаправленные изменения относительных частот разных типов элитр были обнаружены только в г. Сува, где за период 1912-1943 гг. частота типа *succinea* уменьшилась с 42,6% до 32%, встречаемость типов *conspicua* и *spectabilis* увеличилась с 42,3% и 9,5% до 49,8% и 13% соответственно, а частота жуков с элитрами типа *axyridis* колебалась от 3,9% до 5,6% без определенного направления. Продолженный в 1950-1965 гг. (Komai, Chino, 1969) анализ долговременной изменчивости полиморфизма данного признака в этой популяции показал, что обнаруженная тенденция сохранилась. Авторы не связывают обнаруженную ими изменчивость популяционной генетической структуры с антропогенными факторами, но не отрицают ее возможной корреляции с изменениями локального климата в г. Суве и его окрестностях. Исследования внутрипопуля-

ционной динамики анализируемого признака в течение ряда последовательных лет и сравнение полученных результатов с данными Ф.Г. Добржанского проводились также в популяции г. Владивостока в 1978-1981 гг. (Богданов, Гагальчий, 1986) и в 1983-1987 гг. (Холин, 1990). Результаты этих исследований, противоречащие друг другу, уже излагались выше. В целом следует подчеркнуть, что данные по долговременной динамике полиморфизма у *H. axyridis* очень малочисленны и пока не позволяют сделать однозначных выводов.

### 1.2.3.2. Сезонная динамика

Исследования сезонной динамики различных полиморфных признаков имеют существенное значение для выяснения механизмов поддержания полиморфизма и решения вопросов о его адаптивности (Дубинин, Тиняков, 1946; Гершензон, 1946; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Северцов, 1981; Алтухов, 1989; Воронцов, 1999).

Уже является классическим, вошедшим в большинство монографий и учебников по теории эволюции, пример сезонной динамики полиморфизма, описанной Н.В. Тимофеевым-Ресовским (Timofeeff-Ressovsky, 1940) у *A. bipunctata* в Берлин-Бухе. На основании многолетних наблюдений (1929-1940 г.г.) им было обнаружено циклическое понижение частоты меланистических генотипов во время зимовки и нарастание их доли в остальные сезоны. Н.В. Тимофеев-Ресовский с сотрудниками (1966) показал, что одним из механизмов поддержания сбалансированного полиморфизма является сезонное изменение векторов естественного отбора на разные генотипы, и назвал такой тип сбалансированного полиморфизма адаптационным. Аналогичные сезонные изменения генетического состава обнаружены также для некоторых других популяций *A. bipunctata* в Англии (Martiner, 1926; Creed, 1975). Классические представления о механизмах такой сезонной динамики у *A. bipunctata* основаны на том, что повышенная смертность меланистов во время зимовки компенсируется нарастанием их численности во время активного сезона за счет большей активности меланистов при спаривании, которая

была обнаружена Я.Я. Лусисом (1961). Позднее было показано, что это преимущество основано на предпочтительном выборе самками при спаривании самцов-меланистов, которое, однако, наблюдается не всегда, а лишь при низкой численности меланистов (Muggleton, 1979; O'Donald, Majerus, 1984). В то же время, в Ленинграде и его пригородах показана стабильность соотношения различных морф в разные сезоны (Захаров, Сергиевский, 1980), также как во многих популяциях Англии, Норвегии, Чехословакии (Honek, 1975; Сергиевский, 1985). Повторные исследования в конце 70-х гг. в Берлин-Бухе также показали отсутствие сезонных колебаний в частотах меланистов (Majerus, Zakharov, 2000).

Сезонные изменения относительных частот разных типов рисунка надкрылий изучались также и в отдельных популяциях *H. axyridis*. С. Тан (Tan, 1949) обнаружил сезонные изменения встречаемости жуков с элитрами типов *conspicua* и *succinea* в популяции Ханьджоу (юг Китая), где частота типа *succinea* в апреле 1947 г. составляла 42,6%, а в ноябре того же года – 58,5%. Частота типа *conspicua*, напротив, в апреле была существенно выше, чем в сентябре. С. Тан предположил, что более влажный весенне-летний климат более благоприятен для *conspicua*, а более сухой осенний – для *succinea*. Однако он основывался на наблюдениях, сделанных в течение только одного сезона, которые, к сожалению, продолжены не были. Также исследования сезонной изменчивости *H. axyridis* в течение активного периода проводились Н. Осава и Т. Нишида (Osawa, Nishida, 1992) в 1985, 1987 и 1988 гг. в популяции Ботанического сада Университета г. Киото. Эти авторы обнаружили наличие сходных изменений для частоты фенотипа *succinea*, которая значимо возрастала от весны к осени за все три года наблюдений. Однако в отличие от данных С. Тана, изложенных выше, частота фенотипа *conspicua* в этой популяции между весенней и осенней генерациями жуков практически не менялась, а частоты *spectabilis* и *axyridis* в разные годы менялись по-разному, в целом компенсируя изменчивость частоты фенотипа *succinea*. Полевые наблюдения показали, что в весенней генерации не меланисты (*succinea*) значимо чаще,



чем меланисты, участвуют в спаривании, а лабораторные эксперименты позволили сделать вывод о том, что в основе этого явления лежит предпочтительный выбор самками (как не меланистами, так и меланистами) для спаривания самцов – не меланистов. Таким образом, в данной популяции у *H. axyridis* наблюдается ситуация на первый взгляд противоположная обнаруженной у *A. bipunctata*. Однако, обращает на себя внимание тот факт, что популяция Киото, в которой проводилось данное исследование, характеризуется низкой (около 15%) частотой не меланистов. Аналогичное исследование популяции Джиху (Ueno et al., 1998), где фенотип *succinea* встречается уже с частотой около 20%, показало более частое участие самцов - не меланистов в спаривании в 1992 г., а в 1993 г. практически нет. Возможно, в данном случае, также как у *A. bipunctata*, имеет место частотно-зависимый отбор.

В то же время, анализ сезонной изменчивости состава нескольких популяций *H. axyridis* в Приморье, для которых характерна низкая частота меланистов (10-15%), проведенный в течение непродолжительного периода времени (1-2 года) (Холин, 1990) на основе сравнения весенних и осенних выборок не показал каких-либо сезонных различий.

Были предприняты также попытки оценить селективную ценность разных фенотипов элитр по их выживаемости в период зимней диапаузы. Так, Т. Комаи с соавторами (Komai et al., 1950) в течение 2 лет в лабораторных условиях анализировали смертность жуков с различными фенотипами элитр во время зимней диапаузы (при температуре около 0°). Жуки были отловлены в городах Сува и Киото и выборки из разных популяций содержались отдельно. По обеим популяциям и в оба года были получены сходные данные, показавшие достоверную статистически значимую повышенную смертность жуков с элитрами фенотипа *axyridis*, которая превышала смертность жуков фенотипа *succinea* примерно на 20,5%, фенотипа *spectabilis* – на 19% и *conspicua* – на 16%. Различия в смертности жуков с фенотипами *succinea*, *spectabilis* и *conspicua* между собой не были достоверны. Избирательная смертность *H. axyridis* во время зимовки была обнаружена также в одной из попу-

ляций Читинской области (Корсун, Панова - личное сообщение). Этими авторами для пяти различных популяций области попарно сравнивались выборки погибших жуков, обнаруженных в местах массовых зимних скоплений со сборами живых жуков, сделанных в тех же местах. В сборах, сделанных в с. Единение, доля жуков с элитрами *axyridis* среди погибших особей составила 24,5%, а среди собранных живыми в окрестностях места зимовки – только 3,6%; доля *succinea* среди погибших составила 70,2%, а среди живых – 89,2%; частоты фенотипов *spectabilis* и *conspicua* различались не значительно. В четырех других точках сбора существенных различий между выборками живых и погибших жуков обнаружено не было. Авторы объясняют обнаруженные различия между исследованными популяциями эколого-географическими причинами: популяция, в которой обнаружена повышенная смертность жуков с элитрами *axyridis* находится в степной зоне, в то время как четыре стабильных популяции – в лесостепных или таежных биотопах. Не отрицается также возможное влияние миграции особей фенотипа *axyridis* к местам зимовки из близко расположенных покрытых лесом предгорий (и, очевидно, в обратном направлении после зимовки).

Таким образом, данные по сезонной динамике полиморфизма рисунка элитр у *H. axyridis* очень эпизодичны и еще более противоречивы, чем у *A. bipunctata*.

### 1.2.3.3. Микрогеографическая изменчивость

Одним из механизмов поддержания сбалансированного полиморфизма может являться микрогеографическая изменчивость, обусловленная различными микростациональными или ландшафтными предпочтениями разных фенотипов (и соответствующих аллелей и генотипов). Такой механизм поддержания полиморфизма описывается в рамках концепции “множественных ниш” (“multiple niche polymorphism”) (Dobzansky, 1951; Prout, 1968; Bulmer, 1972; Garcia-Dorado, 1986). Хотя среди насекомых известно довольно много примеров внутривидовой изменчивости, связанной с выбором конкретного местообитания (Futuyma, Peterson, 1985), на кокцинеллидах подоб-

ные исследования, по крайней мере, в связи с изучением полиморфизма рисунка элитр, практически не проводились. Исключение составляет анализ микрогеографической изменчивости *H. axyridis* в популяции г. Санаджи (Komai, Hosino, 1951), где в течение трехлетних наблюдений (1948-1950 гг.) было обнаружено регулярное достоверное увеличение частоты жуков с элитрами типа *axyridis* на деревьях хвойных пород, а увеличение долей фенотипа *conspicua* и в значительно меньшей степени – *succinea* - на фруктовых деревьях и в сельскохозяйственных угодьях. Встречаемость фенотипа *spectabilis* в разные годы на разных типах растительности менялась незакономерно. Авторы связывают обнаруженные ими микропопуляционные различия с возможной специализацией разных фенотипов по кормовой базе. Экспериментальным подтверждением такого предположения можно считать обнаруженное в лабораторных условиях у *H. axyridis* пищевое предпочтение по отношению к разным видам корма (Soares et al., 2004). Однако, поскольку авторами использовались особи лабораторной популяции фенотипа *aulica* – редкого для этого вида, эти данные можно рассматривать лишь как косвенное доказательство. В то же время, С.К. Холин (1988) сообщает о фенотипической специфичности групп микропопуляций, коррелирующей с различиями в типах ландшафтов.

В целом, подводя итог данным литературы по исследованиям внутрипопуляционной динамики полиморфизма рисунка элитр у кокцинеллид необходимо отметить, что в большинстве популяций наблюдается сбалансированный полиморфизм. Наличие долговременной изменчивости в отдельных популяциях (в которых, соответственно, полиморфизм является переходным), по-видимому, определяется сочетанием особенностей их генофонда сантропогенными факторами. Данные по сезонной и микрогеографической изменчивости, являясь очень фрагментарными и противоречивыми, тем не менее, позволяют предполагать наличие у изучавшихся видов различных механизмов, обеспечивающих поддержание сбалансированного полиморфизма в стабильных популяциях: дифференциальная смертность различных фено-

типов в разные сезоны, дифференциальная приспособленность разных фенотипов к локальным различиям среды и неслучайное скрещивание, которое может возникать как в результате предпочтительного выбора самками для спаривания самцов определенных фенотипов, так и быть следствием частотно-зависимого отбора в пользу более редких фенотипов. В то же время, необходимо подчеркнуть, что ни один из предложенных к настоящему времени механизмов поддержания сбалансированного полиморфизма рисунка элитр у кокциnellид не является универсальным, каждый из них "работает" не всегда и не везде.

#### **1.2.4. Изучение у *Coccinellidae* внутривидовой изменчивости других полиморфных признаков**

Исследования, основанные на изучении популяционной динамики только одного полиморфного признака, не всегда дают достаточную информацию для решения многих проблем микроэволюции. Естественно, для получения более полной картины генетической структуры популяций и происходящих в них эволюционных процессов необходимо изучение изменчивости комплекса признаков, как с известной генетической детерминацией, так и с неизвестной. Такие признаки могут быть как независимыми, так и сопряженными (или скоррелированными), поскольку структура корреляций между признаками, может варьировать в разных популяциях, являясь самостоятельной популяционной характеристикой (Животовский, 1987).

У некоторых видов кокциnellид помимо рисунка надкрылий известны и другие полиморфные признаки, в том числе морфологические. К сожалению, их изменчивость изучалась очень мало, соответствующие немногочисленные данные литературы рассматриваются далее.

##### **1.2.4.1. Изменчивость рисунка пронотума**

У многих видов божьих коровок дискретная изменчивость известна не только для рисунка элитр, но и для рисунка пронотума. Однако в большинстве случаев энтомологами этот признак рассматривается только как система-

тический, его изменчивость считается вторичной и тесно связанной с изменчивостью рисунка элитр. Возможно, именно в связи с этим он до сих пор не привлекал внимание эволюционистов в качестве самостоятельного признака. В то же время Я.Я. Лус (Лусис) (1928, 1932) проводя экспериментальные скрещивания у *A. bipunctata*, анализировал наследование не только рисунка элитр, но и рисунка переднеспинки (пронотума). Полученные им данные по наследованию этого признака были противоречивы, однако он пришел к выводу о том, что: “развитие меланистического пигмента на переднеспинке скорее всего зависит от тех же генов (которые определяют рисунок элитр), а не самостоятельных факторов  $P-p'-p''$ , сцепленных с  $S$  (ген, определяющий рисунок надкрылий), как это предполагалось нами раньше”.

К аналогичным выводам о генетической детерминации этих двух признаков одним мультиаллельным локусом у *C. inaeuales* пришел и К.Дж. Хастон (Houston, 1979).

Изменчивость рисунка пронотума как самостоятельного признака у *H. axyridis* изучалась Ф.Г. Добржанским еще в начале 20 в. (Dobrzansky, 1924). Проанализировав около 2000 экз. из разных локалитетов он выделил 5 дискретных типов рисунка пронотума и показал наличие значительной корреляции этого признака с рисунком элитр. Наследование этих признаков к тому времени экспериментально не исследовалось. Генетика рисунка переднеспинки у этого вида, насколько нам известно, не изучалась и позднее.

Данные по популяционной изменчивости этого признака в литературе отсутствуют.

#### 1.2.4.2. Изменчивость элитрального гребня у *H. axyridis*

У *H. axyridis* известен еще один морфологический признак, наследование которого изучалось экспериментально (Hosino, 1936; Tan, 1942 – цит. по Komai, 1956). Это элитральный гребень, представляющий собой поперечный хитиновый валик, расположенный на дистальных концах элитр в 1-2 мм от их краев. Развитие этого признака контролируется одним аутосомным диаллельным геном. Аллель ( $r$ ), определяющий отсутствие гребня, является ре-

рецессивным, особи, несущие доминантный аллель (R), имеют элитральный гребень, величина которого может сильно варьировать. Этот признак наследуется независимо от рисунка элитр и о его функциональном значении ничего не известно. Географическая и темпоральная изменчивость элитрального гребня изучалась только для популяций Японии и очень ограниченно - Кореи и Китая (Komai et al., 1950; Komai, Chino, 1969). Для изучавшихся участков ареала показано, что частота жуков, имеющих элитральный гребень, очень высока (около 95%) в Китае, Корее и на о. Хоккайдо. На территории Японии обнаружена клинальная изменчивость, аналогичная таковой по признаку рисунка элитр, но несколько менее выраженная. Частота рецессивного аллеля г плавно увеличивается в направлении с северо-востока на юго-запад от примерно 7% на о. Хоккайдо (что соответствует аналогичному показателю в популяциях северо-восточного Китая и Кореи) до 94% на о. Кюсю.

Кроме того, была обнаружена временная изменчивость этого признака в популяции г. Хокуока (о. Кюсю), где частота особей с элитральным гребнем уменьшилась от 25% в сборах 1925 г. до 12% - в 1944 г., и в популяции из окрестностей г. Сува, в которой с 1918-1920 гг. по 1954 г. частота особей, имеющих элитральный гребень, в целом увеличилась от примерно 52,5% до 57,5%, но эти различия не были статистически достоверны. В то же время к 1964-1965 гг. встречаемость элитрального гребня существенно и статистически достоверно уменьшилась до 46 %. Таким образом, динамика встречаемости этого признака в популяции г. Сува резко отличается от обнаруженной для типов рисунка элитр, которая описана выше. Авторы (Komai, Chino, 1969) считают, что эти данные говорят о том, что динамика фенотипов рисунка элитр в популяции г. Сува определяется не миграцией из соседних популяций, а является ее адаптивной реакцией на изменения среды. В популяциях российской части ареала ни географическая, ни временная изменчивость встречаемости элитрального гребня не изучались.

Как видно из вышеизложенного, многие данные по географической и внутривнутрипопуляционной динамике рисунка элитр у кокцинеллид и у

*H. axyridis*, в частности, фрагментарны и довольно противоречивы, единой теории, адекватно объясняющей все имеющиеся факты, пока не существует. Для прояснения этих вопросов, очевидно, необходимы исследования популяционной динамики комплекса признаков, как морфологических и биохимических, так и молекулярно-генетических. Однако до сих пор подобных комплексных исследований на кокциnellлидах практически не проводилось. Даже у *H. axyridis* - широкоареального вида, у которого наблюдается полиморфизм как минимум по трем морфологическим признакам, не понятны пока ни механизмы поддержания сбалансированного полиморфизма рисунка элитр, ни причины географической изменчивости этого вида, ни его внутривидовая структура. Для прояснения этих вопросов на основе изучения изменчивости комплекса полиморфных признаков и было предпринято наше исследование.

## Глава 2. Материал и методы исследования

### 2.1. Материал

Материалом для данной работы послужили многолетние массовые сборы *H. axyridis* из различных локалитетов российской части видового ареала, сделанные нами, а также по просьбе Н.Н. Воронцова и моей разными коллекторами. Весь собранный материал был смонтирован мной и в виде энтомологической коллекции хранится в ИБР РАН им. Н.К. Кольцова. Также в работе использовались некоторые сборы И.А. Захарова, хранящиеся у него.

Большинство сборов делались во время массового осеннего лета коровок на зимовку (или весеннего вылета после зимовки). Жуки собирались все подряд (без специального выбора) в местах скоплений на стенах или окнах домов, а также на скалах или крупных камнях. Мои собственные сборы из п. Листвянка (1983 г.) и окрестностей Байкальска (1983 г.), а также алтайские сборы А.С. Богданова (2006), А.С. Баранова (1983) и сбор из заповедника "Бастак" М.Ф. Бисерова (май 2001 г.) были сделаны из размножающихся колоний, причем часть жуков собиралась на стадии куколок. Всего по морфологическим признакам было проанализировано 47 выборок общим объемом 29695 экз. из 27 различных точек. Места и даты сборов, объемы выборок, фамилии коллекторов сведены в табл. 1. Дополнительно, для исследования полиморфизма молекулярно-генетического маркера последовательность нуклеотидов участка гена COI мтДНК была проанализирована у 25 экземпляров из Денвера (США) (И.А. Захаров, сентябрь 2004 г.), 22-х - из Владивостока (В.П. Кораблев, осень 2007) и 27-ми - из Горно-Алтайска (И.А. Захаров, сентябрь 2005 г., табл. 1).

Кроме того, для составления кадастрового списка находок вида и анализа географической изменчивости качественного состава популяций по аллелям гена, определяющего рисунок элитр, в тех участках ареала, из которых отсутствуют массовые репрезентативные выборки, использовался материал энтомологической коллекции ЗИН РАН – около 5000 экз. из 79 локалитетов, в том числе сбор из Верхоленьска объемом 77 экз. (Родионов, 1912 г.), исполь-



зованный при статистическом анализе географической изменчивости.

Таблица 1. Описание выборок

Регион	Локалитет	Дата сбора	Коллектор	Объем выборки
Зап. Сибирь	Кемерово	осень 2006 г.	А.Д. Поляков	345
	Новосибирск	10-16.10.1983	А.П. Крюков	536
		осень 1983	В.И. Телегин	117
		26-30.09.2006	И.А. Захаров	164
Алтай	Горно-Алтайск	12.09.1983	А.П. Крюков	168
		15-16.09.1983	С. Москвитин	118
		нач.сент. 2005	И.А. Захаров	57
		18.08.2006	А.С. Богданов	19
	Онгудайский р-н, д. Большой Яломан	01.07.1983	А.С. Баранов	36
Прибайкалье	Иркутск	осень 1998	Тимошкин	218
	п. Листвянка	6-9.09.1960	А. Попова	74
		13-27.09.1983	А.В. Блехман	249
	д. Байкал	осень 1982	Л. Оболкина	354
Забайкалье	берег оз. Байкал, 12 км на с-в от Байкальска	2-10.09.1983	А.В. Блехман	219
	с. Н.Цасучей (Ононский р-н Читинской обл.)	19.03.2006	В.П. Кораблев	61
Амурская обл.	Райчихинский р-н, п. Широкий	07-25.10.1983	Л.В. Моторина	4286
	Архара	14.10.1983	Ю.А. Дарман	1739
Хабаровский край, Еврейская АО	Облученский р-н, с. Пашково	06-08.05.2004	Н.А. Формозов	337
	Облученский р-н, п. Теплоозерск	29-30.09.1989	С.В. Баптиданов	250
	заповедник "Бастак", р. Бира	октябрь 2000	М.Ф. Бисеров	83
		май 2001	М.Ф. Бисеров	58
Приморский край	Сихотэ-Алиньский заповедник, кордон "Ясный"	14.10.1982	Е.Н. Смирнов	1089
	Сихотэ-Алиньский за- поведник, кордон "Усть-Серебряный"	18.10.1982	Е.Н. Смирнов	1819
	с. Дубовый ключ (30 км от Уссурийского зап-ка)	26.10.1981	В.Н. Кузнецов	868

Таблица 1. (продолжение)

Регион	Локалитет	Дата сбора	Коллектор	Объем выборки
	зап-к «Кедровая падь»	18-19.10.1976	А.А. Гинатулин	601
		октябрь 1976	М.М. Шульгина	173
	П-ов Муравьева-Амурского, б. Емор	25.04.1975	Л.И. Хлопкова	202
Владивосток	ст. Угольная	6-8.10.2003	В.П. Кораблев	113
		10-13.10.2002	В.П. Кораблев	130
	ст. Седанка	12.05.2003	В.П. Кораблев	130
		6,7.10.2003	В.П. Кораблев	475
		11.10.2004	М.В. Цвирка	150
	Академгородок	осень 1976	Н.Н. Воронцов	1497
		01.10.1979	И.В. Картавцева	435
		октябрь 1980	Л.К. Гинатулина	371
		28.09.1995	В.П. Кораблев	1146
		04-10.10.2002	В.П. Кораблев	1725
		04.10.2003	В.П. Кораблев	408
	2-ая речка	осень 2004	В.П. Кораблев	796
		13,20.10.2003	А.В. Зименко	204
	Ботанический сад	17.10.1995	В.П. Кораблев	3995
о. Русский, бухта Новик, пос. Подножное	11.10.2003	А.В.Зименко	434	
о. Попова	05.10.1974	М.Н. Воронцова	397	
	10-11.05.1975	Н.Н. Воронцов	137	
	осень 1980	А.Г. Гамбурцева	186	
	осень 1986	А.Г. Гамбурцева	2296	
Хасанский р-н, биост. ТИБОХ, бухта Троица	6,7.10.2003	А.В. Зименко	442	
Всего			29693	

## 2.2. Методы исследования

### 2.2.1. Первичный анализ морфологических признаков и методы статистического анализа данных

Рисунок элитр, рисунок пронотума, наличие у жуков элитрального гребня и пол анализировались с помощью бинокля при 16-ти - 32-х – кратном увеличении. Разделение по полу проводилось по окраске головы: у самцов *H. axyridis* голова, как правило, светлая, не имеющая четких мелани-

зированных пятен, у самок голова полностью темная, либо имеет четко очерченное крупное меланизированное пятно на лбу. У небольшого числа особей с промежуточной окраской головы пол был определен по форме последнего сегмента брюшка.

На первом этапе данные наблюдений сводились в таблицы сопряженности, статистический анализ которых проводился в пакете Statistica 6.0 в опции основные статистики: таблицы флагов и заголовков, а также таблицы частот. Для оценок частот фенотипов рисунка элитр и рисунка пронотума, и их статистических ошибок использованы стандартные формулы (Животовский, 1991) -  $S_p = \sqrt{p(1-p)/N}$ ; где  $N$  - объем выборки,  $p$  - частота фенотипа,  $S_p$  - статистическая ошибка ее оценки. Частота рецессивного аллеля  $q$  ( $q_r$ ), определяющего в гомозиготном состоянии отсутствие элитрального гребня, рассчитывалась исходя из соотношения Харди-Вайнберга по формуле  $q_r = \sqrt{Q}$ , где  $Q$  - доля жуков без элитрального гребня (рецессивных гомозигот), а статистическая ошибка ее оценки -  $S_q = \sqrt{q(1-q)/4N}$ .

Для оценки степени сопряженности рисунка пронотума с рисунком элитр Ф.Г. Добржанский (Dobrzansky, 1924) использовал коэффициент корреляции Пирсона. Однако в настоящее время известно, что этот коэффициент хорошо описывает сопряженность количественных признаков, имеющих нормальное распределение. В то же время рисунок пронотума, рисунок элитр и пол являются качественными признаками, которые могут быть измерены только в номинальной шкале. Из нескольких известных в настоящее время мер, оценивающих силу взаимосвязи изменчивости качественных признаков, в нашем случае оптимальной представляется мера V-Крамера (Аптон, 1982; Животовский, 1991; Гуц и др., 2003), которая принимает значения от 0 до 1 и позволяет оценивать степень корреляции признаков по несимметричным таблицам сопряженности. Этот коэффициент рассчитывается по формуле  $V = \sqrt{\chi^2 / N \cdot \min(k-1, m-1)}$ , а его статистическая ошибка -

$S_v = \sqrt{1/N \cdot \min(k-1, m-1)}$ , где  $N$  - объем выборки,  $k$  и  $m$  - количества градаций признаков в таблице сопряженности, из которых в формуле учитывается минимальное значение.

При оценке коэффициента V-Крамера для каждой выборки, наиболее редкие типы рисунков пронотума были объединены (как показано на рис.9), т.к. их самостоятельная частота слишком мала для корректного использования показателя V, базирующегося на статистике  $\chi^2$ , требующей достаточно больших ожидаемых частот всех сопряженных классов.

Для оценки общего уровня разнообразия рисунка пронотума у жуков с разными фенотипами элитр и общего уровня внутривидового разнообразия по рисунку пронотума и рисунку элитр использовались показатели видового разнообразия: коэффициент  $\mu$  (среднее число морф), оценивающий уровень внутривидового разнообразия, и  $h_\mu$  (доля редких морф), характеризующий структуру этого разнообразия (Животовский, 1982):  $\mu = (\sqrt{p_1} + \dots + \sqrt{p_m})^2$ , его статистическая ошибка  $S_\mu = \sqrt{\frac{\mu(m-\mu)}{N}}$ ;  $h_\mu = 1 - \mu/m$  со статистической ошибкой  $S_h = S_\mu/m$ , где  $m$  - количество различных морф признака,  $p_1 - p_m$  - их относительные частоты и  $N$  - объем выборки (Животовский, 1980).

Для взаимной классификации выборок по распределению частот фенотипов рисунка элитр и пронотума, аллеля  $r$  и гаплотипов молекулярного маркера применялся кластерный анализ, который проводился в пакете Statistica 6.0 в опции Многомерные исследовательские методы, анализ кластера, по методу полной связи (Complete Linkage) с использованием матрицы евклидовых дистанций (Euclidean distances).

Достоверность сходства и различий выборок по распределению частот вариаций признаков оценивалась по критерию  $\chi^2$ : при  $p \geq 0,05$  выборки признавались однородными, при  $p \leq 0,01$  различия между выборками признавались достоверными.

Статистический анализ результатов исследования последовательности нуклеотидов молекулярно-генетического маркера проводили с использованием программы MEGA 2.1. Дендрограмма сходства нуклеотидных последовательностей была построена по методу Neighbor-Joining с использованием двухпараметрической модели эволюции нуклеотидных последовательностей М. Кимуры.

### 2.2.2. Молекулярно-генетические методы

В качестве молекулярно-генетического маркера нами была выбрана область гена митохондриальной ДНК, кодирующего малую субъединицу цитохромоксидазы I (COI). Данный маркер, предложенный в 1994 году (Folmer et al., 1994) является стандартным для изучения популяционной изменчивости разных видов, но у кокцинеллид случаи его применения нам не известны.

**Выделение ДНК** из божьих коровок проводилось с использованием набора для выделения ДНК DIAtom DNA Prep фирмы "Изоген" (Россия) в соответствии с инструкцией фирмы производителя. Метод основан на использовании лизирующего реагента с гуанидинтиоцианатом. В присутствии лизирующего реагента ДНК активно сорбируется на NucleoS<sup>TM</sup>- сорбенте, затем отмывается от белков и солей спиртовым раствором и элюируется из сорбента ЭкстраГеном Е<sup>TM</sup> или водой.

#### *Протокол выделения ДНК:*

1. Приготовление рабочего раствора солевого буфера проводилось из 10-кратного солевого буфера набора разведением бидистиллированной водой в 10 раз и 96% этиловым спиртом в 3 раза.

2. В пробирку (1,5 мл) с мелко измельченным экземпляром божьей коровки добавлялось 400 мкл лизирующего реагента. Полученная смесь осторожно перемешивалась, термостатировалась 10 мин при 65°С, а затем центрифугировалась 10 сек при 5000 g. Прозрачный супернатант целиком переносился в чистую пробирку.

3. В пробирку с чистой смесью добавлялось 20 мкл суспензии сорбента

NucleoS™, который предварительно интенсивно встряхивался на вортексе. Затем смесь перемешивалась на ротаторе 10 мин (10 об/мин) и центрифугировалась 10 сек при 5000 g.

4. После удаления супернатанта к осадку добавлялось 200 мкл лизирующего реагента, смесь тщательно перемешивалась до гомогенного состояния. К смеси добавлялся 1 мл рабочего раствора солевого буфера (п. 1) и после осторожного перемешивания она центрифугировалась 10 сек при 5000 g. Затем операции п. 4 повторялись еще дважды.

5. После высушивания полученного осадка при 65°С в течение 5 мин к нему добавлялось 50 мкл ЭкстраГена Е™, полученная смесь перемешивалась до получения гомогенной суспензии и термостатировалась 5 мин при 65°С, а затем еще раз перемешивалась на вортексе перед финальным центрифугированием.

6. Финальное центрифугирование проводилось 1 мин при 10000 g. Полученный супернатант с тотальной ДНК переносился в чистую пробирку и хранился при - 20°С.

Для амплификации фрагмента гена цитохромоксидазы I размером 658 п.н. проводилась ПЦР с парой праймеров:

LCO1490 (5'-GGTCAACAААТСАТАААGАТАТТGG-3') и  
НСO2198 (5'-ТАААСТТСАGGGGTGАССАААААТСА-3').

В реакции амплификации использовали по 0,1 мкг выделенной тотальной ДНК. ПЦР проводилась на термоциклере GeneAmp<sup>R</sup> RCR System 2700 (Applied Biosystems) (США) с использованием наборов для амплификации PCR Core ("Изоген", Россия) в конечном объеме 20 µl.

Реакцию проводили в реакционной смеси объемом 50 мкл, содержащей 5мкл 10-кратного ПЦР-буфера, рН 8,3 (10mM Трис-НСl, рН8.3; 1.5 mM MgCl<sub>2</sub>; 50 mM KCl), 35 мкл Н<sub>2</sub>O; 200 мкМ каждого dNTP, 1 ед. Таq-полимеразы, 0,3 мкл каждого праймера и 1 мкл ДНК. Условия амплификации: начальная денатурация – 1 цикл: - 1 мин 94°С, за которой следовали 5 циклов: денатурация – 1 мин при 94°С, отжиг - 1,5 мин при 45°С, полимеризация – 1 мин при 45°С.

зация 1,5 мин при 72°С. Затем следовали 35 циклов: денатурация – 1 мин при 94°С, отжиг – 1,5 мин при 50°С и полимеризация – 1 мин при 72°С. Затем следовал цикл заключительной полимеризации – 5 мин при 72°С.

Продукты амплификации визуализировали методом электрофореза в 1% агарозном геле, окрашенном бромистым этидием. Выделение из геля и очистка ПЦР продукта проводились с использованием набора для элюции JETQUIK фирмы Genomed (Германия) в соответствии с инструкцией фирмы производителя.

Выделение ДНК и молекулярно-генетический анализ проводились в лаборатории сравнительной генетики ИОГен РАН совместно с И.И. Горячевой.

**Секвенирование** продуктов амплификации проводилось с обоих праймеров на приборе ABI PRISM 310 с использованием реагентов фирмы "Applied" (США) согласно рекомендациям фирмы-производителя.

## Глава 3. Результаты

### 3.1. Кадастровый список находок *H. axyridis* и карта нативной части видового ареала

Положение конкретной популяции в пределах видового ареала, особенно относительно его экологических и географических границ, может быть существенным фактором динамики ее генетической структуры (Майр, 1974; Яблоков, 1987; Алтухов, 1989; Воронцов, 1999). Поэтому для глубокого изучения как географических закономерностей полиморфизма, так и его биологической роли необходимы как можно более точные данные о границах ареала вида. В связи с этим, исследование закономерностей внутривидовой изменчивости *H. axyridis* было предварено созданием подробной (по возможности) карты видового ареала на основе кадастрового списка находок вида, составленного нами в результате обработки материалов коллекций ЗИН и ИБР РАН, а также данных литературы. Все локализованные точки находок (всего 136 точек) нанесены на карту, представленную на рис. 2.

#### Список находок *Harmonia axyridis*:

(Описание точек в списке дается в следующем порядке: номер точки по карте, современное географическое название локалитета (прежнее название, указанное в коллекционной этикетке, в случае его изменения, приводится в скобках), коллектор, год находки, место хранения сбора. Для точек, которые приводятся по данным литературы, указан источник. Если из одного места известно несколько сборов, описывается наиболее ранний.)

Западная Сибирь: 1. Тюкалинск (Омская обл.), (Dobzhansky, 1924); 2. Новосибирск, Академгородок, А.П. Крюков, 1983, ИБР РАН (далее ИБР); 3. Томск, Якобсон, 1897, ЗИН РАН (далее ЗИН); 4. Мариинск, Якобсон, 1899, ЗИН; 5. Кемерово, осень 2006 г., А.Д. Поляков, ИБР; 6. р. Ус, 2 экз. без указания коллектора и даты, ЗИН; 7. Новокузнецк (Кузнецк), Хворов, 1908, ЗИН; 8. устье р. Мрас-су, Хворов, 1908, ЗИН.

Красноярский край: 9. д. Бирюса, Сальстрем, 1908, ЗИН; 10. с. Еловское, Ро-



- дионов, 1912, ЗИН; 11. Красноярск, Вагнер, 1893, ЗИН; 12. р. Мана, Косаковский, 1920, ЗИН; 13. Минусинск, Якобсон, 1897, ЗИН; 14. с. Ермаковское, Старк, 1803, ЗИН; 15. Таштып, Вяземский, 1901, ЗИН;
- Республика Алтай: 16. Бийск, Штейнфельд, 1908, ЗИН; 17. п. Кебезень, Юрганов, 1912, ЗИН; 18. р. Катунь, (Ю. Алтай), Клеменц, 1898, ЗИН; 19. Горноалтайск, А.П. Крюков, 1983, ИБР; 20. оз. Телецкое, Силантьев, 1897, ЗИН; 21. с. Мьнота, Силантьев, 1897, ЗИН; 22. устье р. Чулышман, Яковлев, 1901, ЗИН; 23. с. Усть-Кан, Силантьев, 1907, ЗИН; 24. с. Онгудай, Силантьев, 1907, ЗИН; 25. д. Б. Яломан, 1983, А.С. Баранов, ИБР;
- Казахстан: 26. Усть-Каменогорск, Рябов, 1911, ЗИН; 27. с. Большенарымское (п. Нарымский), коллектор не указан, 1914, ЗИН; 28. верховья р. Бухтарма, Силантьев, 1897, ЗИН; 29. с. Андреевка (Саркандский р-н Талды-Курганской обл.), коллектор не известен, 1976, БПИ ДВНЦ РАН (С.К. Холин, личное сообщение);
- Монголия: 30. Улиастай (Uljasutai) (Dobrzansky, 1924); 31. Thal на Верхней Селенге (Dobrzansky, 1924); 32. Улан-Батор (Urga), (Dobrzansky, 1924); 33. Сюдзюктэ, Козлов, 1924, ЗИН;
- Иркутская область: 34. Усть-Кут, Бианки, 1926, ЗИН; 35. с. Жигалово, Родионов, 1912, ЗИН; 36. Верхоленск, Родионов, 1912, ЗИН; 37. Усолье-Сибирское, Бианки, 1926, ЗИН; 38. Иркутск, Яковлев, 1898, ЗИН; 39. Маритуй, Войлошников, 1910, ЗИН; 40. Листвянка, Черновский, 1941, ЗИН; 41. с. Ользоны, Бианки, 1925, ЗИН; 42. с. Б. Голоустное (Томилова, Плешанов, 1977); 43. о. Ольхон (оз. Байкал), Солдатов, 1927, ЗИН; 44. берег оз. Байкал, 12 км восточнее Байкальска, А.В. Блехман, 1983, ИБР;
- Бурятия: 45. с. Орлик (Томилова, Плешанов, 1977); 46. Хара-Гол, Родионов, 1915, ЗИН; 47. Селенгинск (с. Брянское), коллектор не указан, 1912, ЗИН; 48. с. Батуриновское, Парчевская, 1910, ЗИН; 49. Улан-Уде (Верхнеудинск), Суворов, 1898, ЗИН; 50. п. Кяхта, Родионов, 1913, ЗИН; 51. Усть-Киран, Хомсе, 1903, ЗИН;
- Читинская область: 52. с. Малета, Петровск-Забайкальского р-на (Корсун,

2004); 53. с. Н. Нарым Красночикийского р-на (Корсун, 2004); 54. с. Гыршелун Хилокского р-на (Корсун, 2004); 55. Чита (Корсун, 2004); 56. р. Ингода, падь Шабарбай, Суворов, 1898, ЗИН; 57. с. Хапчеранга Кыринского р-на (Корсун, 2004); 58. с. Единение Оловянинского р-на (Корсун, 2004); 59. Н. Цасучей Ононского р-на, В.П. Кораблев, 2006, ИБР; 60. с. Зун-Торей Борзинского р-на (Корсун, 2004); 61. Нерчинск, Косчаков, 1912, ЗИН; 62. слияние р. Нерча и р. Шилка, Дольф, 1912, ЗИН; 63. р. Унда, 65 км от Нерчинска, Писаревский, 1912, ЗИН; 64. с. Капцагайтуй Краснокаменского р-на (Корсун, 2004);

Республика Саха (Якутия): 65. Якутск, экспедиция Маака (1854-1859гг.), без указания даты, ЗИН;

Амурская область: 66. Селемджинск, О.Н. Шекарова, 1983, ИБР; 67. р. Зезя, 90 км от Благовещенска, Попов, 1912, ЗИН; 68. п. Широкий (Райчихинский район), Моторина, 1983, ИБР; 69. Архара, Ю.А. Дарман, 1983, ИБР;

Еврейская автономная область: 70. ст. Радде, Христов, 1876, ЗИН; 71. ст. Пашково, Суворов, 1900, ЗИН; Хабаровский край: 72. Шантарские о-ва, Солдатов, 1913, ЗИН; 73. оз. Болень, Ефремов, 1909, ЗИН; 74. с. Гурское (р. Гур, с. Хунгари), Шренк, 1855, ЗИН; 75. Хабаровск, Быков, 1897, ЗИН; 76. р. Ботчи, Емельянов, 1924, ЗИН; 77. п. Вяземский, Бодунгем, дата не указана, ЗИН; 78. Бикин, Мартынов, 1927, ЗИН;

Приморский край: 79. Дальнеречинск (Иман), Суворов, 1892, ЗИН; 80. Камень-Рыболов, оз. Ханка, Черский, 1908, ЗИН; 81. Спасск-Дальний (Спасск), Оболенский, 1928 ЗИН; 82. ср. течение р. Улахэ, Бунин, 1902, ЗИН; 83. Дальнегорск (Тетюхе), Римский-Корсаков, дата не указана, ЗИН; 84. с. Яковлевка, Дьяконов-Филиппьев, 1926, ЗИН; 85. устье р. Илистая (р. Лефу), Тарабаров, 1908, ЗИН; 86. д. Полтавская, Комаров, 1896, ЗИН; 87. с. Барабаш, Суворов, 1900, ЗИН; 88. д. Фроловка, Мордвилко, 1926, ЗИН; 89. Владивосток, Вульфийус, 1860, ЗИН; 90. Партизанск (Сучанский рудник), Пашков, 1931, ЗИН; 91. п. Славянка, Емельянов, 1914, ЗИН; 92. п. Посьет, Пулезо, 1907, ЗИН; 93. оз. Хасан, Яковлев, дата не указана, ЗИН;

- Китай: 94. Бухта-ци (Чжаланьтунь), Лошкевич, 1905, ЗИН; 95. Харбин, Васильев, 1909, ЗИН; 96. Гирин, коллектор и дата не указаны, ЗИН; 97. Chihfeng (Komai et al., 1950); 98. Mukden (Komai et al., 1950); 99. р. Мо-Ли-Хо, около 120 км от Пекина, Васильев, 1913, ЗИН; 100. Пекин, Пясецкий, 1876, ЗИН; 101. Тянь-Дзынь, Васильев, 1909, ЗИН; 102. Далянь (Порт-Артур), Гудзенко, 1899, ЗИН; 103. Choi-sjan, 34° сев. шир., 106° вост. долг. (Dobrzansky, 1924); 104. Lun-ngan-fu 32° сев. шир., 104° вост. долг. (Dobrzansky, 1924); 105. Chan, 31° сев. шир., 105° вост. долг. (Dobrzansky, 1924); 106. Soochow (Dobrzansky, 1924); 107. Nanchow, (Dobrzansky, 1924); 108. Szechwan (Dobrzansky, 1924);
- Корея: 109. Suigen (Komai et al., 1950);
- Сахалин и Курильские о-ва: 110. Южно-Сахалинск (Кузнецов, Семьянов, 1983); 111. Невельск (Кузнецов, Семьянов, 1983); 112. м. Кузнецова (Кузнецов, Семьянов, 1983); 113. о-в Кунашир, Кержнер, 1973, ЗИН;
- Япония: 114. Shibetsu (Komai, 1956); 115. Nakayubetsu (Komai, 1956); 116. Sapporo (Komai et al., 1950); 117. Sounkyo (Komai, 1956); 118. Murozan (Komai, 1956); 119. Nakodate (Komai, 1956); 120. Akita (Komai et al., 1950); 121. Yamagata (Komai et al., 1950); 122. Akadomary (Komai, 1956); 123. Nikko (Komai et al., 1950); 124. Tutiura (Komai et al., 1950); 125. Suwa (Komai et al., 1950); 126. Tokyo (Komai et al., 1950); 127. Gihu (Komai et al., 1950); 128. Kyoto (Komai et al., 1950); 129. Nagoya (Komai et al., 1950); 130. Okayama (Komai et al., 1950); 131. Hirosima (Komai et al., 1950); 132. Matsuyama (Komai et al., 1950); 133. Kochi (Komai et al., 1950); 134. Fukuoka (Komai et al., 1950); 135. Nagasaki (Komai, 1956); 136. Miyasaki (Komai et al., 1950).

Самой северной находкой *H. axyridis*, достаточно далеко отстоящей от основной области скопления находок вида, является Якутск (рис. 2 - точка 65, коллекция ЗИН РАН, сборы экспедиции Маака 1854-1859 гг.- 7 экз.). Других находок из Якутска и близлежащих от него мест в коллекционном материале нет. Самая северо-западная точка находки - Тюкалинск Омской области (точка 1), а самая юго-западная - с. Андреевка Саркандского района Талды-Курганской области (точка 28). Далее зафиксированные точки находок располагаются восточнее, доходя до Тихоокеанского побережья. Крайней северо-восточной точкой находки являются Шантарские о-ва (точка 72), южнее которых *H. axyridis* встречается по всему Дальнему Востоку, включая южную часть островов Сахалин и Кунашир. На территории Японии этот вид - один из самых массовых и встречается повсеместно. Северо-восточнее Талды-Курганской области точки находок располагаются в северной части Монголии - на восток от Монгольского Алтая, по северному макросклону Хангая и по Хэнтею. В северо-восточных и восточных районах Китая зафиксированных точек находок *H. axyridis* не много, однако, они располагаются достаточно равномерно, доходя на западе до Тибетского горного массива (точка 104), на юге до провинции Сычуань (Szechwan) (точка 108), а на востоке до побережья, включая Корею. Таким образом, *H. axyridis* - исходно центрально-азиатский вид, обитающий в регионах с различным климатом и растительностью, кроме высокогорных, северо-таежных и сухих субтропических зон.

### 3.2. Изменчивость *H. axyridis* по комплексу признаков

Анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости *H. axyridis* проводился по трем морфологическим признакам - рисунок окраски элитр, наличие элитрального гребня и рисунок пронотума. Кроме того, впервые для этого вида было предпринято изучение полиморфизма молекулярно-генетического маркера - участка гена цитохромоксидазы I мтДНК.

Следует подчеркнуть, что генетическая детерминация первых двух морфологических признаков экспериментально исследовалась и хорошо из-

вестна. Характер их наследования подробно описан в обзоре литературы. Здесь имеет смысл лишь напомнить, что оба признака моногенны, не сцеплены с полом и наследуются независимо друг от друга. Рисунок пронотума, напротив, является признаком с неизвестной пока генетической детерминацией, а его изменчивость коррелирует с изменчивостью рисунка элитр.

### 3.2.1. Изменчивость рисунка элитр

#### 3.2.1.1. Внутривидовая изменчивость

Прежде чем перейти к изложению результатов статистического анализа изменчивости рисунка элитр целесообразно остановиться на данных первичной обработки исследуемого материала, описании обнаруженных фенотипов и их возможной генетической детерминации исходя из особенностей наследования этого признака, подробно изложенных в обзоре литературы. Изменчивость рисунка элитр анализировалась во всех выборках, указанных в Таблице 1, в которых в общей сложности было обнаружено 12 дискретных фенотипов. Фотографии особей, имеющих наиболее характерные для каждого из них рисунки надкрылий, представлены на рис. 3.

Жуки фенотипа *succinea* (рис. 3 А) имеют на каждом надкрылье от 0 до 10 темных пятен варьирующего размера и формы на светлом фоне желтовато-оранжевого или красноватого цвета и являются гомозиготами по одному аллелю (самому рецессивному в серии) -  $h^s / h^s$  (обозначения и названия гена, аллелей, генотипов и фенотипов даются по Komai, 1956).

В соответствии с принципом «мозаичного доминирования» гетерозиготы по аллелю *succinea* имеют меланистический фенотип, определяемый вторым аллелем компаунда, но отличающийся от соответствующих гомозигот (или гетерозигот по меланистическим аллелям) наличием небольших темных пятен внутри светлых зон или вырезов по их краям, расположение и размер которых соответствует локализации и размерам темных точек у жуков фенотипа *succinea*. Однако эти «метки» проявляются далеко не всегда (Komai, 1956 и др.), что не позволяет точно оценить количество гетерозигот даже по

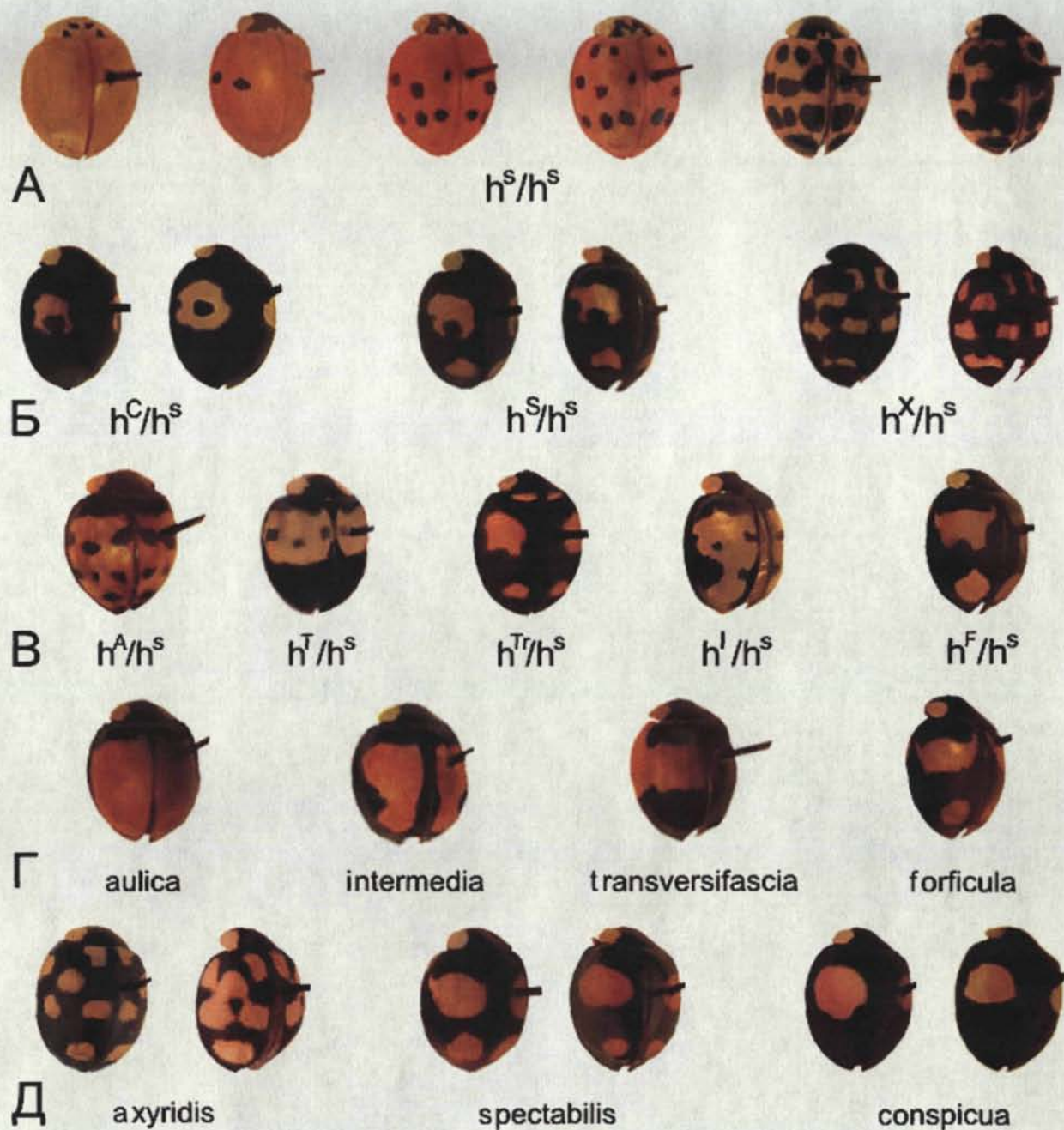


Рис. 3. Фенотипы элитр, обнаруженные в исследованном материале.

А - фенотип *succinea*, Б - гетерозиготы по аллелю *succinea* в комбинациях с обычными меланистическими аллелями, В - гетерозиготы по аллелю *succinea* в комбинациях с редкими аллелями, Г и Д - соответственно редкие и обычные меланистические фенотипы (гомозиготы по одноименным аллелям, либо не проявляющиеся фенотипически гетерозиготы).

аллелю *succinea*. В анализируемом в данной работе материале были обнаружены гетерозиготные фенотипы *succinea* в комбинациях как с наиболее обычными аллелями серии – *conspicua* ( $h^C/h^s$ ), *spectabilis* ( $h^S/h^s$ ), *axyridis* ( $h^X/h^s$ ) (Рис. 3 Б), так и с пятью редкими аллелями – *transversifascia* ( $h^T/h^s$ ), *aulica* ( $h^A/h^s$ ), *forficula* ( $h^F/h^s$ ), *intermedia* ( $h^I/h^s$ ) и *tripunctata* ( $h^{Tr}/h^s$ ) (рис. 3 В). Также были обнаружены особи фенотипов ***aulica*, *transversifascia*, *intermedia*, *forficula*** (рис. 3 Г), которые, очевидно, могут быть как гомозиготами по одноименным аллелям, так и некоторыми гетерозиготами, не проявляющимися фенотипически.

Фенотипы ***conspicua*, *spectabilis*** и *axyridis* (рис. 3 Д), детерминируются соответствующими аллелями в гомозиготе и их гетерозиготными комбинациями с более рецессивными для каждого из них аллелями серии, кроме проявляющихся гетерозигот по аллелю *succinea*. Кроме того, фенотипы, сходные с ***conspicua*** и ***spectabilis***, могут давать и некоторые компаунды редких аллелей (рис. 1, обзор литературы).

Таким образом, в изученных выборках обнаружено 16 различных фенотипов, которые являются проявлением различных комбинаций из 9 аллелей гена, контролирующего рисунок элитр у *H. axyridis*.

Количественные данные о встречаемости всех обнаруженных фенотипов в изученных выборках, которые сведены в табл. 2, показывают, что пять редких для всего вида аллелей в анализируемом материале обнаружены всего у 33 особей из 16 выборок. Из них аллель ***aulica*** обнаружен у 13, ***forficula*** – у восьми, ***intermedia*** – у пяти, ***transversifascia*** – также у пяти и ***tripunctata*** – у двух особей. Суммарная доля редких фенотипов во всей массе данных составляет всего 0,11 %.

В связи с такой низкой частотой редких фенотипов при дальнейшем сравнительном статистическом анализе выборок их встречаемостью можно пренебречь. Кроме того, поскольку у *H. axyridis* в некоторых популяциях были обнаружены микрогеографическая изменчивость и неслучайность скрещивания, использовать соотношения Харди-Вайнберга для расчета аллельных

Таблица 2. Распределение фенотипов элитр в выборках

В ы б о р к а			Ф е н о т и п ы э л и т р								
Локалитет	Дата сбора	Объем	conspicua	conspicua/ succinea	spectabilis	spectabilis /succinea	axyridis	axyridis/ succinea	rare	Rare/ succinea	succinea
Кемерово	осень 2006 г.	345					316	28			1
Новосибирск	10-16.10.1983	536					513	22			1
	осень 1983	117					110	7			
	26-30.09.2006	164					145	19			
Горно-Алтайск	12.09.1983	168					165	3			
	15-16.09.1983	118					100	18			
	нач.сент. 2005	57					55	2			
	18.08.2006	19					18	1			
Онгудайский р-н, д. Большой Яломан	01.07. 1983	36					34	2			
Иркутск	осень 1998	218					133	72			13
п. Листвянка	6-9.09.1960	74					45	23			6
	13-27.09.1983	249					109	98		1 (h <sup>A</sup> /h <sup>S</sup> )	41
д. Байкал	осень 1982	354					217	99			38
берег оз. Байкал, 12 км на с-в от Байкальска	2-10.09.1983	219		1			46	62		2 (h <sup>A</sup> /h <sup>S</sup> )	108
с. Н. Цасучей (Ононский р-н Читинской обл.)	19.03.2006	61				2	5	9			45
Райчихинский р-н, п. Широкий	07-25.10.1983	4286	140	159	113	138	8	1		1 (h <sup>I</sup> /h <sup>S</sup> )	3726
Архара	14.10.1983	1739	42	36	48	35			1 (aulica)	1 (h <sup>Tr</sup> /h <sup>S</sup> )	1576



Таблица 2 (продолжение)

Локалитет	Дата сбора	Объем	conspicua	conspicua/ succinea	spectabilis	spectabilis/ succinea	axyridis	axyridis/ succinea	rare	Rare/ succinea	succinea
Облученский р-н, с. Пашково	06-08.05.2004	337	7	7	11	12					300
Облученский р-н, п. Теплоозерск	29-30.09.1989	250	13	7	12	7					211
заповедник "Бастак", р. Бира	октябрь 2000	83	2	4	3	3					71
	май 2001	58	5	4	6	7				1 (h <sup>F</sup> /h <sup>S</sup> )	35
Сихотэ-Алиньский запо- ведник, кордон "Ясный"	14.10.1982	1089	21	31	13	35					989
Сихотэ-Алин. зап-к, кор- дон "Усть-Серебряный"	18.10.1982	1819	35	40	32	51					1661
с. Дубовый ключ (30 км от Уссурийского зап-ка)	26.10.1981	868	28	20	13	14				2 (1 h <sup>I</sup> /h <sup>S</sup> +1 h <sup>F</sup> /h <sup>S</sup> )	791
зап-к «Кедровая падь»	18-19.10.1976	601	11	7	13	7				2(1 h <sup>I</sup> /h <sup>S</sup> +1 h <sup>A</sup> /h <sup>S</sup> )	561
	октябрь 1976	173	4	4	1	3					161
П-ов Муравьева- Амурского, б. Емор	25.04.1975	202	4	2	3	4					189
Владиво- сток	ст. Угольная	6-8.10.2003	113	3	4	3	5				98
	ст. Седанка	10-13.10.2002	130	6	58		3				108
		12.05.2003	130	5	2	7	3			1 (intermedia)	112
		6,7.10.2003	475	10	17	21	24				403
		11.10.2004	150	4	4	6	2	1			133

Таблица 2. (продолжение)

Локалитет		Дата сбора	Объем	conspicua	conspicua/ succinea	spectabilis	spectabilis /succinea	axyridis	axyridis/ succinea	rare	Rare/ succinea	succinea
Академгородок		осень 1976	1497	29	17	29	27					1395
		01.10.1979	435	35	12	33	26					329
		октябрь 1980	371	13	10	13	9					326
		28.09.1995	1146	62	20	55	33			2 (1 intermedia + 1 forficula)		974
		04-10.10.2002	1725	40	64	43	68			2 (aulica)	1 (h <sup>T</sup> /h <sup>S</sup> )	1507
		04.10.2003	408	9	13	11	10					371
		осень 2004	796	31	11	45	19			1 (aulica)		689
2-ая речка		13,20.10.2003	204	10	9	1	9					175
Ботанический сад		17.10.1995	3995	132	79	122	99			4 (1 aulica + 1 transversifascia + 1 intermedia + 1 forficula)	4 (3 h <sup>F</sup> /h <sup>S</sup> + 1 h <sup>A</sup> /h <sup>S</sup> )	3555
о. Русский, бухта Новик, пос. Подножное		11.10.2003	434	10	13	16	12			1 (aulica)		382
о. Попова		05.10.1974	397	16	9	24	9				1 (h <sup>Tr</sup> /h <sup>S</sup> )	338
		10-11.05.1975	137	4		5	4					124
		осень 1980	186	1	4	4	4					173
		осень 1986	2296	64	35	66	34	1			2 (h <sup>A</sup> /h <sup>S</sup> ) + 2 (h <sup>T</sup> /h <sup>S</sup> )	2092
Хасанский р-н, биост. ТИБОХ, бухта Троица		6,7.10.2003	442	22	9	22	17			1 (forficula)		371
Всего												29693

частот не вполне корректно. В то же время система «мозаичного доминирования», характерная для гена, контролирующего рисунок элитр у *H. axyridis*, не позволяет точно оценить генотип по фенотипу особи даже у гетерозигот по аллелю *succinea* (поскольку он далеко не всегда проявляется в гетерозиготном состоянии). Исходя из этих соображений, дальнейший сравнительный анализ выборок по рисунку элитр будет проводиться не по частотам аллелей, для теоретического расчета которых пришлось бы делать некорректные допущения, а по распределению четырех реальных фенотипических классов: *conspicua*, *spectabilis*, *axyridis* и *succinea*, объединив соответствующие гомо- и гетерозиготные по аллелю *succinea* фенотипы.

### 3.2.1.2. Внутрипопуляционная динамика

#### 3.2.1.2.1. Сезонная изменчивость

Среди анализируемого в данной работе материала (Таблица 1) из трех различных локалитетов есть повторные выборки, сделанные во время последовательных периодов весеннего и осеннего лета жуков, разделенных зимней паузой. Это выборки из популяций заповедника «Бастак», ст. Седанка (Владивосток) и о. Попова. Распределение частот фенотипов рисунка элитр и данные анализа достоверности различий между парами последовательных выборок указаны в табл. 3.

Таблица 3. Сезонная изменчивость рисунка элитр

В ы б о р к а			Частота фенотипов элитр, %			Достоверность различий	
Локалитет	Дата сбора	Объем выборки	<i>conspicua</i>	<i>spectabilis</i>	<i>succinea</i>	$\chi^2$	<i>p</i>
Заповедник "Бастак"	октябрь 2000	83	7,23±2,84	7,23±2,84	85,54±3,86	10,95	0,00
	май 2001	57	15,79±4,83	22,81±5,56	61,40±6,45		
Владивосток, ст. Седанка	10-13.10.2002	130	8,46±2,44	8,46±2,44	83,08±3,29	1,01	0,60
	12.05.2003	129	5,43±1,99	7,75±2,35	86,82±2,98	0,39	0,82
	6-7.10.2003	475	5,68±1,06	9,47±1,34	84,84±1,65		
о. Попова	5.10.1974	396	6,31±1,22	8,33±1,39	85,35±1,78	2,87	0,24
	10-11.05.1975	137	2,92±1,44	6,57±2,12	90,51±2,50		

Данные табл. 3 показывают, что различия между осенней и весенней выборками, разделенными диапаузой, из заповедника «Бастак» высоко достоверны по критерию  $\chi^2$ . В этой паре выборок с октября 2000 г. по май 2001 г. частота фенотипа *succinea* уменьшилась на 24,14%, а доли фенотипов *conspicua* и *spectabilis* увеличились на 8,56% и 15,58% соответственно. Выборки из г. Владивостока (ст. Седанка), напротив, показывают противоположное направление динамики встречаемости отдельных фенотипов в течение зимне-весеннего периода: частота фенотипа *succinea* с осени 2002 г. по май 2003 г. уменьшилась почти на 4%, а частоты меланистов, особенно *conspicua* увеличились. При этом, в течение следующего летнего периода - с мая по октябрь 2003 г. - изменения частот фенотипов *succinea* и *spectabilis* имели обратное направление, а частота фенотипа *conspicua* практически не изменилась. Направление динамики частот в выборках с о. Попова (октябрь 1974 г. - май 1975 г.) аналогично таковому в зимне-весенний период во Владивостоке. Однако изменчивость, обнаруженная в приморских популяциях, по критерию  $\chi^2$  статистически не достоверна.

### 3.2.1.2.2. Микрогеографическая изменчивость

Для оценки возможной микрогеографической изменчивости *H. axyridis* во время осеннего лета 2003 года жуки собирались в 4 разных точках г. Владивостока. Кроме того, по паре осенних сборов из тех же мест, а также из Ботанического сада (1 выборка) были сделаны в 1995, 2002 и 2004 годах. Эти точки сбора расположены в пределах города следующим образом: ст. Угольная находится почти у его северной границы, примерно в 12-ти км к юго-западу от нее расположен Ботанический сад. В том же направлении, на расстоянии около 3 км от Ботанического сада находится ст. Седанка. Примерно на 3,5 км южнее нее расположен Академический городок. Сбор жуков в районе "2-я речка" проводился еще на 2,5 - 3 км южнее. Распределения частот фенотипов элитр в этих выборках приводятся в табл. 4, данные которой показывают, что различия в частотах отдельных фенотипов между выборками,

Таблица 4. Микрогеографическая изменчивость рисунка элитр в г. Владивостоке

год	Точка и дата сбора	Объем выборки	Доли фенотипов элитр в %			
			<i>conspicua</i>	<i>spectabilis</i>	<i>axyridis</i>	<i>succinea</i>
2004	ст. Седанка, 11 октября	150	5,33±1,83	5,33±1,83	0,67±0,66	88,67±2,59
	Академгородок, осень	795	5,28±0,79	8,05±0,96		86,67±1,21
2003	ст. Угольная, 6-8 октября	113	6,19±2,27	7,08±2,41		86,73±3,19
	ст. Седанка, 6,7 октября	475	5,68±1,06	9,47±1,34		84,84±1,65
	Академгородок, 04 октября	408	5,39±1,12	5,15±1,09		90,93±1,42
	2-я речка, 13,20 октября	204	9,31±2,03	4,90±1,51		85,78±2,44
2002	ст. Седанка, 10-13 октября	130	8,46±2,44	8,46±2,44		83,08±3,29
	Академ. гор-к, 04-10 октября	1722	6,04±0,57	6,45±0,59		87,51±0,80
1995	Академ. гор-к, 28 сентября	1144	7,17±0,76	7,69±0,79		85,14±1,05
	Ботаническийсад, 17 октября	3987	5,29±0,35	5,54±0,36		89,16±0,49

собранными на ст. Седанка и в Академгородке в 2002, 2003 и 2004 гг., не имеют определенного направления. Так, частота фенотипа *succinea* на ст. Седанка в 2004 г. на 2% выше, чем в Академгородке, а в 2003-м и 2002-м годах - ниже на 6% и 4% соответственно. Частота фенотипа *spectabilis* в 2004 г. на ст. Седанка ниже более чем на 3%, а в 2003-м и 2002-м годах - выше соответственно на 4% и 2%. Встречаемость фенотипа *conspicua* в 2004-м и 2003-м годах была практически одинаковой, а в 2002-м году в выборке из Академгородка более, чем на 2%, ниже. При этом в сборах 2003 г. различия между выборками из наиболее удаленных друг от друга точек сбора по частоте фенотипа *succinea* (ст. Угольная - 2-я речка) значительно меньше, чем между выборками из наиболее близких точек сборов - ст. Седанка - Академгородок, различия между которыми максимальны. В изменениях частот других фенотипов какая либо географическая закономерность также не обнаруживается.

По изменчивости распределения всех фенотипов проверка достоверности различий между выборками за каждый год показала, что по критерию  $\chi^2$  выборки 2004 г. однородны ( $\chi^2=6,5813$ ,  $p=0,0865$ ), различия между выборками 2003 г. также не являются статистически значимыми - при анализе всей их совокупности общий  $\chi^2=12,1865$  и  $p=0,0580$ , а для пары наиболее отличающихся друг от друга выборок (ст. Седанка - Академгородок) -  $\chi^2=6,4050$  при  $p=0,0407$ . Поскольку  $p \leq 0,05$  эти выборки нельзя признать однородными, но и различия между ними на уровне значимости  $\alpha=0,01$  статистически не достоверны. Выборки 2002 г. также являются однородными ( $\chi^2=2,1603$ ,  $p=0,3396$ ). Статистически достоверно различаются между собой только выборки 1995 г. (Академгородок – Ботанический сад) -  $\chi^2=13,9267$ ,  $p=0,0009$ , хотя абсолютные различия частот отдельных фенотипов между ними не выше, чем в остальных группах выборок. В то же время обращает на себя внимание тот факт, что сроки сборов в 1995 г. отличаются друг от друга на 3 недели – сбор из Академгородка был сделан в сентябре, что соответствует началу периода осеннего лета, а не его пику. Обнаруженные в этом случае различия могут объясняться не столько наличием микрогеографической изменчивости, сколько возможными различиями в поведении разных морф в течение периода лета на зимовку.

Таким образом, результаты, полученные при сравнении сборов, сделанных во время осеннего лета, когда жуки уже покинули места размножения и кормления, в целом говорят об отсутствии в популяции г. Владивостока существенной микрогеографической изменчивости по рисунку элитр.

### 3.2.1.2.3. Долговременная изменчивость

Наличие среди используемого в настоящей работе материала повторных выборок, сделанных в разные годы из одних и тех же популяций, позволяет проследить внутривидовую динамику анализируемых признаков во времени. При этом, чтобы исключить возможное влияние сезонной и микрогеографической изменчивости наиболее корректно сравнивать выборки, сделанные во время осеннего лета жуков, поэтому весенние выборки со ст. Се-

данка и с о. Попова исключены из анализа. Осенние выборки, сделанные в один год в разных районах Владивостока, объединены, поскольку их сравнительный анализ не показал наличия достоверной микрогеографической изменчивости. Объединены также однородные выборки 1983 г. из Новосибирска ( $\chi^2=0,5514$ ,  $p=0,7590$ ) и мономорфные (100 % *axyridis*) выборки из Горно-Алтайска (1983, 2005 и 2006 гг.). Частоты фенотипов рисунка элитр в повторных выборках приведены в табл. 5. Здесь же для сравнения с данными

Таблица 5. Долговременная изменчивость рисунка элитр

выборка			Доли фенотипов рисунка элитр в %			
Локалитет	год сбора	объем	<i>conspicua</i>	<i>spectabilis</i>	<i>axyridis</i>	<i>succinea</i>
Новосибирск	1983	653			99,85±0,15	0,15±0,15
	2006	164			100,00±0,00	
Горно-Алтайск	1983-2006	362			100,00±0,00	
Алтайские горы*	до 1933	4013			99,95±0,04	0,05±0,04
п. Листвянка	1960	74			91,89±3,17	8,11±3,17
	1983	248			83,47±2,36	16,53±2,36
д. Байкал	1982	354			89,27±1,64	10,73±1,64
Иркутск	1998	218			94,04±1,60	5,96±1,60
Иркутская область	1960-1998	894			89,04±1,04	10,96±1,04
Иркутская провинция*	до 1933	73			84,90±4,19	15,10±4,19
Владивосток	1976	1497	3,07±0,45	3,74±0,49		93,19±0,65
	1979	435	10,80±1,49	13,56±1,64		75,63±2,06
	1980	371	6,20±1,25	5,93±1,23		87,87±1,69
	1995	5131	5,71±0,32	6,02±0,33		88,27±0,45
	2002	1852	6,21±0,56	6,59±0,58		87,20±0,78
	2003	1200	6,18±0,70	7,00±0,74		86,82±0,98
	2004	945	5,29±0,73	7,62±0,86	0,11±0,11	86,98±1,09
	1976-2004	11431	5,68±0,22	6,33±0,23	0,01±0,01	88,03±0,31
Владивосток*	до 1933	765	6,80±0,91	6,00±0,86	0,80±0,32	85,60±0,14
о. Попова	1974	396	6,31±1,22	8,33±1,39		85,35±1,78
	1980	186	2,69±1,19	4,30±1,49		93,01±1,87
	1986	2292	4,32±0,42	4,36±0,43	0,04±0,04	91,27±0,59

\*Сборы Ф.Г. Добржанского (1933)

20-х - 30-х гг. прошлого века по некоторым популяциям (или регионам) приведены соответствующие данные Ф.Г. Добржанского (1933).

Данные табл. 5 показывают, что существенных изменений в популяции Новосибирска за 1983 – 2006 гг. не произошло ( $\chi^2=0,2463$ ,  $p=0,6197$ ). Присутствие фенотипа *succinea* в 1983 г. и его отсутствие в 2006 г. безусловно связано с различиями в объемах выборок. Не являются достоверными и различия между современными сборами из Горно-Алтайска и данными Ф.Г. Добржанского (1933) ( $\chi^2=0,1811$ ,  $p=0,6704$ ). Пара выборок из поселка Листвянка 1960-1983 гг. различается гораздо существеннее, однако и для нее изменения частот фенотипов по критерию  $\chi^2$  нельзя признать статистически достоверными - при  $\chi^2=3,2446$  и  $p=0,0717$ . Средневзвешенные частоты фенотипов по четырем выборкам из Иркутской области 1960 – 1998 гг. также не показывают достоверных отличий от данных Ф.Г. Добржанского (1933) по Иркутской провинции - ( $\chi^2=1,1565$ ,  $p=0,2822$ ).

Наиболее полно долговременная изменчивость по имеющимся у нас материалам может быть проанализирована для популяции г. Владивостока, материал из которой собирался в течение 7 лет за период с 1976 по 2004 гг. Характер этой изменчивости удобно проследить по гистограмме, представленной на рис. 4, по которой хорошо видно, что выборки 1976 и 1979 гг.

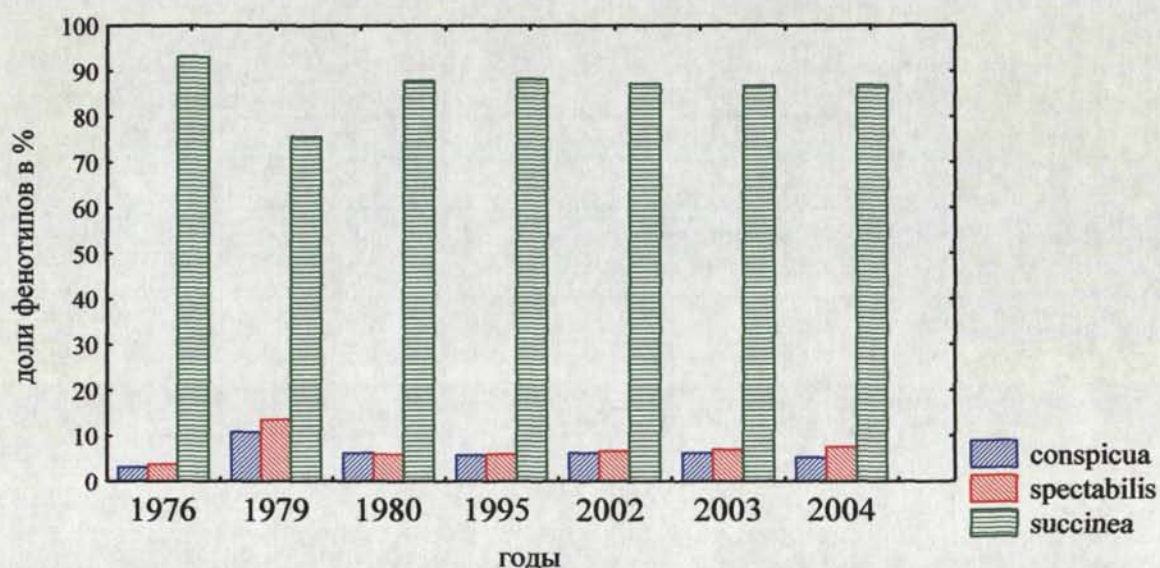


Рис. 4. Долговременная изменчивость рисунка элитр в г. Владивостоке



достаточно четко отличаются друг от друга и от всех остальных. Причем в 1976 г. наблюдается относительно повышенная частота фенотипа *succinea*, а в 1979 г., напротив, пониженная. Доли *conspicua* и *spectabilis* меняются в обратном направлении в целом параллельно друг другу, хотя их соотношения между собой незначительно меняются в отдельные годы – в 1979-м и 2004-м гг. доли *spectabilis* несколько выше, чем *conspicua*, в то время как в остальные годы они практически одинаковы. В целом выборки 1980-2004 гг. слабо отличаются друг от друга. Действительно, по критерию  $\chi^2$  эти выборки однородны –  $\chi^2 = 6,0505$ ,  $p=0,6416$ , в то время как каждая из первых двух достоверно отличается от их общей массы – выборка 1976 г. с  $\chi^2=37,7529$  и 1979 г. – с  $\chi^2=55,5145$  при  $p=0,000$  в обоих случаях. Сравнение объединенной выборки из Владивостока (1976-2004 гг.) с данными Ф.Г. Добржанского (табл. 5 – Владивосток\*) показывает, что разница между ними высоко достоверна –  $\chi^2 = 79,0977$ ,  $p=0,000$ . Однако при разложении общего  $\chi^2$  на частные хорошо видно, что основной вклад в эти различия вносит отклонение частоты фенотипа *axyridis* (частный  $\chi^2_{axyridis} = 72,2355$ ), а при учете распределения только трех обычных для этой популяции фенотипов – *conspicua*, *spectabilis* и *succinea* – эти выборки оказываются однородными –  $\chi^2=2,0355$ ,  $p=0,3614$ .

Осенние выборки из популяции о. Попова статистически достоверно

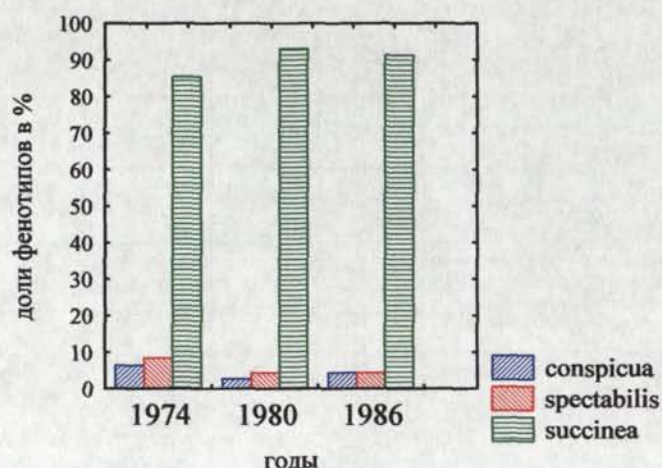


Рис. 5. Долговременная изменчивость рисунка элитр на о. Попова

отличаются друг от друга – общий  $\chi^2$ , даже без учета фенотипа *axyridis*, очень редкого для Приморья, равен 16,8564,  $p=0,0021$ . О характере этих различий можно судить по гистограмме, представленной на рис. 5, по которой видно, что выборка 1974 г. заметно отличается от более поздних большей частотой меланистов и

меньшей – фенотипа *succinea*, в то время как распределение фенотипов в выборках 1980-го и 1986-го гг. различается очень незначительно. Действительно, проверка сходства этой пары выборок по критерию  $\chi^2$  показывает их однородность -  $\chi^2=1,1485$   $p=0,5631$ . Если говорить о динамике отдельных фенотипов, то частота фенотипа *spectabilis* к 1980 г. уменьшилась практически вдвое (см. также табл. 5.) и к 1986 г. почти не изменилась, частота фенотипа *conspicua* к 1980 г. уменьшилась еще существеннее, а к 1986 г. вновь поднялась, хотя и не достигла уровня 1974 г. Доля фенотипа *succinea* менялась также, как *conspicua*, но в противоположных направлениях.

Таким образом, по всей совокупности анализируемых данных можно сказать, что долговременная изменчивость по рисунку элитр в большинстве популяций отсутствует, а там, где она обнаружена (Владивосток и о. Попова), изменения частот отдельных фенотипов не имеют стабильного направления, а скорее колеблются вокруг «средних значений». Возможные причины таких колебаний будут обсуждаться позднее.

### 3.2.1.3. Географическая изменчивость

Поскольку однонаправленных долговременных изменений в распределении частот рисунка элитр обнаружено не было, для оценки географической изменчивости этого признака повторные выборки из одних и тех же локалитетов были объединены. Распределения частот фенотипов в разных популяциях, а также вычисленные на их основе величины коэффициентов внутрипопуляционного разнообразия  $\mu$  (среднее число морф) и  $h_\mu$  (доля редких морф) сведены в табл. 6. Здесь же для удобства последующего обсуждения приведены данные литературы по тем участкам ареала, из которых нет нашего материала. Для лучшей наглядности распределения частот аллелей в разных популяциях представлены также в виде круговых диаграмм, которые нанесены на географическую карту (рис. 6). Здесь же для некоторых областей, из которых массовые случайные выборки не известны, обозначены аллели, обнаруженные там по материалам коллекции ЗИН РАН. Результаты, представленные в табл. 6 и на рис. 6 показывают, что анализируемые нами выбор-

Таблица 6. Географическая изменчивость рисунка элитр

локалитет	№ точки по карте	объем выборки	частоты фенотипов элитр в %				показатели внутривидового разнообразия	
			conspicua	spectabilis	axyridis	succinea	$\mu$ (среднее число морф)	$h_{\mu}$ (доля редких морф)
Новосибирск	1	817			99,88±0,12	0,12±0,12	1,07±0,03	0,47±0,02
Кемерово	2	345			99,71±0,29	0,29±0,29	1,11±0,05	0,45±0,03
Горно-Алтайск	3	362			100,00		1,00	
д. Большой Яломан	4	36			100,00		1,00	
Красноярский край*	5	111			99,10±0,90	0,90±0,90	1,19±0,09	0,41±0,05
Иркутск	7	218			94,04±1,60	5,96±1,60	1,47±0,06	0,26±0,03
д. Байкал	8	354			89,27±1,64	10,73±1,64	1,62±0,04	0,19±0,02
Листвянка	9	322			85,40±1,97	14,60±1,97	1,71±0,04	0,15±0,02
Верхолениск**	6	77			80,50±4,52	19,50±4,52	1,79±0,07	0,10±0,03
12 км на с-в от Байкальска	10	217	0,46±0,46		49,77±3,39	49,77±3,39	2,19±0,09	0,27±0,03
с. Малета***	11	85	2,35±1,64	2,35±1,64	51,76±5,42	43,53±5,38	2,84±0,20	0,29±0,05
с. Н. Нарым***	12	232			37,50±3,18	62,50±3,18	1,97±0,02	0,02±0,01
с. Гыршелун***	13	643		0,16±0,16	36,08±1,89	63,76±1,90	2,07±0,05	0,31±0,02
Чита***	14	392	2,04±0,71	2,55±0,80	31,89±2,35	63,52±2,43	2,77±0,09	0,31±0,02
с. Долгокыча***	15	96	1,04±1,04	4,17±2,04	22,92±4,29	71,88±4,59	2,67±0,19	0,33±0,05
с. Н. Цасучей	16	61		3,28±2,28	22,95±5,38	73,77±5,63	2,31±0,16	0,23±0,05
Капцегайтуй***	17	216	6,48±1,68	5,09±1,50		88,43±2,18	2,02±0,10	0,33±0,03
п. Широкий	18	4285	6,98±0,39	5,86±0,36	0,21±0,07	86,95±0,51	2,20±0,03	0,45±0,01
Архара	19	1737	4,49±0,50	4,78±0,51		90,73±0,70	1,91±0,03	0,36±0,01

Таблица 6. (Продолжение)

с. Пашково	20	337	4,15±1,09	6,82±1,37		89,02±1,70	1,98±0,08	0,34±0,03
п. Теплоозерск	21	250	8,00±1,72	7,60±1,68		84,40±2,29	2,18±0,08	0,27±0,03
заповедник "Бастак"	22	83	7,23±2,84	7,23±2,84		85,54±3,86	2,14±0,15	0,29±0,05
Сихотэ-Алиньский заповедник	23	2908	4,37±0,38	4,50±0,38		91,13±0,53	1,89±0,03	0,37±0,01
с. Дубовый ключ	24	866	5,54±0,78	3,12±0,59		91,34±0,96	1,87±0,05	0,38±0,02
зап-к «Кедровая падь»	25	772	3,37±0,65	3,11±0,62		93,52±0,89	1,76±0,05	0,41±0,02
бухта Емор	26	202	2,97±1,19	3,47±1,29		93,56±1,73	1,76±0,10	0,41±0,03
Владивосток	27	11560	5,67±0,22	6,35±0,23	0,01±0,01	88,20±0,30	2,07±0,02	0,48±0,00
о. Русский, п. Подножное	28	433	5,31±1,08	6,47±1,18		88,22±1,55	2,03±0,07	0,32±0,02
о. Полова	29	3011	4,42±0,37	4,98±0,40	0,03±0,03	90,57±0,53	1,97±0,04	0,51±0,01
бухта Троица	30	441	7,03±1,22	8,84±1,35		84,13±1,74	2,19±0,06	0,27±0,02
Sapporo****	31	1184	34,29±1,38	21,62±1,20	1,01±0,29	42,91±1,44	3,26±0,05	0,18±0,01
Akita-Yamagata****	32	388	42,53±2,51	9,79±1,51	4,64±1,07	43,04±2,51	3,37±0,07	0,16±0,02
Tokyo****	33	178	54,49±3,73	7,30±1,95	3,93±1,46	34,27±3,56	3,21±0,12	0,20±0,03
Nagoya****	34	135	57,78±4,25	9,63±2,54	6,67±2,15	25,93±3,77	3,38±0,12	0,16±0,03
Hirosima****	35	46	67,39±6,91	26,09±6,47	2,17±2,15	4,35±3,01	2,85±0,27	0,29±0,07
Matsuyama****	36	534	64,04±2,08	19,10±1,70	5,81±1,01	10,67±1,34	3,26±0,07	0,19±0,02
Fukuoka****	37	995	83,62±1,17	11,06±0,99	2,21±0,47	2,31±0,48	2,40±0,06	0,40±0,02
Mukden****	38	1865	4,60±0,49	4,50±0,48		90,70±0,67	1,90±0,03	0,37±0,01
Chihfeng****	39	91	4,40±2,15	12,10±3,42		82,40±3,99	2,15±0,14	0,28±0,05
Peiping****	40	9635	7,30±0,27	8,90±0,29		83,30±0,38	2,19±0,01	0,27±0,00

\* данные Ф.Г. Добржанского (Dobzhansky, 1933); \*\* материал коллекции ЗИН РАН (сбор - Родюнов, 1912); \*\*\* данные О. В. Корсуна (2004); \*\*\*\* данные Т. Комай (Komai, at al., 1950).

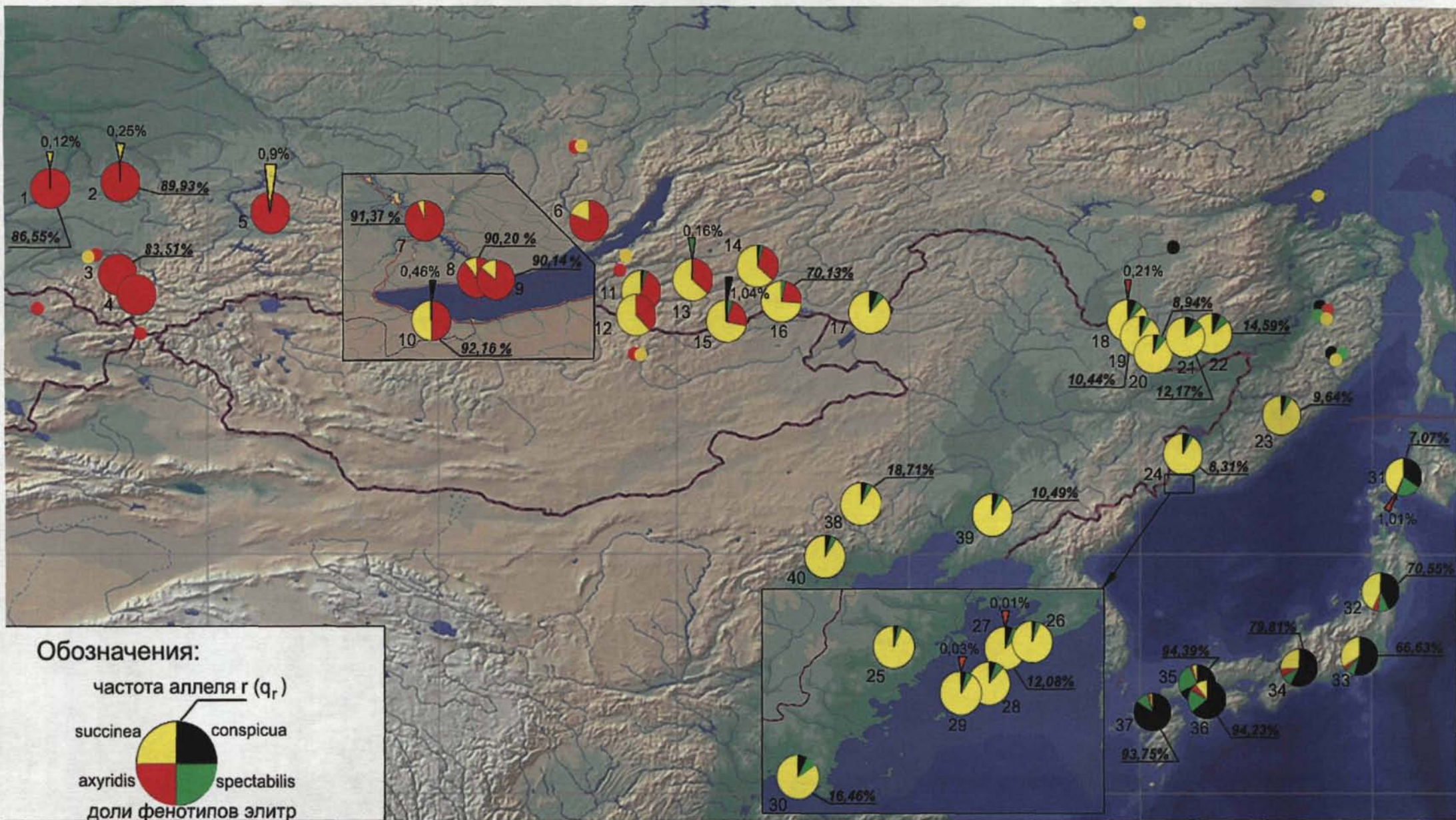


Рис. 6. Географическая изменчивость *Harmonia axyridis* Pall. по рисунку элитр и наличию элитрального гребня

ки (и соответственно популяции) четко разбиваются на 4 группы. Первая из них включает выборки из популяций Новосибирска, Кемерово и Алтая (№№ 1 - 4), практически мономорфные по фенотипу *axugidis*. Жуки фенотипа *succinea* встречаются здесь очень редко. Соответствующий аллель в этом регионе присутствует во всех анализируемых выборках, но в алтайских популяциях - только в гетерозиготном состоянии (табл. 2).

Вторая группа выборок - Иркутск, д. Байкал, п. Листвянка и Верхолениск (№№ 6 - 9) характеризуется плавным увеличением частоты фенотипа *succinea* с запада на восток от  $5,96 \pm 1,60\%$  - в Иркутске до  $19,50 \pm 4,52\%$  в Верхолениске и соответствующим снижением доли фенотипа *axugidis*. При этом различия между всеми парами соседних популяций невелики и по критерию  $\chi^2$  статистически не достоверны: для пары выборок Иркутск - д. Байкал -  $\chi^2 = 3,7818$ ,  $p = 0,0518$ ; д. Байкал - п. Листвянка -  $\chi^2 = 2,2876$ ,  $p = 0,1304$ ; п. Листвянка - Верхолениск -  $\chi^2 = 1,1383$ ,  $p = 0,2860$ . Однако сравнение между собой более удаленных (в долготном направлении) выборок показывает статистически достоверные различия: для пары Иркутск - Листвянка -  $\chi^2 = 9,8092$ ,  $p = 0,0017$ ; Байкал - Верхолениск -  $\chi^2 = 4,4857$ ,  $p = 0,0342$ ; Иркутск - Верхолениск -  $\chi^2 = 12,1025$ ,  $p = 0,0005$ .

Из Забайкалья в нашем материале есть всего 2 выборки. Первая из них, собранная на берегу оз. Байкал в 12 км от Байкальска (точка 10, рис. 6), резко отличается от выборок с противоположного берега оз. Байкал значительным увеличением частоты фенотипа *succinea* и таким же уменьшением доли фенотипа *axugidis* (табл. 6). Кроме того, в этой выборке впервые появляется фенотип *conspicua*, хотя и с очень низкой частотой (0,46%). Вторая из забайкальских выборок, собранная значительно восточнее - на юге Читинской области (Н. Цасучей - точка 16 - рис. 6) характеризуется дальнейшим снижением доли фенотипа *axugidis* и увеличением частоты фенотипа *succinea* - до 22,95% и 73,77% соответственно. Кроме того, в этой выборке с уже заметной частотой (3,28%) появляется фенотип *spectabilis* (табл. 6).

Четвертая группа выборок, наиболее многочисленная, включающая

популяции Амурской области и Дальнего Востока, также четко отличается от предыдущих трех. Прежде всего, эти выборки характеризуются чрезвычайно низкими частотами фенотипа *axuridis* (табл. 6), который, тем не менее, не исчезает полностью, но изредка встречается, с учетом материалов коллекции ЗИН РАН, по всему Дальнему Востоку (рис. 6). Частота фенотипа *succinea* в этой группе выборок (точки 18 - 30, рис. 6) повсеместно высока и колеблется от 84,13% до 93,56% без определенного географического направления. Частоты фенотипов *conspicua* и *spectabilis* в этих выборках не высоки и также меняются от популяции к популяции без конкретного направления и в основном параллельно друг другу от 2,97% и 3,11% до 8,00% и 8,84% соответственно. Чтобы определить, как в целом по распределению фенотипов элитр различаются анализируемые популяции, и есть ли географические закономерности в уровне этих различий был проведен кластерный анализ этой группы выборок, результаты которого, представленные в виде дендрограммы на рис. 7, показывают, что минимальные дистанции наблюдаются как между

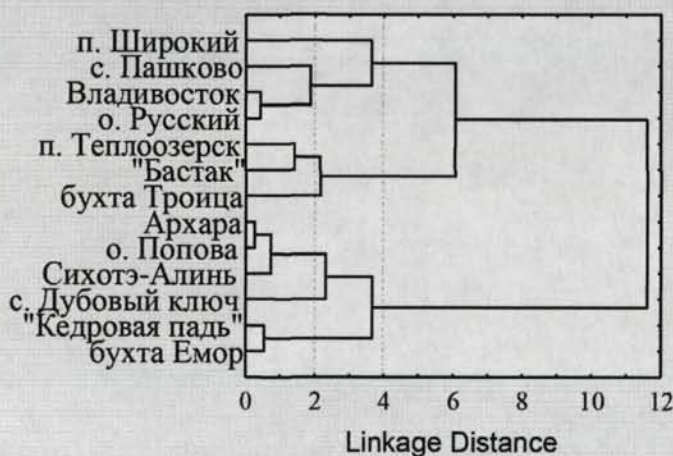


Рис.7. Результаты кластерного анализа выборок из восточной группы популяций по распределению фенотипов элитр.

географически близкими популяциями (Владивосток - о. Русский, п. Теплоозерск - зап-к "Бастак"), так и между очень далекими друг от друга (Архара - о. Попова). При этом различия внутри кластеров 1-го, 2-го и в одном случае 3-го порядка настолько малы, что проверка достоверности различий между ними по критерию  $\chi^2$  показывает их однородность: в группах выборок с. Пашково - Владивосток - о.

Русский -  $\chi^2=1,6522$ ,  $p=0,9488$ ; п. Теплоозерск - заповедник "Бастак" - бухта Троица -  $\chi^2=0,6430$ ,  $p=0,9582$ ; Архара - о. Попова - Сихотэ-Алиньский заповедник - с. Дубовый ключ -  $\chi^2=9,4064$ ,  $p=0,4007$ ; Кедровая падь - бухта Емор -

$\chi^2=0,1410$ ,  $p=0,9319$ . В то же время, выборки из некоторых географически близких популяций (Владивосток - бухта Емор, Архара - п. Широкий, с. Пашково - п. Теплоозерск, с. Дубовый ключ - заповедник "Кедровая падь") значительно сильнее отличаются друг от друга и оказываются в разных кластерах. При этом выборки из Архары и п. Широкий статистически достоверно различаются между собой -  $\chi^2=20,4609$ ,  $p=0,0001$ , а остальные - нет ( $p>0,01$  во всех случаях). Таким образом, в этой зоне ареала географические закономерности межпопуляционных различий в распределении фенотипов элитр не обнаружены, а амплитуды межпопуляционных колебаний частот всех фенотипов, обычных для этой группы выборок, не велики и не превышают обнаруженные при анализе внутрипопуляционной изменчивости в популяциях Владивостока и о. Попова.

Таким образом, обобщая результаты анализа макрогеографической изменчивости рисунка элитр можно сказать, что в пределах исследованной части ареала существуют две зоны, в которых направленная макрогеографическая изменчивость практически отсутствует (самая западная часть ареала и обширная северо-восточная часть, включающая Амурскую область и весь Дальний Восток), и две зоны клинальной изменчивости (Прибайкалье и Забайкалье), между которыми по оз. Байкал проходит зона перерыва клины, в которой частоты фенотипов элитр меняются скачкообразно.

### 3.2.2. Изменчивость элитрального гребня.

Напомню, что элитральный гребень - поперечный хитиновый валик, расположенный на нижних концах элитр - морфологический признак с известной генетической детерминацией, популяционная изменчивость которого изучалась только для очень ограниченной части ареала. Внутри- и межпопуляционная изменчивость этого признака в популяциях российской части видового ареала в данной работе анализируется впервые. Встречаемость жуков, не имеющих элитральный гребень ( $Q_{(rr)}$ ), т.е. рецессивных гомозигот, анализировалась в большинстве имеющихся выборок. Поскольку для при-



знака элитрального гребня не известны факты отклонения популяций от состояния генетического равновесия, и этот признак контролируется одним аутосомным диаллельным геном при полном доминировании, можно воспользоваться соотношением Харди-Вайнберга и оценить внутри- и межпопуляционную динамику также по частоте рецессивного аллеля ( $q_r$ ).

### 3.2.2.1. Внутрипопуляционная динамика

Для оценки внутрипопуляционной изменчивости по этому признаку данные по частоте рецессивных гомозигот ( $Q_{rr}$ ) и соответствующего аллеля ( $q_r$ ) в имеющихся у нас повторных выборках из некоторых популяций (всего 21 выборка из 9 точек сбора) сведены в табл. 7. Здесь же указаны результаты

Таблица 7. Внутрипопуляционная изменчивость элитрального гребня

Локалитет	дата выборки	объем выборки	доля рецессивных гомозигот ( $Q_{rr}$ ) в %	доля рецессивного аллеля ( $q_r$ ) в %	$\chi^2$	p	
Новосибирск	10-16.10.1983	536	76,31±1,84	87,36±1,05	1,80	0,41	
	осень 1983	117	70,94±4,20	84,23±2,49			
	26-30.09.2006	164	73,17±3,46	85,54±2,02			
Горно-Алтайск	сентябрь 2005	57	70,18±6,06	83,77±3,62	0,02	0,89	
	18.08.2006	19	68,42±10,66	82,72±6,45			
Листвянка	1960	74	68,92±5,38	83,02±3,24	6,24	0,01	
	1983	249	82,33±2,42	90,74±1,33			
Бастак	октябрь 2000	83	2,41±1,68	15,52±5,42	0,08	0,78	
	май 2001	58	1,72±1,71	13,11±6,51			
Владивосток	2-ая речка	октябрь 2003	204	0,98±0,69	9,90±3,48	6,54	0,76
	Ботанический сад	17.10.1995	3995	1,53±0,19	12,37±0,78		
	Академгородок	28.09.1995	1146	0,96±0,29	9,80±1,47		
		4-10.10.2002	1725	1,68±0,31	12,96±1,19		
		4.10.2003	414	1,93±0,68	13,89±2,43		
		осень 2004	796	1,51±0,43	12,29±1,76		
	ст. Седанка	10-13.10.2002	130	0,77±0,77	8,77±4,37		
		12.05.2003	130	1,54±1,08	12,41±4,35		
		октябрь 2003	475	0,84±0,42	9,17±2,28		
11.10.2004		150	1,33±0,94	11,53±4,06			
ст. Угольная	6-8.10.2003	113	2,65±1,51	16,28±4,64			

проверки достоверности различий между повторными выборками по критерию  $\chi^2$ . Данные табл. 7 показывают, что достоверными можно признать (на уровне значимости 0,05) только различия между выборками 1960-го и 1983-го гг. из популяции пос. Листвянка. При этом выборки, собранные в последовательные сезоны (весна - осень) в заповеднике "Бастак" ( $\chi^2$  и  $p$  - Таблица 7) и на ст. Седанка в 2002 - 2003 гг. ( $\chi^2 = 0,5859$ ,  $p = 0,7461$ ), соответственно однородны. Также однородными являются выборки из Владивостока, сделанные в разных точках города в один сезон: для выборок 1995 г. Академгородок - Ботанический сад -  $\chi^2 = 2,0917$ ,  $p = 0,1481$ ; 2002 г. - Академгородок - ст. Седанка -  $\chi^2 = 0,6296$ ,  $p = 0,4275$ ; 2003 г. - 2-я речка - Академгородок - ст. Седанка - ст. Угольная -  $\chi^2 = 4,6297$ ,  $p = 0,2010$ ; 2004 г. - Академгородок - ст. Седанка -  $\chi^2 = 0,0280$ ,  $p = 0,8671$ . Таким образом, за исключением выборки из популяции пос. Листвянка, ни сезонная, ни микрогеографическая, ни долговременная изменчивость встречаемости элитрального гребня не обнаруживается.

### 3.2.2.2. Географическая изменчивость

В связи с полученными результатами анализа внутрипопуляционной динамики этого признака, для оценки географической изменчивости элитрального гребня однородные повторные выборки были объединены, а из популяции пос. Листвянка учитывается более поздняя - 1983 г. Частоты рецессивных гомозигот ( $Q_{(г)}$ ) и соответствующего аллеля ( $q_r$ ) приведены в табл. 8. Здесь же для удобства последующего анализа и обсуждения результатов приведены аналогичные данные литературы по другим участкам ареала. Кроме того, для удобства совместного анализа географической изменчивости элитрального гребня и рисунка элитр, частоты рецессивного аллеля ( $q_r$ ) нанесены на ту же карту, что и частоты фенотипов рисунка элитр (рис. 6). По данным табл. 8 и по рис. 6 хорошо видно, что популяции западной части ареала (от Кемерово до Байкальска), имеющие очень высокие частоты аллеля  $r$  (и соответствующего рецессивного фенотипа), резко отличаются от популяций северо-восточной части ареала (от п. Архары до бухты Троица), в которых соответствующие частоты очень низки. В пределах этих групп межпопуляци-

Таблица 8. Географическая изменчивость элитрального гребня

Локалитет	№ точки по Рис.6	Объем выборки	Доля рецессивных гомозигот ( $Q_{rr}$ ) в %	Частота аллеля $r$ ( $q_r$ ) в %
Новосибирск	1	817	74,91±1,52	86,55±0,88
Кемерово	2	345	80,87±2,12	89,93±1,18
Горно-Алтайск	3	76	69,74±5,27	83,51±3,15
Иркутск	7	218	83,49±2,51	91,37±1,38
д. Байкал	8	354	81,36±2,07	90,20±1,15
пос. Листвянка	9	249	82,33±2,42	90,74±1,33
Байкальск	10	219	84,93±2,42	92,16±1,31
пос. Н. Цасучей	16	61	49,18±6,40	70,13±4,56
пос. Архара	19	1739	1,09±0,25	10,44±1,19
с. Пашково	20	337	1,48±0,66	12,17±2,70
пос. Теплоозерск	21	250	0,8±0,56	8,94±3,15
Заповедник "Бастак"	22	141	2,13±1,22	14,59±4,17
Сихотэ-Алиньский зап-к	23	1819	0,93±0,23	9,64±1,17
с. Дубовый ключ	24	868	0,69±0,28	8,31±1,69
Владивосток	27	9278	1,46±0,12	12,08±0,52
бухта Троица	30	442	2,71±0,77	16,46±2,35
Sapporo*	31	1184	0,5±0,20	7,07±1,45
Akita-Yamagata*	32	388	49,77±2,54	70,55±1,80
Tokyo*	33	178	44,4±3,72	66,63±2,79
Nagoya*	34	135	63,7±4,14	79,81±2,59
Hirosima*	35	46	89,1±4,59	94,39±2,43
Matsuyama*	36	534	88,8±1,36	94,23±0,72
Fukuoka*	37	995	87,9±1,03	93,75±0,55
Mukden*	38	1865	3,5±0,43	18,71±1,14
Chihfeng*	39	91	1,1±1,09	10,49±5,21

\*данные Т. Комаи с соавторами (Komai et al., 1950).

онная изменчивость частоты этого аллеля не имеет определенного географического направления. Выборка из Н. Цасучей (Восточное Забайкалье, Читинская область) по встречаемости жуков без элитрального гребня и, соответственно, частоте аллеля  $r$  занимает промежуточное положение между этими двумя группами.

Чтобы более детально оценить характер и уровень межпопуляционных различий был проведен кластерный анализ, результаты которого представлены на рис. 8 в виде дендрограммы, по которой хорошо видно, что группа вос-

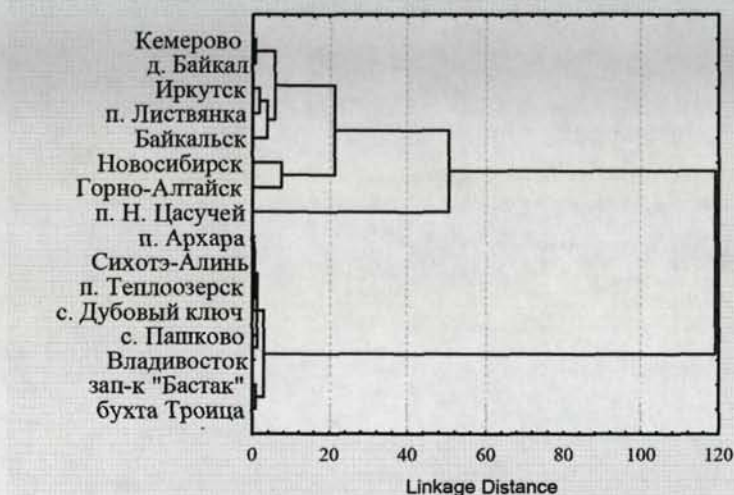


Рис.8. Результаты кластерного анализа географической изменчивости наличия элитрального гребня

но, эти популяции различаются существенно. Тем не менее, статистически достоверно отличаются от остальных только выборки из Новосибирска и Горно-Алтайска, выборки из других популяций этой группы по критерию  $\chi^2$  однородны ( $\chi^2=1,9519$ ,  $p=0,7446$ ) при статистически достоверных различиях для всей группы в целом ( $\chi^2=23,1530$ ,  $p=0,0007$ ). Кроме того, по дендрограмме хорошо видно, что дистанции между выборками в каждом из двух кластеров (и в соответствующих группах популяций) не зависят от географического расстояния между ними.

### 3.2.3. Изменчивость рисунка пронотума.

#### 3.2.3.1. Внутривидовая изменчивость.

Анализ внутривидовой изменчивости рисунка пронотума проводился на значительной части материала, включающей все выборки из Новосибирска, Иркутска, п. Листвянки, д. Байкал, Байкальска, с. Н. Цасучей, п. Теплоозерск, зап-ка "Бастак", Сихотэ-Алиньского зап-ка (18.10.82), с. Дубовый ключ, Владивостока (1995 - 2004 гг.) и б. Троица (подробное описание выборок приведено в табл. 1). Анализ рисунка пронотума у 14597 экз. позволил выделить в исследуемом материале 14 дискретных фенотипов, фотографии

точных популяций образует кластер с минимальными дистанциями между выборками. Действительно, по критерию  $\chi^2$  при уровне значимости  $\alpha=0,01$  различия между ними не достоверны -  $\chi^2=14,4632$ ,  $p=0,0436$ . В кластере, образованном выборками из западных популяций, дистанции между ними значительно выше и, соответствен-

которых приведены на рис. 9. Пять из них (1, 2, 5, 9, 13) совпадают с выделенными Ф.Г. Добржанским (Dobrzansky, 1924), остальные описываются впервые. Фенотипы расположены на рисунке в порядке снижения степени меланизации и обозначены арабскими цифрами под каждой фотографией. Римскими цифрами над фотографиями указаны полученные в результате объединения некоторых фенотипов категории (классы), которые использованы для оценки внутривидовых коэффициентов сопряженности (V-Крамера) рисунка пронотума с фенотипом элитр.

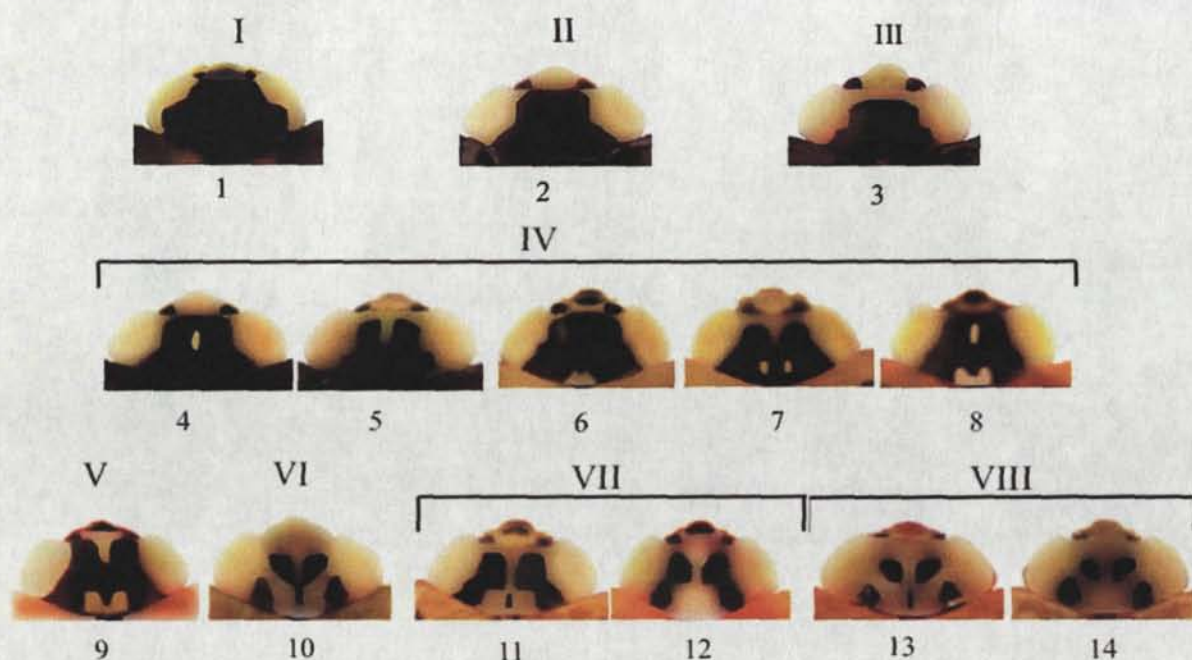


Рис. 9. Дискретные фенотипы рисунка пронотума, выделенные в исследованном материале.

Все 14 выделенных фенотипа достаточно четко отличаются друг от друга, несмотря на то, что величина пятен, образующих рисунок, сильно варьирует. В целом по характеру распределения меланина на пронотуме можно выделить 3 большие группы типов рисунка.

Для 9-14-го фенотипов характерен рисунок, образованный четырьмя, симметричными относительно продольной оси, пятнами и одним непарным пятном, расположенным в нижней части пронотума на оси симметрии. У 13-го фенотипа все пятна изолированы друг от друга. Величина центрального

пятна варьирует вплоть до его постепенного исчезновения (12-й и 14-й типы). Величина остальных пятен может увеличиваться вплоть до их соединения друг с другом в двух направлениях: оба верхних пятна соединяются с непарным центральным пятном (10 тип), либо верхние пятна соединяются с нижними попарно (11-й, 12-й типы). У 9-го фенотипа все пятна соединяются между собой, образуя М-образную фигуру.

Группа фенотипов 4-8 характеризуется дальнейшим увеличением, по сравнению с 9-м фенотипом, (от 8-го к 4-му) размеров всех пятен до их слияния между собой также в двух направлениях. В последовательном ряду типов 8 - 6 - 2(3) сначала полностью сливаются верхние пятна и затем нижние, а в серии фенотипов 7 - 5 - 4 - 2(3) сначала объединяются нижние пятна, а затем верхние.

Для 1-го - 3-го типов характерно наличие сплошной меланизированной зоны в центре пронотума и лишенные пигмента зоны по боковым краям элитр. При этом у 1-го фенотипа лишенные меланина зоны имеют форму узкой полоски, у 2-го - эти зоны существенно больше по размеру и имеют овальную форму, 3-й тип характеризуется сокращением меланизированной зоны в верхней части пронотума и, соответственно, наличием депигментированной перемычки между боковыми светлыми зонами.

Необходимо отметить, что различия между 2-м и 3-м типами в значительной степени являются количественными, ширина светлой полосы, соединяющей боковые светлые зоны, уменьшается очень постепенно вплоть до ее исчезновения. Таким образом, изменение рисунка между этими двумя типами могут трактоваться как модификационные. Такими же, по-видимому, являются различия между 11-м и 12-м, а также 13-м и 14-м типами. Переходы между остальными фенотипами значительно более дискретны, особи с промежуточным характером рисунка практически не встречаются.

### **3.2.3.2. Сопряженность рисунка пронотума с фенотипом элитр.**

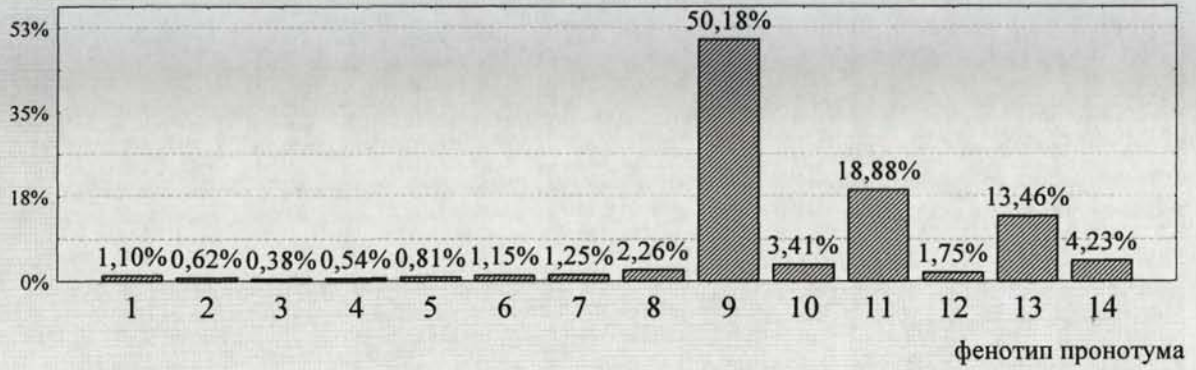
Высокая сопряженность изменчивости рисунка пронотума с рисунком элитр была обнаружена еще Ф.Г. Добржанским (Dobrzansky, 1924). Однако

он анализировал довольно ограниченный по объему материал и использовал для определения степени корреляции коэффициент Пирсона. В данной работе предпринято аналогичное исследование на значительно более массовом материале и с использованием более адекватного показателя корреляции качественных признаков - коэффициента сопряженности Крамера -V, преимущества которого обсуждались при изложении методов исследования.

Анализ сопряженности рисунка пронотума (14 категорий) и рисунка элитр (4 категории: *conspicua*, *spectabilis*, *axyridis*, *succinea*) показывает наличие высокосignификантной корреляции этих признаков с показателем степени сопряженности V-Крамера=0,5521±0,0047 при  $p \ll 0,01$ . Также величины показателя V-Крамера были оценены отдельно только среди меланистов (3 категории фенотипа элитр: *conspicua*, *spectabilis*, *axyridis*) и для всей выборки, при объединении меланистов в один класс (т.е. для 2-х категорий фенотипа элитр: меланисты и *succinea*). Они равны соответственно 0,1307±0,0127 и 0,9425± 0,0081, при  $p \ll 0,01$  в обоих случаях.

Коэффициент сопряженности оценивает количественно силу взаимосвязи признаков, чтобы понять качественный характер этой взаимосвязи, необходимо проанализировать состав сопряженных классов, и оценить различия в распределении типов рисунка пронотума среди жуков с разными фенотипами элитр. Частоты фенотипов пронотума для каждого из фенотипов элитр представлены в виде соответствующих гистограмм на рис. 10, по которым хорошо видны принципиальные различия в распределении частот встречаемости разных типов рисунка пронотума у жуков с разными фенотипами элитр. Там же указаны соответствующие числовые значения в процентах. Так, 1-ый тип рисунка пронотума является очень редким для всех фенотипов элитр. Типы 2-ой и 3-й наиболее типичны для всех меланистов и очень редки у *succinea*. Типы 4-ый и 5-ый достаточно обычны для всех меланистов и составляют в сумме около 13% у *conspicua* и *spectabilis*, и чуть больше 22% у *axyridis*. Не обнаружен у меланистов 6-ой тип, а у *succinea* он встречается с частотой чуть более 1%; 7-ой и 8-ой типы также редки у *succinea*, а у мелани-

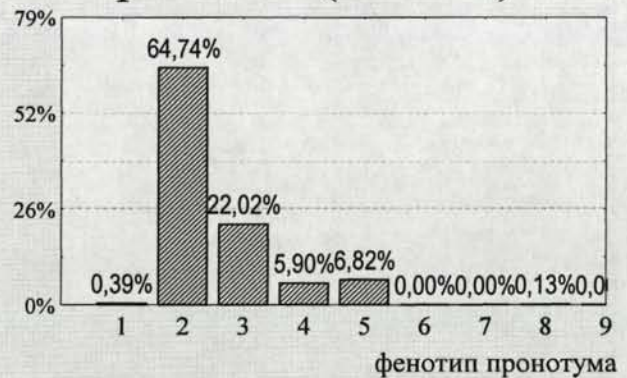
## succinea (11390 экз.)



## conspicua (717 экз.)



## spectabilis (763 экз.)



## axuridis (1705 экз.)

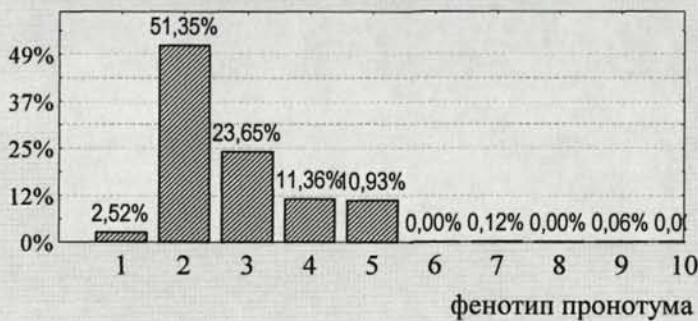


Рис. 10. Распределение фенотипов пронотума у жуков с разными фенотипами элитр

стов встречаются единичные экземпляры. Пронотум 9, самый массовый у *succinea*, у меланистов отсутствует, за исключением *axuridis*, среди которых была обнаружена единственная особь такого типа. Все фенотипы пронотума с 10-го по 14-й отсутствуют у меланистов, а у *succinea* 11-й и 13-й являются обычными, 10-й, 12-й и 14-й – относительно редки. Таким образом, частотные распределения типов рисунка пронотума у жуков с меланистическими фенотипами элитр являются в значительной степени сходными и резко отличаются от характера изменчивости у жуков с элитами фенотипа *succinea*.



Для более полного анализа степени изменчивости рисунка пронотума для каждого фенотипа элитр были рассчитаны также показатели разнообразия  $\mu$  и  $h_{\mu}$ . Для жуков с элитрами фенотипа *conspicua* значения этих коэффициентов равны  $3,88 \pm 0,11$  и  $0,35 \pm 0,02$  соответственно, *spectabilis* -  $3,52 \pm 0,11$  и  $0,41 \pm 0,02$ , *axyridis* -  $4,36 \pm 0,08$  и  $0,38 \pm 0,02$ , *succinea* -  $7,90 \pm 0,07$  и  $0,44 \pm 0,01$ .

### 3.2.3.3. Половой диморфизм рисунка пронотума

Еще одним важным показателем изменчивости любого признака является ее зависимость (или отсутствие таковой) от пола. Проведенный нами анализ сопряженности рисунка пронотума с полом показывает наличие высокозначимой ( $p=0,0000$ ) корреляции, хотя степень ее не очень велика ( $V$ -Крамера= $0,4509721$ ). Чтобы лучше понять характер и природу обнаруженного полового диморфизма, очевидно, необходимо учесть уже описанную выше сопряженность рисунка пронотума с рисунком элитр и оценить половые различия в частотном распределении типов рисунка пронотума для жуков с каждым фенотипом элитр по отдельности. Данные по встречаемости фенотипов рисунка пронотума среди особей разного пола и с разными фенотипами элитр представлены в виде соответствующих гистограмм на рис.11. Там же указаны соответствующие коэффициенты популяционного разнообразия  $\mu$  и  $h_{\mu}$ , в данном случае характеризующие степень и структуру разнообразия рисунка пронотума для каждого фенотипа элитр и одновременно для каждого пола.

По гистограммам хорошо видно, что независимо от фенотипа элитр для самцов характерно увеличение долей относительно менее меланизированных фенотипов. Так, у жуков типа *succinea* доли всех относительно более меланизированных фенотипов (с 1-го по 8-й, кроме 5-го) уменьшаются от 11,56% (в сумме) у самок до 3,31% у самцов; доля 9-го фенотипа (средняя степень меланизации) также уменьшается от 61,68% (у самок) до 34,26% (у самцов); доли же всех менее меланизированных фенотипов (с 10-го по 14-й) у самок меньше, чем у самцов и их суммарная частота увеличивается от 47,54% (у самок) до 62,43% (у самцов). У меланистов эта же тенденция выражена еще

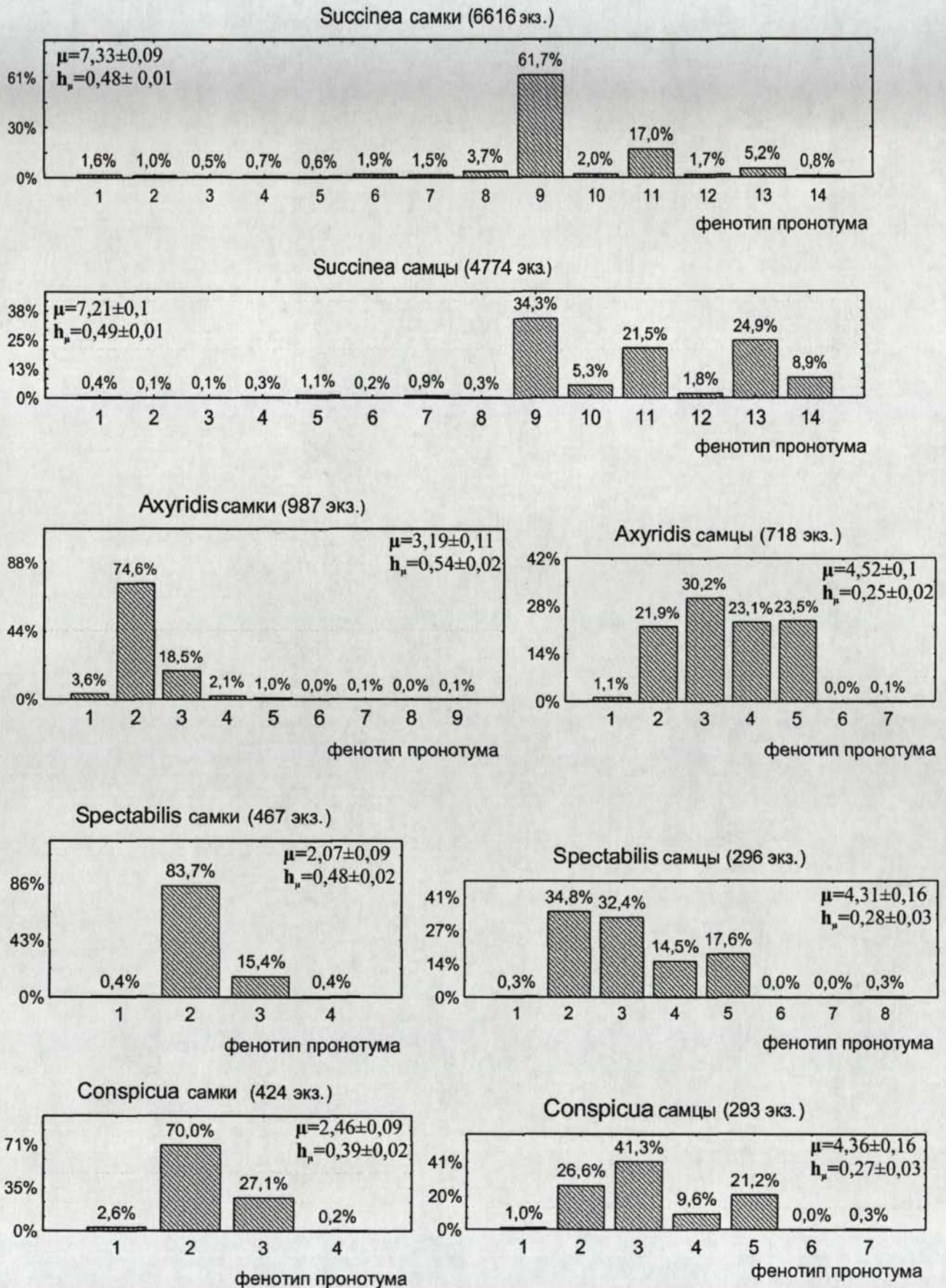


Рис. 11. Половой диморфизм рисунка пронотума

более отчетливо. Так, 3-й фенотип рисунка у самок встречается примерно в 3-5 раз реже, чем 2-ой (относительно более меланизированный), а у самцов чаще (*conspicua* и *axyridis*) или примерно с такой же частотой (*spectabilis*). Частоты 4-го и 5-го фенотипов изменяются еще существенней, составляя у самок в сумме 0,24%-3,08% и достигая у самцов 30,72% – 46,66%.

Количественно оценить обнаруженные различия в уровне полового диморфизма у жуков с разными фенотипами элитр можно, вычислив соответствующие коэффициенты сопряженности. Величина коэффициента сопряженности (V-Крамера) рисунка пронотума с полом для жуков с элитрами фенотипа *succinea* оказалась равной  $0,43 \pm 0,01$ , *conspicua* –  $0,53 \pm 0,04$ , *spectabilis* –  $0,56 \pm 0,04$  и *axyridis* –  $0,60 \pm 0,02$ . Таким образом, у жуков с фенотипом элитр *succinea* уровень половых различий по изменчивости рисунка пронотума минимальный, у *conspicua* и *spectabilis* он значимо больше и сходен между ними, жуки с элитрами *axyridis* имеют максимальный уровень полового диморфизма, однако его отличие от такового у *conspicua* и *spectabilis* находится в границах статистической ошибки, т.е. – не является достоверным. В то же время, величины коэффициента сопряженности рисунка пронотума с фенотипом элитр у жуков разного пола практически идентичны и составляют  $0,55 \pm 0,01$  – у самок,  $0,57 \pm 0,01$  – у самцов при анализе по четырем основным фенотипам элитр, и  $0,96 \pm 0,01$  – у самцов,  $0,94 \pm 0,01$  – у самок при объединении всех меланистов в один класс.

В зависимости от пола меняется также общий уровень и характер изменчивости рисунка пронотума, что подтверждается величинами коэффициентов  $\mu$  и  $h_{\mu}$ , указанных на соответствующих гистограммах (рис. 11). Эти показатели практически идентичны для разных полов у *succinea*, но отчетливо различны у всех меланистов, у самцов которых значения коэффициента внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) практически вдвое выше, чем у самок, при уменьшении доли редких морф ( $h_{\mu}$ ) примерно в полтора раза.

Для получения адекватной картины популяционной изменчивости рисунка пронотума, безусловно, необходимо учесть обнаруженную нами сопряженность изменчивости рисунка пронотума с фенотипом элитр и полом. Как будет показано позднее при обсуждении полового диморфизма, для сравнения распределения типов рисунков пронотума в разных выборках их деление по полу не целесообразно, т.к. это без принципиальной необходимости резко снизит их объемы, а значит и статистическую достоверность результатов. В то же время сопряженность рисунка пронотума с фенотипом элитр требует проведения сравнительного анализа частотного распределения фенотипов пронотума в разных выборках среди жуков с элитами фенотипа *succinea* и меланистов по отдельности.

#### 3.2.3.4. Внутривидовая динамика

Для оценки внутривидовой динамики рисунка пронотума частотное распределение этого признака анализировалось в повторных выборках из Новосибирска и Владивостока. Повторные выборки из п. Листвянка и заповедника "Бастак" не использовались в связи с их малыми для подобного анализа объемами. Полученные данные сведены в табл. 9. При этом выборки 1983 г. из Новосибирска, различия между которыми по распределению этого признака по критерию  $\chi^2$  статистически не достоверны ( $p=0,33$ ), были объединены. По данным табл. 9 хорошо видно, что выборки из Новосибирска, в которой присутствуют только меланисты, резко различаются между собой. Это подтверждается и проверкой по критерию  $\chi^2$ , который равен 84,7124,  $p=0,000$ . В сборе 2006 года с частотой более 3% появляется 1-ый тип рисунка пронотума, доля 2-го типа возрастает почти вдвое (по сравнению с выборкой 1983 г.), а частоты 3-го - 5-го типов резко уменьшаются и выравниваются между собой. В целом распределение фенотипов пронотума в выборке 2006 года становится более близким к таковому в выборке меланистов из Иркутска 1998 г. (табл. 10). Это хорошо видно по результатам кластерного анализа этих выборок, представленных в виде дендрограммы на рис. 12.

Таблица 9. Внутрипопуляционная изменчивость рисунка пронотума

Локалитет, дата сбора		объем выборки	типы рисунков пронотума (частоты фенотипов в %)														
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
			<b>М</b>	<b>Е</b>	<b>Л</b>	<b>А</b>	<b>Н</b>	<b>И</b>	<b>С</b>	<b>Т</b>	<b>Ы</b>						
Новосибирск	осень 1983	644		47,20±1,97	28,73±1,78	10,87±1,23	13,20±1,33										
	сентябрь 2006	164	3,05±1,34	79,88±3,13	6,10±1,87	6,71±1,95	4,27±1,58										
Владивосток	ст. Угольная	6-8.10.2003	15		66,67±12,17	13,33±8,78	13,33±8,78	6,67±6,44									
		10-13.10.2002	22		50,00±10,66	40,91±10,48		9,09±6,13									
	ст. Седанка	12.05.2003	14	7,69±7,12	53,85±13,32	38,46±13,00											
		6.7.10.2003	58		58,62±6,47	34,48±6,24		6,90±3,33									
		11.10.2004	17		70,59±11,05	17,65±9,25	5,88±5,71		5,88±5,71								
	Академ. городок	28.09.1995	170	0,59±0,59	60,59±3,75	27,65±3,43	4,71±1,62	6,47±1,89									
		4-10.10.2002	215	1,86±0,92	69,30±3,15	20,93±2,77	3,26±1,21	4,65±1,44									
		4.10.2003	42		45,24±7,68	42,86±7,64	2,38±2,35	9,52±4,53									
	осень 2004	104		51,92±4,90	33,65±4,63	3,85±1,89	10,58±3,02										
	Ботанический сад,	17.10.1995	438	1,17±0,51	48,48±2,39	29,84±2,19	9,32±1,39	11,19±1,51									
2-ая речка	13.20.10.2003	29	3,45±3,39	68,97±8,59	24,14±7,95		3,45±3,39										
			<b>С</b>	<b>У</b>	<b>С</b>	<b>С</b>	<b>И</b>	<b>Н</b>	<b>Е</b>	<b>А</b>							
Владивосток	ст. Угольная	6-8.10.2003	98		1,02±1,01					2,04±1,43	56,12±5,01	3,06±1,74	21,43±4,15	1,02±1,01	12,24±3,31	3,06±1,74	
		10-13.10.2002	108		1,85±1,30				0,93±0,92	1,85±1,30	55,56±4,78	2,78±1,58	23,15±4,06		9,26±2,79	4,63±2,02	
	ст. Седанка	12.05.2003	104	0,96±0,96		0,96±0,96			3,85±1,89	0,96±0,96	1,92±1,35	66,35±4,63	1,92±1,35	9,62±2,89	0,96±0,96	9,62±2,89	2,88±1,64
		6.7.10.2003	359					0,56±0,39	1,67±0,68	0,84±0,48	1,67±0,68	58,22±2,60	4,74±1,12	18,66±2,06	1,95±0,73	8,64±1,48	3,06±0,91
		11.10.2004	133					0,75±0,75	2,26±1,29		3,01±1,48	27,82±3,89	3,01±1,48	28,57±3,92	0,75±0,75	26,32±3,82	7,52±2,29
	Академ. городок	28.09.1995	972		0,10±0,10						2,88±0,54	52,06±1,60	4,01±0,63	20,47±1,29	3,50±0,59	11,83±1,04	5,14±0,71
		4-10.10.2002	1507	0,53±0,19	0,66±0,21	0,33±0,15	0,80±0,23	0,73±0,22	2,06±0,37	2,92±0,43	2,79±0,42	57,80±1,27	2,06±0,37	16,72±0,96	1,59±0,32	8,36±0,71	2,65±0,41
		4.10.2003	366				0,27±0,27		1,09±0,54	1,09±0,54	2,73±0,85	62,57±2,53	2,73±0,85	17,76±2,00	0,82±0,47	9,56±1,54	1,37±0,61
	осень 2004	691		0,14±0,14	0,14±0,14			0,29±0,20	0,72±0,32	1,74±0,50	39,07±1,86	4,63±0,80	20,12±1,53	1,30±0,43	24,60±1,64	7,24±0,99	
	Ботанический сад,	17.10.1995	3531	0,11±0,06	0,20±0,08	0,23±0,08	0,11±0,06	0,11±0,06	0,57±0,13	0,08±0,05	1,22±0,18	47,92±0,84	4,39±0,34	21,44±0,69	2,27±0,25	15,75±0,61	5,61±0,39
2-ая речка	13.20.10.2003	175	0,57±0,57	0,57±0,57				1,14±0,80	0,57±0,57	1,14±0,80	56,00±3,75	1,71±0,98	21,71±3,12	1,14±0,80	12,00±2,46	3,43±1,38	

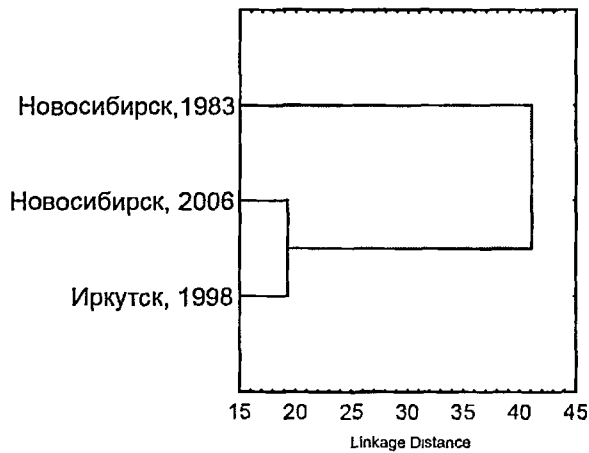


Рис. 12. Результаты кластерного анализа выборок из Новосибирска и Иркутска по частотам фенотипов пронотума у меланистов

результаты которого представлены на рис. 13 в виде дендрограммы, показывающей, что иерархическая классификация этих выборок не соответствует ни точке сбора, ни его дате.

В то же время, кластерный анализ выборок из Владивостока по распределению фенотипов пронотума у жуков с элитрами *sussinea* выявляет некоторые закономерности. Дендрограмма, представленная на рис. 14,

четко показывает, что расстояния между выборками и их объединение в кластеры не зависят от точки сбора, но соответствуют датам сбора. Так, вместе объединяются 6 осенних выборок 2002 и 2003 годов из 4-х различных точек города. По критерию  $\chi^2$  эти выборки являются однородными ( $\chi^2=80,0097$ ,  $p=0,0998$ ). От них достоверно ( $p=0,000$ ) отличаются обе выборки 1995 г. и еще значительно - весенняя выборка 2003 года. Две выборки 2004 года (ст. Седанка и Академ-городок), различия меж-

Выборки меланистов из Владивостока также достоверно различаются между собой -  $\chi^2=140,2740$ ,  $p=0,000$ , однако эти различия для каждого фенотипа менее выражены (по сравнению с Новосибирском) и, по-видимому, разнонаправлены. Для оценки уровня этих различий и систематизации выборок был проведен кластерный анализ,

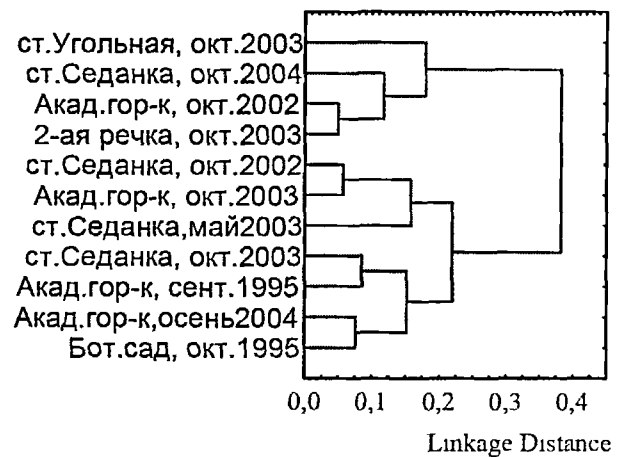


Рис. 13. Результаты кластерного анализа выборок из Владивостока по частотам фенотипов пронотума у меланистов

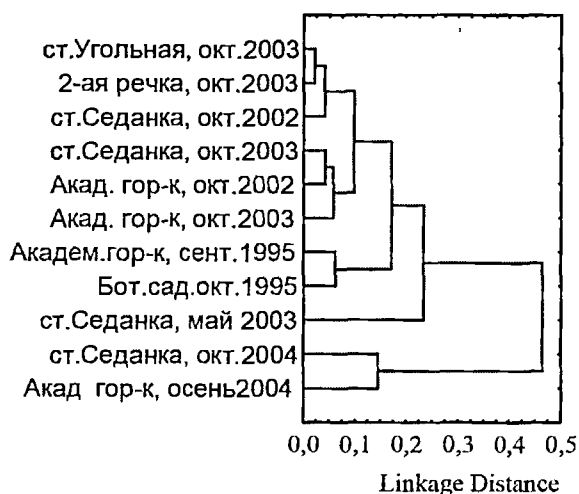


Рис. 14. Результаты кластерного анализа выборок из Владивостока по частотам фенотипов пронотума у жуков с элитами *succinea*

этой точки сбора (табл. 9., ст. Седанка: 10-13.10.2002; 12.05.2003; 6,7.10.2003) показывает, что различия между этими тремя выборками статистически не достоверны - по совокупности всех трех выборок  $\chi^2 = 35,5528$ ,  $p = 0,0607$ ; для пары выборок 10-13.10.2002 - 12.05.2003  $\chi^2 = 16,6851$ ,  $p = 0,1176$ ; а для выборок 12.05.2003 - 6,7.10.2003  $\chi^2 = 16,2588$ ,  $p = 0,1319$ . Также данные таблицы 9 показывают, что долговременные изменения частот конкретных фенотипов не имеют определенного направления. Например, частоты 9-го типа в выборках с 1995 года увеличиваются с 48% и 52% до 56% и 62% в осенних выборках 2002 и 2003 годов соответственно, а в 2004 году резко снижаются до 28% и 39%. Частоты других фенотипов также меняются хаотично.

### 3.2.3.5. Географическая изменчивость

Для анализа макрогеографической изменчивости повторные выборки из Новосибирска, Владивостока, п.Листвянка и зап-ка "Бастак" были объединены. Данные о частотном распределении типов рисунка пронотума в исследованных выборках приведены в табл. 10.

Для получения общей картины уровня межпопуляционных различий и их систематизации также был проведен кластерный анализ этих выборок, результаты которого представлены в виде дендрограмм на рис. 15 (для мелани-

ду которыми при уровне значимости  $\alpha = 0,01$  не достоверны ( $\chi^2 = 23,1429$ ,  $p = 0,0169$ ), показывают максимальные отличия от всех остальных. Достаточно существенное отличие от основного кластера 2002-2003 гг. весенней выборки 2003 г. (ст. Седанка) позволяет предполагать наличие сезонной изменчивости. Однако, сравнение по критерию  $\chi^2$  трех последовательных выборок из

Таблица 10. Географическая изменчивость рисунка пронотума

Локалитет	Объем выборки	фенотипы пронотума (частоты в %)													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
		М	Е	Л	А	Н	И	С	Т	Ы					
Новосибирск	808	0,62±0,28	53,84±1,75	24,13±1,51	10,02±1,06	11,39±1,12									
Иркутск	203	0,99±0,69	66,01±3,32	19,21±2,76	8,37±1,94	4,30±1,42		0,49±0,49							
д. Байкал	303	3,96±1,12	56,44±2,85	17,16±2,17	10,23±1,74	12,21±1,88									
п. Листвянка	270	6,69±1,52	35,69±2,92	33,83±2,88	14,50±2,14	8,55±1,70		0,37±0,37		0,37±0,37					
Байкальск	109	6,48±2,36	50,93±4,79	12,96±3,22	15,74±3,49	13,89±3,31									
п. Н. Цасучей	16		43,75±12,40	37,50±12,10	12,50±8,27	6,25±6,05									
зап-к "Бастак"	34		64,71±8,20	32,35±8,02		2,94±2,90									
Теплоозерск	38		39,47±7,93	42,11±8,01	2,63±2,60	15,79±5,92									
Сих.-Алинь. зап-к	153	2,61±1,29	75,82±3,46	16,34±2,99	1,96±1,12	3,27±1,44									
п. Дубовый ключ	71		59,42±5,83	23,19±5,01	7,25±3,08	8,70±3,34			1,45±1,42						
Владивосток	1124	1,08±0,31	56,28±1,48	28,64±1,35	5,66±0,69	8,26±0,82		0,09±0,09							
б. Троица	70		68,57±5,55	22,86±5,02	2,86±1,99	5,71±2,77									
		S	U	C	C	I	N	E	A						
Иркутск	13	7,69±7,39	7,69±7,39	7,69±7,39	7,69±7,39		7,69±7,39	7,69±7,39		53,85±13,83					
д. Байкал	37	21,62±6,77	5,41±3,72	2,70±2,66	8,11±4,49	5,41±3,72	2,70±2,66	8,11±4,49	2,70±2,66	43,24±8,14					
п. Листвянка	46	21,74±6,08	2,17±2,15	8,70±4,16	4,35±3,01	13,04±4,97	2,17±2,15	4,35±3,01	2,17±2,15	39,13±7,20		2,17±2,15			
Байкальск	109	19,27±3,78	4,59±2,00	3,67±1,80	12,84±3,20	15,60±3,48	1,83±1,28	8,26±2,64	1,83±1,28	28,44±4,32		3,67±1,80			
п. Н. Цасучей	44	4,55±3,14	4,55±3,14	4,55±3,14	4,55±3,14	18,18±5,81	2,27±2,25	4,55±3,14		45,45±7,51	2,27±2,25	6,82±3,80		2,27±2,25	
зап-к "Бастак"	106						0,94±0,94		4,72±2,06	54,72±4,83	0,94±0,94	12,26±3,19	6,60±2,41	12,26±3,19	7,55±2,57
п. Теплоозерск	211		1,42±0,81	0,95±0,67	0,47±0,47		0,95±0,67	0,95±0,67	0,95±0,67	43,60±3,41	3,32±1,23	17,06±2,59	1,42±0,81	17,54±2,62	11,37±2,19
Сих.-Алинь. зап-к	1636	3,73±0,47	1,96±0,34	0,86±0,23	1,16±0,26	2,32±0,37	2,51±0,39	2,51±0,39	3,61±0,46	48,66±1,24	2,26±0,37	15,59±0,90	0,79±0,22	12,16±0,81	1,89±0,34
п. Дубовый ключ	770	0,91±0,34	0,26±0,18	0,13±0,13	0,26±0,18	0,39±0,22	1,04±0,37	1,82±0,48	3,64±0,67	50,78±1,80	3,77±0,69	21,04±1,47	0,91±0,34	12,60±1,20	2,47±0,56
Владивосток	8044	0,17±0,05	0,29±0,06	0,19±0,05	0,21±0,05	0,22±0,05	0,90±0,11	0,77±0,10	1,90±0,15	50,92±0,56	3,72±0,21	20,03±0,45	2,01±0,16	13,94±0,39	4,74±0,24
б. Троица	370	0,27±0,27	0,27±0,27				0,54±0,38	1,89±0,71	1,62±0,66	51,08±2,60	3,78±0,99	17,03±1,95	1,89±0,71	16,76±1,94	4,86±1,12



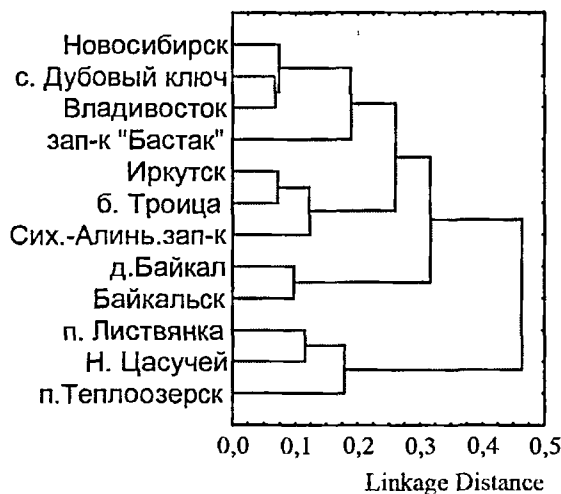


Рис. 15. Результаты кластерного анализа географической изменчивости рисунка пронотума у меланистов

критерию  $\chi^2$  статистически достоверны ( $p=0,000$ ), дистанции между выборками и их объединение в кластеры никак не связаны с их географическим положением.

Напротив, выборки жуков с элитами *succinea* (Рис.16) объединяются строго в соответствии с географическим положением соответствующих популяций, образуя два хорошо различающихся кластера. Один из них объединяет все выборки из популяций западной части ареала (от Иркутска до Н. Цасучея), а другой - из восточной (от зап-ка "Бастак" до бухты Троица). При этом на дендрограмме хорошо видно, что восточные популяции образуют кластер, в котором дистанции между выборками не

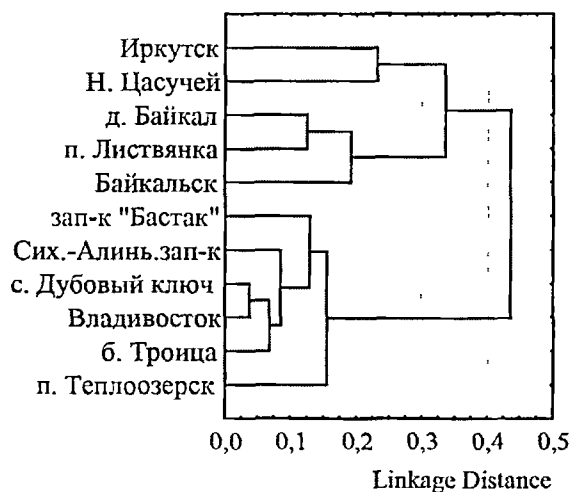


Рис. 16. Результаты кластерного анализа географической изменчивости рисунка пронотума у жуков с элитами *succinea*

велики, хотя различия между ними достоверны ( $p=0,000$ ). Дистанции между выборками из западных популяций, образующими второй кластер, выше и, следовательно, западные популяции сильнее различаются между собой. При

стов) и рис. 16 (для жуков с элитами *succinea*).

Результаты кластерного анализа меланистов не выявляют каких-либо географических закономерностей (также как при исследовании внутривидовой изменчивости). Хотя различия по всей совокупности выборок достаточно велики и по

этом объединение выборок из Иркутска и Н. Цасучея, по-видимому, можно считать случайным, т.к. количество жуков с элитами *succinea* в выборке из Иркутска очень мало (всего 13 экз.). Характер и направление обнаруженных географических различий выявляется при анализе изменений частотного распределения типов рисунка пронотума между выборками из разных кластеров. По данным таблицы 10 хорошо видно, что у жуков с элитами *succinea* частоты более меланизированных типов рисунка пронотума (с 1-го по 5-й) в выборках из западных популяций (Иркутск - Байкальск) довольно высоки. В то же время в выборках из восточных популяций (зап-к "Бастак" - бухта Троица), эти типы являются очень редкими и встречаются не везде. Такая же тенденция, но несколько менее выраженная, наблюдается для типа 7. Частоты 6-го, 8-го и 9-го рисунков пронотума в целом значимо колеблются между всеми выборками, без четких закономерностей. В западных выборках 10-й и 12-й -14-й типы не встречаются вовсе, в то время как в восточных они являются обычными. Колебания их частот здесь довольно существенны, но хаотичны. Наконец, 11-ый тип в выборках из п. Листвянка и Байкальска встречается с довольно низкой частотой, а из восточных популяций - с существенно более высокой, которая значительно колеблется между выборками без ясных закономерностей. Надо отметить, что выборка из Н. Цасучея по частотам некоторых типов рисунка пронотума (2, 3, 4, 5, 12 и 14-й) близка к "западной" группе, а по другим типам занимает промежуточное положение или приближается к "восточной" группе выборок. Кроме того, в восточной группе можно выделить выборку из Сихотэ-Алиньского заповедника (кордон Усть-Серебряный), для которой характерно заметное повышение частот редких для этой группы выборок типов рисунка пронотума (с 1-го по 8-й).

### 3.2.3.6. Динамика общепопуляционных характеристик

Для получения дополнительной информации о популяционной изменчивости изучаемого признака и ее эволюционного значения для каждой выборки были оценены общепопуляционные коэффициенты  $\mu$  и  $h_{\mu}$ , характеризующие общий уровень и характер внутривидового разнообразия, а

также коэффициент сопряженности (V-Крамера) рисунка пронотума с фенотипом элитр. Эти результаты представлены в Таблице 11, по данным которой хорошо видно, что величины внутрипопуляционного разнообразия у меланистов колеблются не значительно. Исключение представляют три выборки из района оз. Байкал (д. Байкал, п. Листвянка и Байкальск), где величина  $\mu$  существенно превышает таковые в остальных выборках при невысоких значениях  $h_{\mu}$ . Особенно это касается выборки из Байкальска, для которой по соотношению общего числа морф (5),  $\mu$  (4,4) и  $h_{\mu}$  (0,12) характерен максимальный уровень внутрипопуляционного разнообразия.

У жуков с элитрами фенотипа *succinea* величины  $\mu$  и  $h_{\mu}$  меняются существенно. При этом обнаруживается тенденция к увеличению среднего числа морф при снижении доли редких морф в байкальских и забайкальских популяциях. Низкое значение  $\mu$  в выборке из Иркутска безусловно объясняется ее маленьким объемом. В целом максимальным разнообразием обладают выборки из Байкальска и Н.Цасучея (со значениями  $\mu$ , равными 8,3 и 8,29 и низкими значениями  $h_{\mu}$  - 0,17 и 0,25 - соответственно). Выборка из Сихотэ-Алиньского заповедника также показывает высокое значение  $\mu$  (9,06), однако здесь максимально возможное общее число морф (14) и относительно высока доля редких морф ( $h_{\mu}=0,35$ ).

Популяционная изменчивость коэффициента сопряженности (V-Крамера) также показывает некоторые закономерности. Во-первых, обращает на себя внимание его относительная стабильность в выборках из Владивостока, где амплитуда его колебаний от  $0,91 \pm 0,02$  до  $0,97 \pm 0,05$  укладывается в величины статистических ошибок при среднем значении во Владивостоке (по объединенной выборке)  $0,92 \pm 0,01$ . Во-вторых, величина коэффициента сопряженности во всех выборках из западной группы популяций заметно меньше, чем в выборках из восточных популяций. При этом минимальное значение V-Крамера ( $0,65 \pm 0,07$ ) наблюдается в выборке из Байкальска достаточно большого объема.

Таблица 11. Изменчивость показателей внутривидового разнообразия рисунка пронотума и коэффициента его сопряженности с фенотипа элитр (V-Крамера)

Локалитет, дата сбора		меланисты				succinea				V-Крамера	
		объем выборки	число морф	$\mu$	$h_{\mu}$	объем выборки	число морф	$\mu$	$h_{\mu}$		
Новосибирск	осень 1983	644	4	3,67±0,04	0,08±0,01						
	сентябрь 2006	164	5	3,17±0,19	0,37±0,04						
	всего	808	5	3,83±0,07	0,23±0,01						
Иркутск		203	6	3,73±0,20	0,24±0,04	13	7	5,75±0,74	0,18±0,11	0,75±0,07	
д. Байкал		303	5	4,14±0,11	0,17±0,02	37	9	7,02±0,61	0,22±0,07	0,71±0,05	
пос. Листвянка		270	7	4,99±0,19	0,29±0,03	46	10	7,59±0,63	0,24±0,06	0,66±0,06	
Байкальск		109	5	4,40±0,16	0,12±0,03	109	10	8,30±0,36	0,17±0,04	0,65±0,07	
пос. Н. Цасучей		16	4	3,52±0,32	0,12±0,08	44	11	8,29±0,71	0,25±0,06	0,73±0,13	
заповедник "Бастак"		34	3	2,39±0,21	0,20±0,07	106	8	5,68±0,35	0,29±0,04	0,98±0,08	
Теплоозерск		38	4	3,37±0,24	0,16±0,06	211	12	7,33±0,40	0,39±0,03	0,87±0,06	
Сихотэ-Алиньский заповедник		153	5	3,09±0,20	0,38±0,04	1636	13	9,06±0,15	0,30±0,01	0,82±0,02	
пос. Дубовый ключ		71	5	3,75±0,26	0,25±0,05	770	14	7,27±0,25	0,48±0,02	0,89±0,03	
Владивосток	ст. Угольная, 6-8.10.2003		15	4	3,26±0,40	0,19±0,10	98	8	5,09±0,39	0,36±0,05	0,92±0,09
	ст. Седанка	10-13.10.2002	22	3	2,72±0,19	0,09±0,06	108	8	5,20±0,37	0,35±0,05	0,92±0,09
		12.05.2003	14	3	2,66±0,26	0,11±0,09	104	11	6,10±0,54	0,45±0,05	0,94±0,09
		6,7.10.2003	58	3	2,61±0,13	0,13±0,04	359	10	5,98±0,26	0,40±0,03	0,97±0,05
		11.10.2004	17	4	3,05±0,41	0,24±0,10	133	9	6,35±0,36	0,29±0,04	0,95±0,08
	Академгородок	28.09.1995	170	5	3,43±0,18	0,31±0,04	972	8	5,45±0,12	0,32±0,01	0,96±0,03
		4-10.10.2002	215	5	3,32±0,16	0,34±0,03	1507	14	7,61±0,18	0,46±0,01	0,91±0,02
		4.10.2003	42	4	3,20±0,25	0,20±0,06	366	10	5,39±0,26	0,46±0,03	0,95±0,05
		осень 2004	104	4	2,72±0,19	0,09±0,06	108	8	5,20±0,37	0,35±0,05	0,92±0,09
	Ботанический сад, 17.10.1995		438	5	3,96±0,10	0,21±0,02	3531	14	6,54±0,12	0,53±0,01	0,92±0,02
	2-ая речка, 13,20.10.2003		29	4	2,87±0,33	0,28±0,08	175	11	5,88±0,41	0,47±0,04	0,95±0,07
всего		1124	6	3,78±0,09	0,37±0,01	8044	14	6,96±0,08	0,50±0,01	0,92±0,01	
бухта Троица		70	4	2,94±0,21	0,27±0,05	370	11	6,41±0,28	0,42±0,03	0,95±0,05	

### 3.2.4. Изменчивость нуклеотидной последовательности участка гена *COI* мтДНК

В качестве молекулярно-генетического маркера нами была выбрана область гена митохондриальной ДНК, кодирующего малую субъединицу цитохромоксидазы I (*COI*). Данный маркер, предложенный в 1994 году (Folmer et al., 1994) является стандартным для изучения популяционной изменчивости разных видов, но результаты его применения в исследованиях кокцинеллид нам не известны. Последовательность нуклеотидов участка гена цитохромоксидазы I мтДНК длиной 648 п.н. была изучена в 74 образцах ДНК божьих коровок из трех географических популяций - Горно-Алтайска (27 экз), Владивостока (22 экз.) и Денвера (США) (25 экз.). Здесь следует напомнить, что американские инвазивные популяции *H. axyridis*, по общему мнению, имеют китайское происхождение. Поскольку жуков из китайских популяций в нашем распоряжении не было, мы использовали выборку из Денвера, как наиболее близкую к ним, имея в виду, что в инвазивной популяции размах изменчивости должен быть снижен. Всего нами было обнаружено 10 гаплотипов, нуклеотидные последовательности которых приведены в конце этой главы.

Результаты сравнительного статистического анализа сходства полученных в результате секвенирования нуклеотидных последовательностей представлены на рисунке 17 в виде дендрограммы, по которой видно, что все последовательности образуют два хорошо различимых кластера. Один из них состоит из последовательностей, встречающихся только в Горно-Алтайске, второй, гораздо более многочисленный, включает последовательности из всех трех популяций. Для анализа уровня и характера наблюдаемой по анализируемому маркеру межпопуляционной изменчивости частоты гаплотипов в выборках сведены в табл. 12, и по распределению гаплотипов в каждой популяции проведен их кластерный анализ, результаты которого представлены на рис.18.

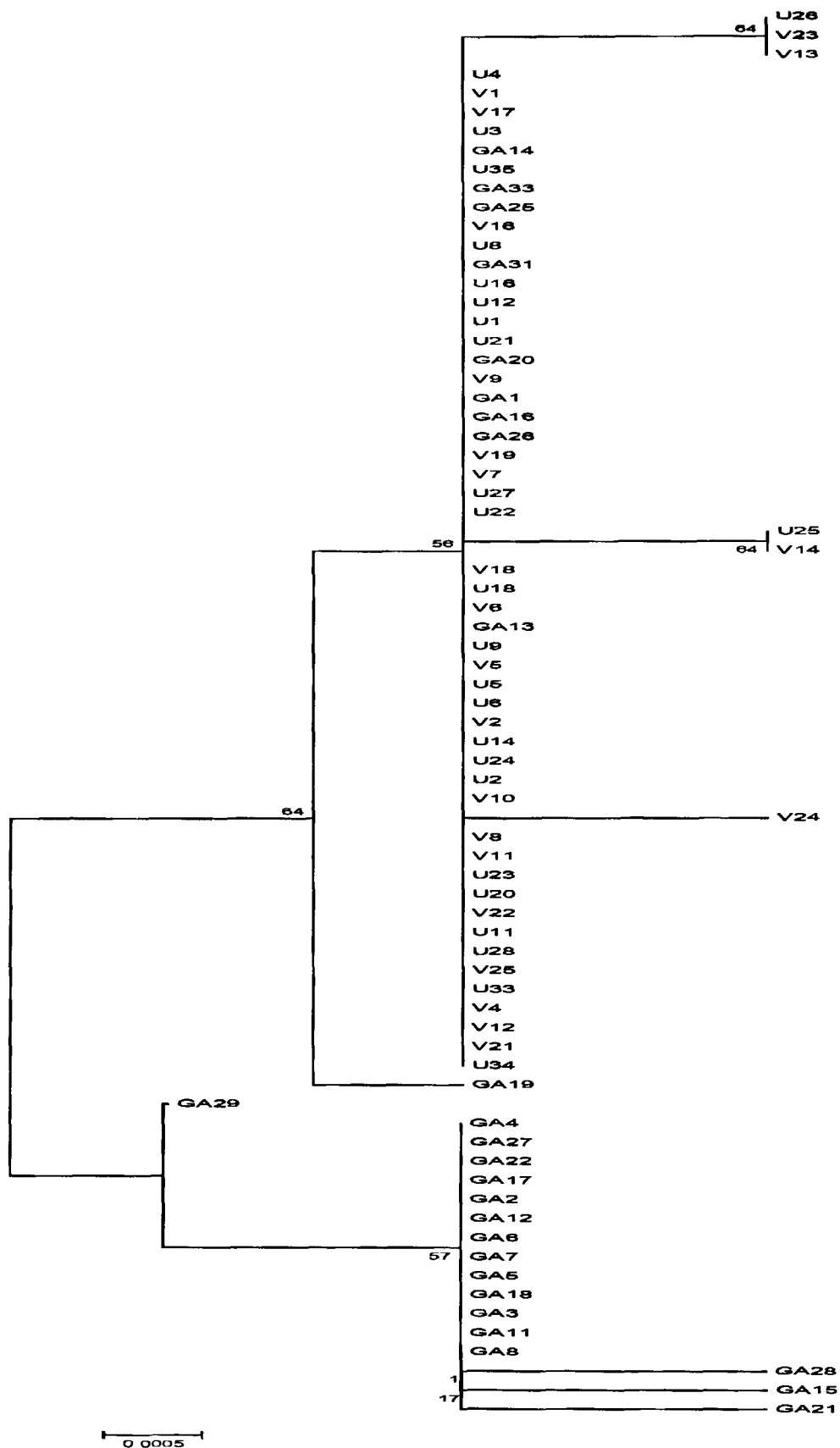


Рис.17. Дендрограмма сходства последовательностей нуклеотидов участка гена COI мтДНК. (Обозначения популяций: GA - Горно-Алтайск, V- Владивосток, U- Денвер.)



```

G1 CTCATGCTTTCATTATAATTTCTTTATAGTAATACCCTATTTATAATGGGGTTTTGGAA 130 140 150 160 170 180
G2 .....
G3 .....
G4 .....
G5 .....
G6 .....
G7 .....
G8 .....
G9 .....
G10 .....

```

```

G1 ATTGATPAGTTCCTTAATAATTTGGAGCTCCGATPATAGCATTTCCACGATTTAATAACA 190 200 210 220 230 240
G2 .....
G3 .....
G4 .....
G5 .....
G6 .....
G7 .....
G8 ..G.....
G9 .....
G10 .....

```

```

G1 TAAGATTTTGACTTTTACCCTGGCTTTAAGCTTTAATTTAAGAACAAATCGTAGAAA 250 260 270 280 290 300
G2 .....
G3 .....
G4 .....
G5 .....
G6 .....
G7 ..G.....
G8 .....
G9 .....
G10 .....

```

```

G1 TAGGGCAGGAACAGGATGAACCTGTTTACCCTCCCTTTCTTAATTTAACAACATAATG 310 320 330 340 350 360
G2 .....
G3 .....
G4 .....
G5 .....
G6 .....
G7 .....
G8 .....
G9 .....
G10 .....

```

```

G1 GGCC TTCAGTAGATTTAGTATTTTATAGTTTACATTTAGCAGGAATTCCTCAATTTTAG 370 380 390 400 410 420
G2 .....
G3 .....
G4 .....
G5 .....
G6 .....
G7 .....
G8 .....
G9 .....
G10 .....

```



```

G1      430      440      450      460      470      480
GTGCAGTAAATTTCATTTCAACTATTATAAATATACGTCATTTGGTATAAATACTTGATA      480
G2      .....
G3      .....
G4      .....
G5      .....
G6      .....
G7      .....
G8      .....
G9      .....
G10     .C.....

```

```

G1      490      500      510      520      530      540
AAACTCCITTTATTTGTATGATCTGTTCTTATTACAGCAATTTTATTACTATACACTAC      540
G2      .....
G3      .....
G4      .....
G5      .....
G6      .....
G7      .....
G8      .....
G9      .....
G10     .....

```

```

G1      550      560      570      580      590      600
CAGTTCTTGCAGGAGCAATTACTATACTATTAACTGACCGAAACTTAAATTCITTCITTTT      600
G2      .....
G3      .....
G4      .....
G5      .....
G6      .....
G7      .....
G8      .....
G9      .....
G10     .....

```

```

G1      610      620      630      640
TTGACCCCAACCGGTGGGGGAGAGACCCCAATTTTATACCAACATTTTATTTT      647
G2      .....
G3      .....
G4      .....
G5      .....
G6      .....
G7      .....
G8      .....
G9      .....
G10     .....

```

## Глава 4. Обсуждение результатов

### 4.1. Границы ареала и особенности распространения *H. axyridis*.

Самая северная из зафиксированных точек находок *H. axyridis* - Якутск (т. 65, рис. 2) далеко отстоит от основной массы мест находок вида. Современными исследованиями энтомофауны Якутии (Авернский, Кузнецов, 1978) этот вид там так же не был обнаружен. Это можно объяснить либо крайней редкостью *H. axyridis* в Якутии (и в окрестностях Якутска), либо сокращением ареала вида, либо сокращенной записью на коллекционной этикетке (указано – «Якутск», а подразумеваться могла "Якутская губерния"). Последнее предположение представляется наиболее вероятным, поскольку распространение *H. axyridis* на север выше 57° - 58° сев. шир. должно ограничиваться, очевидно, зоной вечной мерзлоты, в условиях которой выживание вида во время зимней диапаузы мало вероятно. В любом случае в настоящее время северная граница ареала *H. axyridis* проходит, по-видимому, южнее, захватывая, возможно лишь самые южные районы Якутии. Самая северо-западная точка находки - Тюкалинск Омской области (т. 1, рис. 2) приводится по данным Ф.Г. Добржанского (Dobzhansky, 1924), в обширном коллекционном материале ЗИН РАН других находок из Омской области нет. Эта точка, также как Якутск, значительно удалена от основной массы находок. В современных фаунистических обзорах кокциnellид юга Западной Сибири конкретные указания на присутствие *H. axyridis* в этой области также отсутствуют, а на юго-западе Новосибирской области обнаружено всего несколько экземпляров. По-видимому, на северо-западе ареал ограничен заболоченными участками Западно-Сибирской равнины, влажность которых слишком высока для изучаемого вида. Однако в отличие от Якутска, возможность обитания вида в районе этой точки находки не вызывает сомнений, так как связь с Алтайскими популяциями вполне может осуществляться по р. Иртыш, по среднему течению которой и проходит, очевидно, западная граница ареала, как отмечал в свое время и Ф. Г. Добржанский (Dobrzansky, 1924). На юго-

западе по нашим данным условную границу ареала можно провести до Саркандского района Талды-Курганской области (т. 28, с. Андреевка), хотя эта точка, также как и Тюкалинск, является достаточно удаленной от основного ареала. Г.И. Савойская (1972, 1983), как уже отмечалось в обзоре литературы, также утверждает, что по интразональным биотопам *H. axyridis* проникает далеко на юг до верховьев р. Аягуз. По всей видимости, популяции этого вида вдоль западной граница ареала не являются многочисленными, сама эта граница достаточно подвижна, в неблагоприятные годы отодвигается к востоку. Напротив, в благоприятные годы по руслу рек *H. axyridis* может достаточно далеко продвигаться как в северо-западном, так и в юго-западном направлении. Далее граница ареала поворачивает на северо-восток, проходя, скорее всего, по верховьям Иртыша в Монгольском Алтае. Распространению *H. axyridis* в центральных и южных областях Монголии, а также в северо-западных областях Китая, очевидно, препятствуют пустынные и полупустынные районы с низкой влажностью и условная граница ареала в этих областях скорее всего повторяет границы этих районов, огибая их и поворачивая на юг и юго-запад, а затем снова на юг вдоль Тибетского горного массива и доходит (по имеющимся в литературе данным) до провинции Szechwan (точка 98, Dobrzansky, 1924). В южных провинциях Китая граница ареала поворачивает на юго-восток, доходя до побережья и захватывая Корею и, по-видимому, прибрежные острова, включая о. Тайвань (Кузнецов, Прощалыкин, 2006). Очевидно, дальнейшее распространение вида на юге Китая ограничивается тропическим климатом. Восточная граница ареала от Шантарских о-вов (т. 72, рис. 2), по-видимому, проходит по побережью Охотского моря (включая прибрежные о-ва), а затем по побережью Тихого океана, включая о. Сахалин, о. Кунашир и Японские о-ва. Отсутствие точек находок в северных и центральных районах о. Сахалин, скорее всего, объясняется низкой численностью *H. axyridis* в этих районах и их слабой посещаемостью, а не отсутствием здесь вида. Внутри описанных границ точки находок расположены с разной плотностью, и их "скопления" в целом совпадают с наи-

более экономически развитыми, и, следовательно, наиболее посещаемыми районами. В то же время, очевидно, что в пределах видового ареала могут наблюдаться значительные вариации численности. Если в Приморье этот вид встречается постоянно в течение всего активного периода, а во время осеннего лета - в массовых количествах даже в неблагоприятные годы, то в сибирской части ареала его численность, видимо, сильно варьирует и порой может быть очень низкой. Так, например, в экспедиции 1983 г. (август-сентябрь) в районе п. Листвянка (точка 39) *H. axyridis* встречалась нами повсеместно, а в районе г. Байкальск (точка 44) была обнаружена единственная на 20 км участке берега оз. Байкал локальная колония. В экспедиционной поездке 1984 г. (июль-сентябрь) в окрестностях Улан-Удэ нами было обнаружено всего несколько особей этого вида, а в районах Читы, Сретенска и на территории Баргузинского заповедника (берег оз. Байкал) ни одного экземпляра встречено не было, хотя в коллекциях ЗИНа эти участки ареала представлены достаточно полно. Местным жителям эта коровка хорошо известна, хотя встречается, по их мнению, не часто. Массовые сборы из этих районов известны и из данных литературы (Корсун, 2004). Низкой численностью вида в пограничных популяциях можно также объяснить и значительную удаленность от основной массы находок краевых западных точек - в Омской и Талды-Курганской областях. В целом полученная нами картина находок *H. axyridis* позволяет утверждать, что современный нативный (азиатский) ареал этого вида является непрерывным, без выраженных изолятов с широким разнообразием эколого-климатических и физико-географических условий, что подтверждает высокую миграционную активность и экологическую пластичность изучаемого вида.

## **4.2. Видовая изменчивость рисунка пронотума.**

### **4.2.1. Характер изменчивости и возможная генетическая детерминация признака**

Результаты анализа изменчивости рисунка пронотума у *H. axyridis* показывают, что для этого вида характерен очень широкий спектр изменчиво-

сти изучаемого признака. Полученная нами картина распределения частот фенотипов, ранжированных по степени меланизации, последовательно уменьшающейся в ряду фенотипов от 1 до 14 (рис. 9), по-видимому не может быть обусловлена только модификационной изменчивостью, как считают некоторые авторы (Богданов, Гагальчий, 1986). Различия в рисунке между некоторыми типами (2-3, 11-12, 13-14 – попарно), являющиеся количественными, как уже было сказано при изложении результатов, действительно можно трактовать как модификационные. Однако дискретный характер различий между большинством выделенных типов в сочетании с мультимодальным распределением их частот у жуков с элитрами фенотипа *succinea* (рис. 10) позволяет предполагать наличие генетической детерминации изменчивости этого признака, хотя экспериментальными методами его наследование до сих пор никем не изучалось. В то же время, обнаруженная еще Ф.Г. Добржанским (Dobrzansky, 1924) корреляция рисунка пронотума с фенотипом элитр полностью подтверждается нашими данными. При этом сопряженность этих признаков у меланистов очень незначительна, а при объединении меланистов в одну группу, т.е. при выделении двух классов элитр - *succinea* и меланистов - напротив, очень велика. В то же время по частотному распределению фенотипов пронотума меланисты слабо различаются между собой, а различия между меланистами и жуками с элитрами фенотипа *succinea* очень существенны и являются как количественными, так и качественными. Величины коэффициентов внутривидового разнообразия ( $\mu$  и  $h$ ) также принципиально различны между меланистами и жуками с элитрами фенотипа *succinea*, которые характеризуются существенно более высоким уровнем изменчивости рисунка пронотума. Такая картина изменчивости этого признака и характер его сопряженности с рисунком элитр позволяет выдвинуть некоторые предположения относительно наследования рисунка пронотума. Проще всего предположить, что оба признака окраски контролируются одним геном с плейотропным эффектом. Тем более, что экспериментальное изучение наследования рисунка пронотума у *A. bipunctata* (Лус, 1932) и *C. inaequalis* (Hous-

ton, 1979) привело авторов именно к этому выводу. Но тогда каждому фенотипу элитр должен соответствовать определенный фенотип (или модификационный ряд фенотипов) рисунка пронотума. Однако, у жуков с элитрами фенотипа *succinea*, являющихся рецессивными гомозиготами по соответствующему аллелю, встречаются все обнаруженные нами типы рисунка пронотума. У меланистов же (фенотипы элитр которых могут быть обусловлены девятью возможными компаундами соответствующих аллелей) часть типов рисунка пронотума (10-14, рис. 2) – не встречается вовсе. Такая картина, вероятнее всего, может объясняться тем, что признак окраски пронотума контролируется отдельным геном (возможно, мультиаллельным), а ген, определяющий рисунок элитр, проявляя плейотропное действие, является его модификатором (супрессором). Доминантные аллели гена, детерминирующего фенотип элитр, подавляют (или модифицируют) проявление гена, определяющего рисунок пронотума, а рецессивный аллель *succinea* – нет. В то же время, как уже отмечалось при изложении результатов, во всем спектре изменчивости рисунка пронотума четко выделяются две пары параллельных серий, различающихся направлением увеличения размеров пятен. Первая пара включает серии, состоящие из 9-8-6-2(3) и 9-7-5-2(3) фенотипов, а вторая включает серии - 9-10-13(14) и 9-11(12)-13(14) типы рисунков (рис. 9), характерные только для жуков с элитрами фенотипа *succinea*. Учитывая это, а также наличие количественной компоненты в различиях между некоторыми типами рисунка пронотума можно предположить, что разные аллели соответствующего гена определяют развитие не столько конкретного рисунка, сколько возможное направление увеличения размеров пятен и их слияния.

#### 4.2.2. Характер полового диморфизма рисунка пронотума

Несмотря на то, что половой диморфизм рисунка покровов у насекомых встречается достаточно часто, у кокциnellид это явление до сих пор описано не было. Анализ обнаруженного нами полового диморфизма рисунка пронотума у *H. axyridis* показывает (рис. 3), что независимо от фенотипа элитр у самок частоты относительно более меланизированных типов рисунка

пронотума (с 1-го по 9-ый) выше, чем у самцов, а частоты менее меланизированных (с 10-го по 14-й) ниже. Качественные изменения в распределении изучаемого нами признака не наблюдаются. Кроме того, нами показано, что коэффициенты сопряженности рисунка пронотума с фенотипом элитр практически одинаковы для разных полов. Все это означает, что половой диморфизм у *H. axyridis* по рисунку пронотума имеет не генотипический, а модификационный характер. Здесь необходимо также добавить, что, учитывая эти особенности обнаруженного нами полового диморфизма и отсутствие четких закономерностей в изменчивости соотношения полов в природных популяциях (Захаров, Блехман, 2001), при изучении популяционной изменчивости рисунка пронотума делить выборки по полу не целесообразно, т.к. различия между выборками у разных полов будут сходными.

Отметим также тот факт, что уровень обнаруженных половых различий по рисунку пронотума у меланистов значимо выше, чем у жуков с элитрами фенотипа *succinea* (о чем говорят соответствующие коэффициенты сопряженности). При этом, у меланистов среднее число морф ( $\mu$ ) у самцов существенно выше, а доля редких морф ( $h$ ) существенно ниже, чем у самок, что говорит о значительно более высоком общем уровне разнообразия у самцов по сравнению с самками. Жуки с фенотипом элитр *succinea*, напротив, половых различий в общем уровне разнообразия рисунка пронотума не показывают. Имеющиеся у нас данные не позволяют пока дать обоснованного объяснения этим фактам. Если подойти к их интерпретации с позиций эволюционной теории пола (Геодакян, 1974; 1991), можно предположить, что меланисты находятся под более существенным давлением отбора, чем жуки с элитрами фенотипа *succinea*. Однако доказательство этого предположения, так же как и более подробное изучение полового диморфизма, его популяционной изменчивости и возможного эволюционного значения должно являться предметом отдельного исследования, выходящего за рамки данной работы.

В заключение этого раздела хотелось бы подчеркнуть, что описанная сопряженность изменчивости рисунка пронотума с рисунком элитр и полом,

безусловно, создает некоторые сложности в использовании этого признака для оценки внутри- и межпопуляционной динамики, связанные с необходимостью учитывать ее для получения корректной картины собственной изменчивости анализируемого нами признака. В то же время, поскольку наличие сопряженности в изменчивости признака может определяться разными факторами как генетическими, так и экологическими, величина коэффициента сопряженности, являясь самостоятельной популяционной характеристикой, может варьировать в разных популяциях, давая интересную информацию о гетерогенности популяций и их динамике. Кроме того, на значительной части ареала, как исходного (нативного), так и инвазивного, популяции *H. axyridis* являются мономорфными по окраске элитр, или имеют сходные частотные распределения этого признака. Для таких популяций изучение изменчивости окраски пронотума, несмотря на наличие ее сопряженности, может дать очень интересную дополнительную информацию для изучения их динамики в целях решения различных эволюционных и экологических проблем.

### **4.3. Внутрипопуляционная изменчивость *H. axyridis* по комплексу морфологических признаков**

Исследования внутрипопуляционной динамики полиморфных признаков имеет первостепенное значение для выяснения вопросов о характере полиморфизма и механизмах его поддержания, тем самым приближая нас к пониманию адаптивного значения как отдельных полиморфных признаков, так и полиморфизма как микроэволюционного явления в целом.

#### **4.3.1. Долговременная (многолетняя) динамика**

Сравнительный анализ распределения частот фенотипов элитр в сборах, сделанных примерно с двадцатилетним интервалом в популяциях западной части ареала (Новосибирск, Горно-Алтайск, п. Листвянка) не показал достоверных различий между ними. Сравнение наших данных по Алтаю и Иркутской области с данными Ф.Г. Добржанского (1933) также не выявило существенных различий за более чем 60-тилетний период. Это, безусловно,



говорит о высокой стабильности этого признака во времени и "жесткости" (с позиций концепции "жесткого и гибкого полиморфизма") данной полиморфной системы, по крайней мере, в популяциях западной части ареала. В то же время, при анализе долговременной динамики популяций по двум другим анализируемым нами признакам картина несколько иная. Так, в популяции п. Листвянка с 1960 по 1983 годы - произошли существенные изменения встречаемости элитрального гребня. Если в 1960-м году частота рецессивного генотипа по этому признаку составляла 69%, и была очень близка к таковой в Горно-Алтайске (табл. 7, 8), то в 1983 году, достигнув величины в 82%, она приблизилась к аналогичному показателю в выборках из Иркутска, д. Байкал и Байкальска (табл. 8). Такая динамика популяции по нейтральному признаку, вероятнее всего, определяется увеличением миграционного потока и снижением изоляции между географически близкими популяциями. Аналогичной может быть и причина долговременной динамики распределения рисунка пронотума, обнаруженной для популяции Новосибирска за период с 1983 по 2006 годы, в которой также произошло уменьшение дистанции между нею и популяцией Иркутска.

Долговременная динамика в популяциях Владивостока и о. Попова имеет по нашим данным несколько иной характер. Изменения распределения фенотипов элитр в обеих популяциях в отдельные годы были достаточно велики и статистически достоверны, однако в целом за исследованный период (во Владивостоке - с 1976 по 2004 гг., на о. Попова - с 1974 по 1986 гг.) не имели определенного направления. Таким образом, изменения частот фенотипов рисунка элитр (по крайней мере, в этих популяциях) представляют собой "краткосрочные пульсации", которые, по-видимому, могут являться реакцией популяций на краткосрочные колебания локальных экологических условий. Сравнение наших данных по популяции Владивостока с данными Ф.Г. Добржанского (Dobzhansky, 1933) семидесятилетней давности также показывают отсутствие однонаправленных изменений, за исключением фенотипа *axuridis*, частота которого за этот период уменьшилась с 0,8% до

0,01%. Однако этот фенотип для популяции Владивостока настолько редок (табл. 5), что повышение его частоты до 0,8% в выборке Ф.Г. Добржанского, который активно использовал материал энтомологических коллекций, вполне может объясняться тем, что наиболее редкая форма, привлекая преимущественное внимание натуралистов, попадает в коллекции существенно чаще, чем встречается в природе.

Результаты исследования темпоральной изменчивости в популяции Владивостока по двум другим признакам показали, что долговременная изменчивость встречаемости элитрального гребня в этой популяции отсутствует, а распределение фенотипов рисунка пронотума достоверно меняется от года к году только у жуков фенотипа *succinea*, и эти изменения, так же как динамика частот фенотипов элитр, не имеют четкого направления, а представляют собой "краткосрочные пульсации". При этом многолетняя динамика распределения типов рисунка пронотума исследовалась только по выборкам 1995, 2002 - 2004 гг., т.е. в тот период времени, когда динамика распределения фенотипов элитр была очень незначительной. Из этого факта можно сделать два заключения. Во-первых, это может говорить о большей "чувствительности" рисунка пронотума (как отдельного признака) к локальным колебаниям экологических условий среды. Во-вторых, такие различия во временной динамике двух признаков в течение одного и того же периода времени являются косвенным подтверждением их независимой генетической детерминации.

#### 4.3.2. Сезонная изменчивость

Наши результаты показали отсутствие сезонной изменчивости у *H. axyridis* по распределению фенотипов пронотума и частоте рецессивного аллеля  $q_r$ , определяющего в гомозиготном состоянии отсутствие элитрального гребня.

Полученные данные по сезонной изменчивости рисунка элитр противоречивы. Существенные и статистически достоверные различия были обнаружены только для выборок из популяции заповедника "Бастак", где в тече-

ние зимней диапаузы наблюдалось уменьшение частоты фенотипа *succinea* (что говорит о повышенной смертности этого фенотипа в зимний период) и увеличение частот меланистов. Эти результаты согласуются с данными литературы (Tan, 1949; Osawa, Nishida, 1992), показывающими противоположные направления динамики частот *succinea* и меланистов в летний период в отдельных популяциях Китая и Японии. В то же время в выборках из приморских популяций (г. Владивосток и о. Попова) сезонные различия статистически не достоверны, но имеют сходный между собой характер, что позволяет говорить о некоторой тенденции. Обе популяции показывают противоположное (по сравнению с популяцией из заповедника "Бастак") направление динамики фенотипов - увеличение частоты фенотипа *succinea* за зимний период и уменьшение - в течение лета. Такое же направление сезонной изменчивости фенотипа *succinea* было показано ранее для двух популяций Японии (Komai et al., 1950) и одной - из Читинской области (Корсун, Панова, личное сообщение). Таким образом, результаты изучения сезонной динамики фенотипов рисунка элитр у *H. axyridis* чрезвычайно противоречивы (как наши, так и других исследователей). В одних популяциях она обнаруживается, в других нет. Там, где сезонная динамика обнаружена, направления ее могут быть диаметрально противоположны в разных популяциях. Аналогичная ситуация по данным литературы наблюдается и у *A. bipunctata*. Совершенно очевидно, что такая противоречивость фактов не позволяет рассматривать селективную смертность разных фенотипов в различные сезоны как универсальный механизм поддержания сбалансированного полиморфизма и заставляет искать иные объяснения сезонной динамики этого признака, там, где она есть. Одно из таких возможных объяснений может дать концепция "множественных ниш", разработанная на основе данных о микрогеографической, а, вернее, микростациональной изменчивости. Действительно, практически все осенние сборы жуков (как наши, так и по данным литературы) делались во время осеннего лета, когда жуки уже практически покинули места своего летнего обитания. Эти выборки должны более репрезентативно представлять всю со-

вокупную популяцию, чем весенние, поскольку весной в апреле - мае (обычные сроки сборов по данным литературы и нашим) сбор жуков часто проводится уже после вылета с мест зимовки, когда значительная их часть успела приступить к кормлению, а иногда и к размножению. Соответственно, на распределение частот различных морф в таких выборках может повлиять наличие микростациональной изменчивости, описанной для некоторых популяций *H. axyridis* (Komai, Hosino, 1951), либо различия в сроках разлета с мест зимовки различных морф, связанные, например, с более быстрым прогревом меланистов и, следовательно, их более ранним отлетом к местам летнего обитания.

#### 4.3.3. Микрогеографическая изменчивость

Наши результаты, полученные при сравнении сборов, сделанных во время осеннего лета, в разных точках г. Владивостока в целом говорят об отсутствии в этой популяции микрогеографической изменчивости по всем трем признакам. Таким образом, можно сделать вывод о том, что на участке протяженностью не менее 20 км (по крайней мере, в пределах Владивостока) обитает единая популяция. Обнаруженное нами отсутствие микрогеографической изменчивости по рисунку элитр в популяции г. Владивостока не противоречит данным литературы о наличии у *H. axyridis* микростациональной и ландшафтной изменчивости (Komai, Hosino, 1951; Холин, 1988), а скорее дополняет их. Действительно, названные авторы анализировали микрогеографическую изменчивость по рисунку элитр в летний период, когда на фенотипический состав микропопуляции (колонии или группе колоний) в конкретном месте могут оказывать влияния возможные экологические предпочтения разных фенотипов. Во время осеннего лета, когда делались наши сборы, как уже отмечалось выше, жуки покинули места летнего обитания, в основном уже прекратили питаться и собираются в поисках мест для зимовки в большие скопления, по сути представляющие собой общую совокупность летних микропопуляций или колоний. В связи с этим можно сделать некоторые предположения об одном из возможных механизмов поддержания сбаланси-

рованного полиморфизма. Действительно, в такой крупной совокупной популяции за счет образования смешанных зимних скоплений при первом после диапаузы пике размножения может осуществляться достаточно широкая панмиксия, поскольку весной спаривание жуков чаще всего происходит сразу после их выхода из диапаузы (LaMana, Miller, 1996; Hodek, Ceryngier, 2000). Во втором пике размножения, в котором участвуют как зимовавшие жуки, так и вылупившиеся в начале лета, может происходить нарушение панмиксии как за счет микростациальной (или ландшафтной) изменчивости, так и за счет вероятного инбридинга в малых колониях. Действительно при достаточном количестве корма отродившиеся имаго могут не сразу покидать колонию или мигрировать недалеко, что резко повышает вероятность спаривания между сибсами. Такое чередование панмиктического и не панмиктического (в том числе - частично инбредного) поколений, вероятно, может служить одним из механизмов поддержания в популяции сбалансированного полиморфизма, не связанных непосредственно с естественным отбором.

#### **4.4. Макрогеографическая изменчивость и внутривидовая структура *H. axyridis***

Наши результаты анализа географической изменчивости *H. axyridis* по комплексу признаков, дополненные данными литературы (Dobrzansky, 1924; Dobzhansky, 1933; Komai, 1956; Корсун, 2004), позволяют составить достаточно полную картину макрогеографической изменчивости этого вида в пределах всего ареала и сделать обоснованные выводы о его внутривидовой подразделенности и эволюционной истории ее возникновения.

##### **4.4.1. Географическая изменчивость морфологических признаков**

Результаты исследования географической изменчивости рисунка элитры и наличия элитрального гребня (рис. 6, табл. 6, 8) четко показывают, что в пределах сплошного видového ареала можно выделить две, географически наиболее удаленные друг от друга зоны, резко различающиеся между собой как минимум по двум признакам, генетическая детерминация которых из-

вестна - рисунку элитр и наличию элитрального гребня. При этом различия между популяциями внутри каждой из них минимальны и не имеют определенного географического направления.

Первая из этих зон, с учетом данных Ф.Г. Добржанского (Dobrzansky, 1924; Dobzhansky, 1933) включает область от западной границы ареала до Красноярского края - в долготном направлении, и от Омской и Новосибирской областей до Северо-восточного Казахстана и Алтая - в широтном направлении. Несмотря на относительно небольшие размеры этой зоны (по сравнению со всей областью распространения вида) в ее пределах наблюдается достаточно широкое разнообразие эколого-климатических условий. В то же время популяции этой области практически мономорфны по рисунку элитр, который представлен фенотипом *axyridis*. Межпопуляционная изменчивость встречаемости элитрального гребня в этой зоне ареала также отсутствует и частота рецессивного аллеля  $q_r$ , определяющего отсутствие элитрального гребня, здесь составляет 84-90 %.

Вторая зона с отсутствующей направленной географической изменчивостью всех трех признаков, очень обширная и разнообразная по эколого-климатическим условиям, занимает всю северо-восточную часть видового ареала от юго-востока Читинской области до Дальневосточного побережья, включая Северо-восточные области Китая (рис. 6). Эта зона по генетическому составу популяций резко отличается от западной области, описанной выше. Рисунок элитр фенотипа *axyridis* встречается здесь чрезвычайно редко, фенотип *suscipea*, отсутствующий на западе, напротив является доминирующим и встречается с частотой от 85 до 94 %, а меланисты, суммарная частота которых, соответственно, колеблется от 6 до 15 %, представлены фенотипами *conspicua* и *spectabilis*, также отсутствующими в западных популяциях. Частота рецессивного аллеля  $q_r$ , определяющего отсутствие элитрального гребня, в восточных популяциях резко падает по сравнению с популяциями западной зоны ареала и, также как частоты фенотипов элитр, меняется между популяциями вне зависимости от определенного географического направления от 8

до 19 % (рис. 6). Аналогичные географически ненаправленные межпопуляционные различия в пределах этой зоны ареала наблюдаются и в распределении фенотипов пронотума (рис. 15, рис. 16).

Наряду с этими двумя обширными, резко отличающимися друг от друга областями, в пределах видového ареала существует две зоны клинальной изменчивости, гораздо меньшей протяженности. Первая из них, соединяющая западную и восточную области "межпопуляционной стабильности", занимает территорию от Прибайкалья (Иркутская обл.) до центральной части Читинской области включительно. В этой зоне происходит достаточно резкое изменение фенооблика популяций по рисунку элитр - частота фенотипа *suscinea* меняется от 6 % - в Иркутске, до 74 % - в Н. Цасучее, а фенотипа *axuridis*, соответственно, от 94 % до 23 %. При этом при переходе через оз. Байкал происходит скачкообразное изменение частот фенотипов *axuridis* и *suscinea* - между популяциями д. Байкал, п. Листвянка и Верхоленска (точки 6, 8, 9 по рис. 6 и табл. 6) и популяцией Байкальска (точка 10, там же). Появляются в Забайкальских популяциях и фенотипы *conspicua* и *spectabilis*, характерные для восточной зоны ареала. На юго-востоке Читинской области, между п. Н. Цасучей и с. Капцегайтуй, проходит граница этой зоны, при переходе через которую фенооблик популяций по рисунку элитр, так же как в зоне Байкала, меняется скачкообразно (точки 16, 17 по рис. 6 и табл. 6). Частота элитрального гребня в этой области ареала меняется несколько иначе. Так, байкальские популяции (точки 6, 8, 9, 10 - Рис. 6) не различаются между собой, т.е. в отличие от рисунка элитр по оз. Байкал не происходит скачкообразного изменения частот наличия элитрального гребня. В то же время в популяции Н. Цасучея частота рецессивного аллеля *r*, определяющего отсутствие элитрального гребня, достигает 70 %, что значительно ниже, чем в байкальских популяциях (90-92 %), и это изменение, вероятнее всего, происходит постепенно. На юго-востоке Амурской области и в Хабаровском крае частота этого аллеля уменьшается уже до 8-15 %. Поскольку в Амурской части видového ареала никаких физико-географических изолирующих барьеров нет, и

наличие элитрального гребня является нейтральным признаком (по данным литературы (Komaі, 1956), которые подтверждаются и нашими данными о характере его внутривидовой динамики), можно предположить, что и в этой части ареала изменение частоты этого аллеля, в целом, также происходит клинально. Анализ географической изменчивости рисунка пронотума в этой зоне также показал, что выборка из Н. Цасучея занимает промежуточное положение между байкальскими популяциями и популяциями восточной зоны, отличаясь от первых в меньшей степени, чем от вторых. При этом при переходе через оз. Байкал между популяциями юго-западного берега (д. Байкал и п. Листвянка) и юго-восточного (Байкальск) скачкообразных изменений в распределении фенотипов не происходит, аналогично изменчивости элитрального гребня и в отличие от изменчивости рисунка элитр. Такая стабильность двух признаков в популяциях на противоположных берегах оз. Байкал, безусловно, говорит об отсутствии географической изоляции между этими популяциями. Скачкообразное изменение частот фенотипов элитр между этими популяциями может быть связано с достаточно резкой сменой характера растительности, которая здесь наблюдается. Область Прибайкалья, в т.ч. в районе п. Листвянка, преимущественно занята лесными сообществами с незначительной примесью степных и агроландшафтов. В южной части Забайкалья (Байкальск), наоборот, преимущественно распространены степные ландшафты с небольшими участками лесостепей. Аналогичная резкая смена растительного ландшафта происходит на юго-востоке Читинской области. Фенооблик популяции поселка Капцегайтуй (точка 17, рис. 6), который находится в степной зоне практически на границе Даурских степей, значительно отличается от фенооблика остальных популяций Читинской области, обитающих в лесостепных и лесных районах. Наличие этих резких переходов может быть связано не столько с макрогеографической изменчивостью, сколько с ландшафтной, о которой уже говорилось при обсуждении внутривидовой динамики.

Вторая зона клинальной изменчивости рисунка элитр и элитрального



гребня включает Японские острова. На их территории в направлении с севера на юг наблюдается уменьшение частоты фенотипа *succinea* (от 43% до 2%) и увеличение доли фенотипа *conspicua* (от 34% до 84%) при изменениях без определенного географического направления частот фенотипов *spectabilis* и *axyridis* (от 7,3% и 1% до 26% и 7% соответственно) (табл. 6, рис. 6). Частота рецессивного аллеля *r*, определяющего отсутствие элитрального гребня, увеличивается также в направлении с севера на юг от 7% - на о. Хоккайдо до 94% на юге Японии, при этом отчетливый клинальный характер изменчивости этого признака наблюдается южнее Сангарского пролива, разделяющего острова Хоккайдо и Хонсю (табл. 8, рис.6), между которыми изменение частоты этого аллеля происходит скачкообразно (от 7% до 71%).

Наличие клинальной изменчивости какого-либо признака может свидетельствовать либо об адаптивности этого признака, особенно если направление клины совпадает с направлением изменчивости экологических условий среды, либо о наличии зоны вторичной гибридизации изолированных ранее популяций, если в них за время этой изоляции успели накопиться дивергентные различия (Майр, 1974; Воронцов, 1999).

Ранее характер макрогеографической изменчивости рисунка элитр у *H. axyridis* связывали с адаптивностью этого признака, считая, что клинальная изменчивость этого признака наблюдается на большей части ареала (Dobzhansky, 1933, 1937; Tan, 1949; Komai et al., 1950; Komai, 1956; Komai, Chino, 1969). Однако из наших данных следует, что это не так. Совершенно очевидно, что экологические условия в пределах зон "стабильности", особенно восточной, меняются ничуть не меньше, чем в зонах клинальной изменчивости. В то же время, характер географической изменчивости элитрального гребня по всему ареалу в целом совпадает с характером географической изменчивости рисунка элитр. Маловероятно, чтобы два совершенно независимых признака адаптировались к одинаковым изменениям среды, показывая однонаправленную изменчивость. По крайней мере, характер внутривнутрипопуляционной изменчивости этих признаков по нашим данным не совпадает.

Кроме того, результаты анализа географической изменчивости коэффициентов внутривидового разнообразия  $\mu$  и  $h_{\mu}$  рисунка пронотума и рисунка элитры показывают, что в Забайкальских популяциях наблюдается повышение общего уровня внутривидового разнообразия по обоим признакам (табл. 6, 11) по сравнению с популяциями зон "стабильности". Одновременно в этих же популяциях обнаружено достаточно значимое понижение (по сравнению с западной и восточной группами популяций) коэффициента сопряженности (V-Крамера) рисунка пронотума и рисунка элитры. Оба эти факта позволяют говорить о повышенной генетической гетерогенности популяций этой зоны ареала. Хорошо известно, что повышенная генетическая гетерогенность характерна как для популяций, обитающих в "центрах происхождения" вида или в оптимальных для вида экологических условиях среды, так и для популяций, обитающих в зонах вторичной гибридизации (Майр, 1974). Экологические условия Центральной Сибири вряд ли могут соответствовать экологическому оптимуму для *H. axyridis*. По крайней мере, из обзора литературы совершенно ясно, что в более теплых и влажных районах Южного Приморья, Китая и Японии плотность вида значительно выше. В этих районах за репродуктивный сезон успевает развиваться от 2-х до 4-х новых поколений, тогда как в сибирских популяциях - максимум два, а в неблагоприятные годы - одно поколение. С другой стороны, если бы в Забайкалье находилась смешанная популяция (по сути "центр происхождения"), из которой происходит дифференциация вида на относительно мономорфные географические расы, как предполагал Ф.Г. Добржанский (Dobrzansky, 1924), можно было бы ожидать гораздо более протяженных участков ареала с клинальной изменчивостью и менее протяженных с относительно мономорфными популяциями. Мы же наблюдаем прямо противоположную картину, причем по трем признакам, два из которых совершенно независимы друг от друга. Все это убеждает в том, что Сибирская зона клинальной изменчивости возникла в результате вторичной гибридизации существенно различавшихся между собой групп популяций, после достаточно длительной полной геогра-

фической изоляции. Нет никаких оснований отрицать роль вторичной гибридизации в формировании клинальной изменчивости и на Японских островах, тем более, что эта клинальность, особенно по встречаемости элитрального гребня, наиболее выражена в центральной части этой зоны - на о. Хонсю, от которой к северу и к югу наблюдаются более или менее выраженные резкие переходы. В то же время, в юго-восточных областях Китая по очень ограниченному данным литературы (Tan, 1949; Komai, 1956; Komai, Chino, 1969) можно предполагать наличие клинальной изменчивости рисунка элитр, значительно менее выраженной, чем на Японских островах, но совпадающей с ней по направлению. Это не позволяет полностью отрицать связи клинальной изменчивости рисунка элитр в юго-восточной части ареала (включая Японские острова) с возможной адаптивностью этого признака.

#### **4.4.2. Изменчивость молекулярно-генетического маркера (нуклеотидной последовательности участка гена *COI* мтДНК)**

Анализ межпопуляционной изменчивости выбранного нами маркера показал безусловную уникальность популяции Горно-Алтайска по распределению обнаруженных нами гаплотипов и значительное сходство между собой популяций Владивостока и Денвера (США), последняя из которых является интродуцированной предположительно из Китая (табл. 12, рис. 18). Уровень сходства двух последних популяций по встречаемости гаплотипов достаточно высок, чтобы утверждать отсутствие заметной межпопуляционной изменчивости между ними. Это подтверждает сделанный нами на основании анализа географической изменчивости морфологических признаков вывод об отсутствии в пределах всей группы восточных популяций существенных межпопуляционных различий. В то же время, наличие в популяции Горно-Алтайска шести гаплотипов, не обнаруженных в выборках из восточных популяций, и только одного общего для всех выборок гаплотипа, безусловно, говорит не только о значительном различии восточных и западных групп популяций, но и об их длительном изолированном друг от друга развитии. В

свете полученных первых данных о полиморфизме мтДНК очевидна необходимость дальнейшего систематического изучения этого признака в популяциях из разных мест видового ареала.

#### **4.4.3. Внутривидовая структура *H. axyridis* и возможные исторические причины ее формирования**

Несмотря на то, что наличие существенной макрогеографической изменчивости *H. axyridis* по рисунку элитр известно давно, кроме предположения Ф.Г. Добржанского (Dobrzansky, 1924; Dobzhansky, 1933) о том, что на западе ареала процесс образования географической расы находится на стадии завершения, вопрос о реальной внутривидовой структуре этого вида никем не поднимался. В то же время, у ряда видов кокциnellид выделяемые систематиками подвиды различаются между собой небольшим набором морфологических признаков, ведущую роль среди которых играет рисунок элитр (Лусис, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1965; Timofeeff-Ressovsky, 1932). Полученные нами результаты исследования географической изменчивости по комплексу морфологических признаков, подтвержденные результатами молекулярно-генетического анализа, убедительно доказывают, что уровень различий между популяциями западной и восточной зон "межпопуляционной стабильности" по 75 % критерию, принятому в классической систематике (Майр, 1971), безусловно, соответствует подвидовому.

Общая картина географической изменчивости по комплексу проанализированных признаков свидетельствует о том, что в эволюционном прошлом вида единый ареал распадался на части, полностью изолированные друг от друга в течение длительного времени, после которого единство ареала было восстановлено. Очевидно, что столь существенные изменения ареала хищного вида, имеющего минимум естественных врагов, и основной добычей которого являются паразиты растений, должны были происходить вслед за существенными изменениями ареалов соответствующих растительных комплексов. Кроме того, очевидно, что колонизация Японских островов могла произойти при нарушении их изоляции от материка. Наиболее близким к совре-

менности периодом в истории развития биосферы земли, когда происходили резкие колебания растительности и одновременно береговой линии, является плейстоцен.

В течение этого периода, начавшегося около 700 тыс. л.н. (Величко, 1999; Гиттерман, Голубева, 1965) и закончившегося примерно 10 - 10,5 тыс. л.н., выделяют четыре периода похолодания климата, связанные с развитием соответствующих оледенений, которые чередовались с тремя более теплыми межледниковьями, во времена которых лесная растительность занимала господствующее положение по всей Северной Евразии. В интересующем нас районе в период климатического оптимума микулинского межледниковья (самого продолжительного и теплообеспеченного из всех плейстоценовых), когда смешанные леса с небольшими участками лесостепей доходили почти до современных границ полупустынных и пустынных районов, такой вид, как *H. axyridis*, вполне мог обитать даже в более широких границах, чем в настоящее время. В то же время, во времена первых трех оледенений во всех горных системах Сибири, Монголии и северо-востока Азии были распространены полупокровные, горно-долинные ледники и горные тундры, вокруг которых с каждым последующим оледенением происходила все большая деградация лесной растительности, вместо которой широкой полосой распространялись редколесья и заболоченные тундры. На территориях, соответствующих современным северо-восточным и центральным районам Казахстана, Монголии и северо-западу Китая, рядом с ними соседствовали холодные степи (Гиттерман, Голубева, 1965; Величко, 1999). Очевидно, что в подобных условиях вид с такими экологическими предпочтениями как у *H. axyridis* вряд ли мог сохраниться в этих или более южных областях, даже в виде небольшого изолята. В то же время, в Дальневосточном регионе, где влияние холода сглаживалось приморским климатом, и где горные оледенения вероятнее всего, отсутствовали (Гиттерман, Голубева, 1965; Короткий, 1993), в течение всего плейстоцена сохранялась лесная зона, в которой происходила лишь смена конкретных формаций. Очевидно, что именно на юге Дальнего

востока, включая территории северо-восточных и восточных районов современного Китая, сохранялись условия, в которых такой вид как *H. axyridis* мог переживать периоды максимального похолодания, существенно сокращая свой ареал и вновь широко расселяясь во времена межледниковий. При этом, сартанское оледенение, соответствующее последней ледниковой эпохе, в восточной части Северной Евразии было значительно менее мощным, чем все предыдущие. Даже в период максимума похолодания (20-18 тыс. л.н.), когда происходила наибольшая деградация лесной растительности, она не была полной. В том числе, на Алтае установлено наличие достаточно крупных островов типичных лесных формаций, включающих сосну, березу, ель и пихту (Гричук, 2002). При этом в районах южнее и юго-восточнее оз. Байкал, где по климатическим характеристикам могла бы обитать *H. axyridis*, уже широко распространялись не пригодные для нее типичные перигляциальные степные ландшафты. Очевидно, именно на Алтае, или в близких к нему районах даже в период максимума последнего похолодания могла сохраниться небольшая популяция, полностью изолированная от восточного рефугиума. В дальнейшем, с наступлением голоценового потепления, заселение видом Сибири происходило уже из двух рефугиумов (дальневосточного и алтайского), с образованием в Забайкалье зоны гибридизации, в которой в настоящее время наблюдается клинальная изменчивость морфологических признаков.

Одновременно, в течение всех периодов оледенений Японские острова и о. Сахалин надолго соединялись с материком в результате резкого падения уровня дальневосточных морей. В периоды межледниковий происходили обратные процессы. При этом климатические зоны, в среднем, смещались на 6 - 10 градусов, соответственно, южнее, либо севернее современных (по крайней мере, в Дальневосточном регионе) (Гричук, 2002; Короткий, 1993). Соответственно, *H. axyridis* могла заселить о. Сахалин и Японские о-ва либо при сокращении своего ареала во время нарастания похолодания, либо, наоборот, при расширении ареала в начале потепления, но не в моменты максимумов похолодания или потепления. Учитывая, что различия между популяциями о.

Хоккайдо и более южных островов, особенно по признаку наличия элитрального гребня, достаточно резки, а клинальная изменчивость обоих морфологических признаков наиболее выражена на о. Хонсю (самом протяженном и расположенном в центре группы), вероятнее всего, эта экспансия происходила как минимум, дважды.

### **Выводы:**

1. Современный ареал *Harmonia axyridis* в материковой части Азии, обладая широким разнообразием эколого-климатических и физико-географических условий, является непрерывным.

2. Изменчивость рисунка пронотума носит дискретный характер и имеет самостоятельную (от рисунка элитр) генетическую детерминацию. Впервые обнаруженный у кокцинеллид половой диморфизм рисунка пронотума носит модификационный характер.

3. Внутрипопуляционный полиморфизм анализируемых морфологических признаков имеет устойчивый долговременный характер.

4. По комплексу полиморфных признаков в пределах ареала вида можно выделить 2 обширные зоны - "западную" и "восточную", с отсутствием заметной межпопуляционной изменчивости в каждой из них, соединенные между собой зоной клинальной изменчивости. Уровень различий между "западными" и "восточными" популяциями соответствует подвидовому.

5. Данные по полиморфизму нуклеотидной последовательности участка гена *COI* мтДНК свидетельствуют о длительном изолированном развитии "западной" и "восточной" групп популяций.

6. Забайкальская зона клинальной изменчивости *H. axyridis* является результатом вторичной гибридизации "западной" и "восточной" групп популяций, обособившихся в эпоху последнего плейстоценового оледенения в результате географической изоляции, и восстановивших единство видового ареала в период потепления в голоцене.

### Публикации по теме диссертации:

#### Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Воронцов Н.Н., Блехман А.В. Феногеография и геногеография окраски надкрылий в популяциях восточноазиатской коровки *Harmonia (Lais) axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) // ДАН СССР. 1986. Т.286. № 1. С. 205-208

2. Блехман А.В. Изменчивость рисунка пронотума у божьей коровки *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) // Экологическая генетика. 2007. Т. 5. № 2. С. 25-36.

3. Блехман А.В. Популяционная изменчивость встречаемости элитрального гребня у божьей коровки *Harmonia axyridis* Pallas // Генетика. 2008. Т. 44. № 11. С. 1553-1557.

#### Статьи в других изданиях:

4. Воронцов Н.Н., Блехман А.В. Ареал и внутривидовая структура божьей коровки *Harmonia axyridis* Pall., 1773 (Coleoptera, Coccinellidae). // В сб.: "Эволюция, экология, биоразнообразие. Материалы конференции памяти Николая Николаевича Воронцова (1934-2000), Москва, 26-27 декабря 2000 г." М.: Издат. отдел УНЦ ДО, 2001. С. 150-156.

5. Захаров И.А., Блехман А.В. Популяционная генетика кокциnellид: старые и новые проблемы. // В сб.: "Эволюция, экология, биоразнообразие. Материалы конференции памяти Николая Николаевича Воронцова (1934-2000), Москва, 26-27 декабря 2000 г." М.: Издат. отдел УНЦ ДО, 2001. С. 134-149.

#### Тезисы докладов российских конференций:

6. Блехман А.В. Изучение генетического полиморфизма окраски элитр у *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) с использованием реальных частот генотипов // Материалы VII съезда ВОГиС, Саратов, 20-25 декабря 1994 г. // Генетика. - 1994, Т.30: приложение. С. 16-17.

7. Блехман А.В. Исследование географической изменчивости *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) по комплексу морфологических признаков // В сб.: Современные проблемы биологической эволюции: материалы конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17-20 сентября 2007, г. Москва. М.: Изд-во ГДМ. 2007. С. 103- 105.



## Благодарности

В заключение хотелось бы выразить искреннюю признательность всем, кто способствовал выполнению данной работы.

С особой теплотой и благодарностью я вспоминаю своего первого научного руководителя профессора Николая Николаевича Воронцова, привившего мне интерес к эволюционной проблематике и под влиянием которого формировалось мое научное мировоззрение. Благодаря его усилиям и деятельному участию было начато создание нашей уникальной энтомологической коллекции *Harmonia axyridis*, ставшей основой для выполнения данной работы, начатой под его руководством. Глубокую благодарность хотелось бы выразить профессору Илье Артемьевичу Захарову-Гезехусу за непосредственное руководство и всемерную поддержку при выполнении существенной части данной работы.

Особую признательность автор выражает к. б. н. Владимиру Павловичу Кораблеву, руками которого собрана значительная часть нашей коллекции. Также автор благодарит всех коллекторов, собиравших для нас материал: С.В. Баптиданова, А.С. Баранова, М.Ф. Бисерова, А.С. Богданова, М.Н. Воронцову, А.Г. Гамбурцеву, А.А. Гинатулина, Л.К. Гинатулину, Ю.А. Дармана, А.В. Зименко, И.В. Картавцеву, А.П. Крюкова, В.Н. Кузнецова, С. Москвитина, Л.В. Моторину, Л. Оболкину, А.Д. Полякова, А. Попову, Е.Н. Смирнова, В.И. Телегина, Тимошкина, Н.А. Формозова, Л.И. Хлопкову, М.В. Цвирку, О.Н. Шекарову, М.М. Шульгину, Л.В.Якименко.

Особую признательность автор также выражает И.И. Горячевой за сотрудничество и помощь в выполнении молекулярно-генетической части работы.

Автор искренне благодарит сотрудников лаборатории цитогенетики Института биологии развития им. Н.К.Кольцова РАН д.б.н. Е.А.Ляпунову, д.б.н. И.Ю. Баклушинскую, к.б.н. О.В. Брандлера и к.б.н. А.С. Богданова за всемерную поддержку при выполнении работы, обсуждение ее результатов и ценные рекомендации и замечания по оформлению рукописи.

**Список литературы:**

1. Авернский А.И., Кузнецов В. Н. 1978. Эколого-фаунистический очерк кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Якутии // Биология некоторых видов вредных и полезных насекомых Дальнего Востока. С. 19-30.
2. Алтухов Ю.П. 1989. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука. 328 с.
3. Аптон Г. 1982. Анализ таблиц сопряженности. М.: Финансы и статистика. 143 с.
4. Богданов Л.В., Гагальчий Н.Г. 1986. Внутривидовая изменчивость азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* Pall. в районе Владивостока // Экология. № 2. С. 56-62.
5. Вавилов Н.И. 1935. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Теоретические основы селекции растений. Т. 1. М.: Сельхозгиз. С. 75-128.
6. Величко А.А. 1999. Общие особенности изменений ландшафтов и климата Северной Евразии в кайнозое // Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет (кайнозой: от палеоцена до голоцена) / под ред. Величко А.А. М.: ГЕОС. С.219-233.
7. Воронцов Н. Н. 1983. Генетика и геногеография // Чтения памяти Н.В. Тимофеева-Рессовского. Ереван: Изд-во АН АССР. С. 200-236.
8. Воронцов Н. Н. 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Изд-ва: Отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АБФ, 640 с.
9. Воронин К.Е. 1965. Особенности формирования зимующей дальневосточной популяции Хармонии (*Harmonia axyridis*) – дальневосточного хищника тлей // Тр. ВНИИ Защиты растений. Вып. 24. С. 228-223.
10. Воронин К.Е. 1966. Биология хищника тлей Хармонии (*Leis axyridis* Pall.) // Вредные насекомые лесов Советского Дальнего Востока. Владивосток. С. 177-185.

11. Воронин К.Е., 1968. Акклиматизация дальневосточного хищника тлей *Harmonia axyridis* в Прикарпатье // Труды ВИЗР. Л.: С. 234-243.
12. Воронин К.Е., 1971. О предпосылках акклиматизации *Lees axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) // Тр. XIII Международного энтомологического конгресса. Т. 2. С. 199-200.
13. Геодакян В.А. 1974. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность // Журн. общ. биологии. Т.35. № 3. С. 376-385.
14. Геодакян, 1991. Эволюционная теория пола // Природа. № 8. С. 60-69.
15. Гершензон С.М. 1946. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus*) // Журн. общ. биол. Т.7. С. 97-127.
16. Гиттерман Р.Е., Голубева Л.В. 1965. История развития растительности Восточной Сибири в антропогене // Основные проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, С.365 - 375.
17. Глотов Н.В. 1981. Очерк развития отечественной популяционной генетики // Исследования по генетике. № 9. С. 85-105.
18. Гричук В.П. 2002. Растительность позднего плейстоцена // Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет/Атлас-монография. Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен - голоцен - элементы прогноза. Вып. II. Общая палеогеография / ред. Величко А.А. М.: ГЕОС. 2002. С. 64-89.
19. Гуц А.К., Паутова Л.А., Фролова Ю.В. 2003. Математическая социология. Омск: Наследие. Диалог-Сибирь. 192 с.
20. Добржанский Ф.Г. 1922. Скопления и перелеты у божьих коровок // Изв. отд. прикладной энтомологии. Т. 2. С. 103-124.
21. Добржанский Ф.Г. 1924. О географической и индивидуальной изменчивости *Adalia bipunctata* и *A. decimpunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) // Рус.

- энтомол. Обозрение. Т. 18. С. 201-211.
22. Добржанский Ф.Г. 1926. Материалы для фауны Coccinellidae (Coleoptera) Якутии // Материалы комиссии по изучению Якутской АССР. Л.: С. 1- 10.
  23. Дубинин Н.П., Тиняков Г.Г. 1946. Сезонный цикл и концентрация инверсий в популяциях // ДАН СССР. Т. 52. С. 77-79.
  24. Животовский Л.А. 1980. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биологии. Т.41. № 6. С. 828-836.
  25. Животовский Л.А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38-44.
  26. Животовский Л.А. 1987. Проблемы анализа комплекса признаков // Экологическая генетика и эволюция / Под ред. А.А.Жученко. Кишинев, Штиинца. С. 117-134.
  27. Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 272 с.
  28. Захаров И.А. 1990. Взаимодействие антропогенных и природных факторов в популяциях *Adalia bipunctata* L. Восточной Европы // Генетика. Т. 26. С. 1932-1941.
  29. Захаров И.А. 1996. Изучение наследования рисунка на надкрыльях у *Adalia bipunctata* // Генетика. Т.32. № 4. С. 579-583.
  30. Захаров И.А. 1997. Феногеография двуточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*) // Популяционная фенетика. М. Наука: с. 67-84.
  31. Захаров И.А., Сергиевский С.О. 1978. Изучение изменений в составе популяций *Adalia bipunctata* в городе Ленинграде и его пригородах // Генетика. Т.14. С.281-284.
  32. Захаров И.А., Сергиевский С.О. 1980. Изучение генетического полиморфизма популяций двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L) Ленинградской области. Сообщение I. Сезонная динамика полиморфизма // Генетика. Т.16. № 2. С.270-275.
  33. Захаров И.А., Сергиевский С.О. 1983. Изучение генетического полиморфизма популяций двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L) Ле-

- нинградской области. Сообщение III. Состав популяций пригородов и области // Генетика. Т.19. №7. С.1144-1151.
34. Захаров И.А., Блехман А.В. 2001. Популяционная генетика кокциnellид: старые и новые проблемы // Эволюция, экология, биоразнообразие. Материалы конференции памяти Н.Н.Воронцова. М.: УНЦ ДО. С. 134-149.
35. Здерчук И.С., Коваль Ю.В. 1971. Физиологическое обоснование возможности акклиматизации хармонии в условиях Черновицкой области // Тезисы докл. VI научной конференции молодых ученых. С.30.
36. Коломиец Н.Г., Кузнецов В.Н. 1975. О необходимости охраны зимних скоплений хищных кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Южного Приморья // Об охране насекомых. Тезисы докл. II совещания. Ереван. С. 42-45.
37. Короткий А.М. 1993. Дальний восток // Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен - голоцен; элементы прогноза. Вып. I. Региональная палеогеография / ред. Величко А.А. М.: Наука. С. 73-81.
38. Корсун О.В. 2004. Полиморфизм в природных популяциях божьей коровки *Harmonia axyridis* Pall. (Insecta: Coleoptera, Coccinellidae) Восточного Забайкалья // Проблемы экологии и рационального использования природных ресурсов в Дальневосточном регионе: Материалы региональной научно-практической конференции, 21-23 декабря 2004 г. Т. 1. Благовещенск: Изд-во БГПУ. С. 195-199.
39. Кузнецов В.Н. 1975а. Фаунистический состав кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) и их роль в пихтово-еловых лесах Приморья // Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Т. 33 (136). С. 145-152.
40. Кузнецов В.Н. 1975б. Фауна и экология кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Приморского края // Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Т. 28. С. 3-24.
41. Кузнецов В.Н. 1977. Биология удивительной коровки - *Ailocaria mirabilis* Motsch. (Coleoptera, Coccinellidae) в Приморье // Фауна и биология насекомых Дальнего Востока. Владивосток. С. 109-117.

42. Кузнецов В.Н. 1979. О фауне кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Амурской области // Экология и биология членистоногих юга Дальнего Востока. С. 72 - 90.
43. Кузнецов В.Н. 1981. Материалы по фауне кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) острова Кунашир // Пауки и насекомые Дальнего Востока СССР / под ред. Криволицкая Г.О. С. 65-72.
44. Кузнецов В.Н. 1993. Жуки-кокциnellиды (Coleoptera, Coccinellidae) Дальнего Востока России. Ч.1-2. Владивосток: Дальнаука. 334 с.
45. Кузнецов В.Н. 2006. Фауна и распределение кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) на Дальнем Востоке России // Тр. Русского энтомолог. общества. Т.77. С. 192-199.
46. Кузнецов В.Н., Прощалькин М.Ю. 2006. К фауне жуков-кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Курильских островов // Евразийский энтомолог. журнал (Euroasian entomol. J.). Т. 5. № 4. С. 264-270.
47. Кузнецов В.Н., Семьянов В.П. 1983. Эколого-фаунистический обзор кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) острова Сахалин // Систематика и эколого-фаунистический обзор отдельных отрядов насекомых Дальнего Востока. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. С. 3-15.
48. Лус Я.Я. 1928. О наследовании окраски и рисунка у божьих коровок *Adalia bipunctata* L. и *Adalia decempunctata* L. // Изв. Бюро генетики АН СССР. № 6. С. 89-163.
49. Лус Я.Я. 1932. Анализ явлений доминирования при наследовании рисунка элитр и переднеспинки *Adalia bipunctata* L. // Тр. Лаб. генетики. №9. С. 135-162.
50. Лусис Я.Я. 1961. О биологическом значении полиморфизма окраски у двуточечной коровки *Adalia bipunctata* L. // Latv. Entomologs. №4. С. 3-29.
51. Лусис Я.Я. 1973. Таксономические отношения и географическое распространение форм жуков рода *Adalia* Mulsant // Учен. зап. Латв. гос. ун-та. Т.184. №1. С.5-128.

52. Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 455 с.
53. Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 460 с.
54. Нефедов М.И. 1961. К вопросу об изменчивости и видообразовании среди кокцинеллид // Уч. зап. Кабардино-Балкарского ун-та. Вып. 10. С. 129-145.
55. Савойская Г.И. 1971. Об акклиматизации *Leis axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) в Заилийском Ала-Тая // Тр. XIII Международного энтомологического конгресса. Т. 2. С. 181-182.
56. Савойская Г.И. 1972. Определитель кокцинеллид Казахстана (Col., Coccinellidae) // Тр. Казах. НИИ защиты растений. Алма-Ата. Т. II, с.45-73.
57. Савойская Г.И. 1983. Личинки кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) фауны СССР. Ленинград: Наука. 244 с.
58. Северцов А.С. 1981. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 318 с.
59. Сергиевский С.О., 1985. Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма (на примере популяционного меланизма двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.)) // Журн. общ. биологии. Т.46. № 4. С. 491-502.
60. Сергиевский С.О., Захаров И.А. 1981. Экологическая генетика популяций *Adalia bipunctata*: Концепция “жесткого и гибкого полиморфизма // Исследования по генетике. №9. С. 112-120.
61. Сергиевский С.О., Захаров И.А. 1983. Изучение генетического полиморфизма популяций двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L) Ленинградской области. Сообщение II. Состав популяций города Ленинграда // Генетика. Т.19. №4. С. 635-640.
62. Тимофеев-Рессовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 408 с.
63. Тимофеев-Рессовский Н.В., Свирежев Ю.М. 1966. Об адапционном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L. // Проблемы кибернетики.

- Вып. 16. С. 137-146.
64. Тимофеев-Рессовский Н.В., Тимофеева-Рессовская Е.А., Циммерман Л.М. 1965. Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epilachna chrysomelina* // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Т. 44. С. 27-63.
65. Томилова В.Н., Плешанов А.С. 1977. Кокцинеллиды (Coleoptera, Coccinellidae) Прибайкалья // Фауна и экология насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Изд-во ИГУ. С. 137-153.
66. Ульянова Л.С. 1956. О возможности акклиматизации дальневосточной кокцинеллиды *Harmonia axyridis* Pallas в условиях Узбекистана // Тр. Ин-та зоологии и паразитологии. АН Узб. ССР. Т. 6. С. 111-119.
67. Филиппов Н.Н. 1961. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых // Зоол. журн. Т.40. Вып. 3. С. 372-385.
68. Холин С.К. 1988. Фенотипическая изменчивость *Harmonia axyridis* Pall. (Coccinellidae, Coleoptera) в Приморском крае в географическом и хронологическом аспектах // Роль насекомых в биоценозах Дальнего Востока. Владивосток. С. 106-116.
69. Холин С.К. 1990. Стабильность генетического полиморфизма по окраске надкрылий *Harmonia axyridis* Pall. (Coccinellidae, Coleoptera) в Приморском крае // Генетика. Т. 26. № 12. С. 2207-2214.
70. Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М., Высшая школа, 304 с.
71. Якобсон Г.Г. 1900. О пятнах на надкрыльях божьих коровок // Тр. Русск. энтомол. общества. Т. XXXV. С. 6-12.
72. Abbas I., Nakamura K., Katakura H., Sasaji H. 1988. Geographical variation of elytral spot patterns in the phitophagous ladybird, *Epilachna vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in the province of Sumatera Barat, Indonesia // Res. Popul. Ecol. V. 30. N. 1. P. 43-56.
73. Almeyda L.M., Silva V.B. 2002. First record of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae): a lady beetle native to the Palearctic region // Rev.



- Bras. Zool. V. 19. P. 941-944.
74. Bengtson S.A., Hagen R. 1975. Polymorphism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* in Western Norway. *Oikos*/ V. 26. N. 3. P. 328-331.
75. Bengtson S.-A., Hagen R. 1977. Polymorphism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* in relation to climate in Western Norway. *Oikos*. V. 28. N. 1. P. 16-19.
76. Benham B.R., Lonsdale R., Muggleton J. 1974. Is polymorphism in two-spot ladybird an example of non-industrial melanism? // *Nature*. V. 249. N. 5453. P. 179-180.
77. Brown P.M.J., Adriaens T., Bathon H., Cuppen J., Goldarazena A., Hägg T., Kenis M., Klausnitzer B.E.M., Kovář I., Loomans A.J.M., Majerus M.E.N., Nedved O., Pedersen J., Rabitsch W., Roy H.E., Ternois V., Zakharov I.A., Roy D.B. 2008. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid // *From Biological Control to Invasion: the Ladybird Harmonia axyridis as a Model Species* / ed. Roy H.E., Wajnberg E. IOBC, Springer. P. 5-21.
78. Brown P.M.J., Roy H.E., Rothery P., Roy D.B., Ware R.L., Majerus M.E.N. 2008. *Harmonia axyridis* in Great Britain: analysis of the spread and distribution of a non-native coccinellid // *From Biological Control to Invasion: the Ladybird Harmonia axyridis as a Model Species* / ed. Roy H.E., Wajnberg E. IOBC, Springer/ P. 55-67.
79. Bulmer M.G. 1972. Multiple niche polymorphism // *Amer. Naturalist*. V. 106. P. 254-257.
80. Chapin J.B., Brou V.A. 1991. *Harmonia axyridis* (Pallas), the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera: Coccinellidae) // *Proceed. of the Entomological Society*. Washington. V. 93. P. 630-635.
81. Creed E.R. 1966. Geographic variation in the two-spot ladybird in England and Wales // *Heredity*. V. 21. N. 1. P. 57-72.
82. Creed E.R. 1971a. Melanism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* in Great Britain // *Ecological Genetics and Evolution*. Blackwell, Oxford.

- P. 134-151.
83. Creed E.R. 1971b. Industrial melanism in the two-spot ladybird and smoke abatement // *Evolution*. V. 25. N. 2. P. 290-293.
  84. Creed E.R. 1974. Two-spot ladybird as indicator of intense local air pollution // *Nature*. V. 249. N. 5455. P. 390-391.
  85. Creed E.R. 1975. Melanism in the two-spot ladybird: the nature and intensity of selection // *Proc. Roy. Soc. London*. V. 190, ser. B. N. 2. P. 135-148.
  86. Day W.H., Prokrym D.R., Ellis D.R., Chianese R.G. 1994. The known distribution of the predator *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in the United States, and thoughts on the origin of this species and five other exotic lady beetles in eastern North America // *Entomological News*. V. 105. P. 224-256.
  87. Dobrzansky Th. 1924. Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* // *Biol. Zbl.* Vol. 44. N 6. P. 401-421.
  88. Dobzhansky Th. 1933. The geographical variation in lady-beetles // *Amer. Natur.* Vol. 67. N 709. P. 97-126.
  89. Dobzhansky Th. 1937. *Genetics and the Origin of species* / 1st.ed. Columbia Univ. Press. New York.
  90. Dobzhansky Th. 1951. *Genetics and the origin of species* / 3rd. ed. Columbia Univ. Press. New York.
  91. Dobzhansky Th. 1962. Rigid vs. flexible chromosomal polymorphism in *Drosophila* // *Amer. Natur.* V. 96. N. 3. P. 321-328.
  92. Dobzhansky Th. 1971. Evolutionary Oscillations in *Drosophila Pseudoobscura* // In: *Ecological Genetics and Evolution*. Blackwell, Oxford. P. 109-133.
  93. O'Donald P., Majerus M.E.N. 1984. Polymorphism of melanic ladybirds maintained by frequency-dependent sexual selection // *Biol. J. of the Linnean Society*. V. 23. P. 101-111.
  94. Folmer O., Blak M., Hoeh W, Lutz R., Vrijenhoek R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse

- metazoan invertebrates // Molecular Marine Biology and Biotechnology. V. 3. P. 294-299.
95. Ford E. B. 1940. Polymorphism and Taxonomy // The new sistematics. Oxford: Clarendon press. P. 493-513.
96. Futuyma D.J., Peterson S.C. 1985. Genetic variation in the use of resources by insects // Ann. Rev. Entomol. V. 30. P. 217-238.
97. Garcia-Dorado A. 1986. The effect of niche preference on polymorphism protection in a heterogenous environment // Evolution. V. 40. N 5. P. 936-945.
98. Hales, D.F. 1976. Inheritanse of striped elytral pattern in *Coelophora inaequalis* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae) // Austr. J. Zool. V.24. N. 3. P. 273-276.
99. Hawkes O.A.M., 1927. The distribution of the ladybird *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera) // Entomol. Mon. Mag. V. 6, N. 3. P. 262-266.
- 100.He J.L., Ma E.P., Shen Y.C., Chen W.L., Sun X.Q. 1994. Observations of the biological characteristics of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) // J. of the Shanghai Agricultural Colledge. V.12. P. 119-124.
- 101.Hironori Y., Katsuhiko S., 1997. Canniballism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field // Entomophaga. V. 42. P. 153-163.
- 102.Hodek I. 1973. Biology of Coccinellidae. Acad. Publ. House, Prague.
- 103.Hodek I. 1996. Food relationships // Ecology of Coccinellidae / ed. Hodek I., Honêk A. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 464 p.
- 104.Hodek I., Ceringier P. 2000. Sexual activity in Coccinellidae (Coleoptera): A review // European Journal of Entomology. V. 97. P. 449-456.
- 105.Hodek I., Iperti G., Hodkova M. 1993. Long-distance flights in Coccinellidae (Coleoptera) // European J. of Entomology. V. 90. P. 403-414.
- 106.Honêk A. 1975. Colour polymorphism in *Adalia bipunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) in Bohemia // Entomol. Germ. V. 1. N. 3/4. P. 293-299.

107. Hosino Y. 1936. Genetical studies of the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas. (Яп. с англ. рез.). Rep. II // Japan J. Genet. V. 12. P. 307-320.
108. Hosino Y. 1940. Genetical studies on the pattern types of the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas // J. Genetics. V. 40. P. 215-228.
109. Houston K.J. 1979. Mosaic dominance in the inheritance of the colour patterns of *Coelofora Inaequalis* (F.) (Coleoptera, Coccinellidae) // J. Austr. ent. Soc. V. 18. N. 1. P. 45-51.
110. K.J. Houston, Hales, D.F. 1980. Allelic frequencies and inheritance of colour pattern in *Coelofora Inaequalis* F. (Coleoptera, Coccinellidae) // Austr. J. Zool. V. 28. N. 5/6. P. 669-677.
111. Hukusima S., Kamei M. 1970. Effects of various species of aphids as food on development, fecundity and longevity of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) // Res. Bull. of the Faculty of Agriculture, Gifu Univ. V. 33. P. 53-66.
112. Jong P.W., Brakefield P.M., 1998. Climate and change in clines for melanism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) // Proc. Roy Soc. Lond. V. 265. P. 39-43.
113. Johnson R.H. 1910. Determinative evolution in the color-pattern of the lady-beetles. Wash. Carnegie Inst. V. 122. P. 104.
114. Koch R.L. 2003. The multicoloured Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control and non-target impacts // J. Insect Sci. V. 3(32). P. 1-16.
115. Komai T. 1956. Genetics of ladybeetles // Advances in genetics. V. 8. P. 155-188.
116. Komai T., Chino H. Observations on geographic and temporal variations in the ladybeetle, *Harmonia axyridis* // Proc. Japan Acad. 1969. V. 45. P. 284-292.
117. Komai T., Chino H., Hosino Y. 1950. Contribution to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia axyridis*. I. Geographic and temporal variations in the elytral pattern types and in the frequency of elytral ridge // Genetics. V. 35.

- P. 589-601.
118. Komai T., Hosino Y. 1951. Contribution to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia axyridis*. II. Microgeographic variations // Genetics. V. 36. N 4. P. 382-390.
119. Krafusur E.S., Kring T.J., Miller J.S., Nariboli P., Obrycki J.J., Ruberson J.R., Schaefer P.W. 1997. Gene Flow in the Exotic Colonizing Ladybeetle *Harmonia axyridis* in North America. Biological Control. V. 8. P. 207-214.
120. LaMana M.L., Miller J.C. 1996. Field observations on *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) // Biological Control. V. 6. P. 232-237.
121. LaMana M.L., Miller J.C. 1998. Temperature-dependent development in an Oregon population of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). Environmental Entomology. V. 27. P. 1001-1005.
122. Lees D.R., Creed E. R., Duckett J.C. 1973. Atmospheric pollution and industrial melanism // Heredity, V. 30. N. 2. P. 227-232.
123. Majerus M. 1994. Ladybirds. London: Harper Collins. 365 p.
124. Majerus M.E.N., Zakharov L.A. 2000. Does thermal melanism maintain melanic polymorphism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) // Журн. общ. биологии. Т. 61. №. 4. С. 381-392.
125. Marriner T. F. 1926. A Hybrid coccinellid // Entomol. Record. V. 38. N. 1. P. 81-83.
126. Michaud J.P. 2003. A comparative study of larval cannibalism in three species of ladybird // Ecological Entomology. V. 28. P. 92-101.
127. Muggleton J. 1978. Selection against the melanic morphs of *Adalia bipunctata* (two-spot ladybird): a review and some new data // Heredity. V.40. N. 2. P. 269-280.
128. Muggleton J. 1979. Non-random mating in wild populations of polymorphic *Adalia bipunctata* // Heredity. V. 42. № 1. P. 57-65.
129. Muggleton J., Lonsdale D., Benham B. R. 1975. Melanism in *Adalia bipunctata* (Col., Coccinellidae) and its relationship to atmospheric pollution // J. Appl.

- Ecol. V. 12. N. 4. P. 465-471.
130. Nalera S.A., Weir A. 2007. Infection of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) by *Hesperomyces virescens* (Ascomycetes: Laboulbeniales): role of mating status and aggregation behavior // J. Invertebr. Pathol. V. 94. N. 3. P. 196-203.
131. Osawa N. 1989. Sibling and non-sibling cannibalism by larvae of a lady beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) in the field // Res. Popul. Ecol. V. 31. N 1. P. 153-160.
132. Osawa N. 1992. Sibling cannibalism in the ladybird *Harmonia axyridis* fitness consequences for mother and offspring // Res. Popul. Ecol. V. 34. N 1. P. 45-52.
133. Osawa N. 1993. Population field studies of the aphidophagous ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): life tables and key factor analysis // Res. Popul. Ecol. V. 35. N 3. P. 335-348.
134. Osawa N. 2000. Population field studies on the aphidophagous ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): resource tracking and population characteristics // Population Ecology. V. 42. P. 115-127.
135. Osawa N., Nishida T. 1992. Seasonal variation in elital color polymorphism in *Harmonia axyridis* (the ladybird beetle): the role of non-random mating // Heredity. V. 69. P. 297-307.
136. Poutsma J., Loomans A.J.M., Aukema B., Heijerman T. 2008. Predicting the potential geographical distribution of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, using the CLIMEX model // From Biological Control to Invasion: the Ladybird *Harmonia axyridis* as a Model Species /ed. Roy H.E., Wajnberg E. IOBC, Springer. P. 103-125.
137. Prout T. 1968. Sufficient conditions for multiple niche polymorphism // Amer. Naturalist. V.102. P. 493-496.
138. Roy H.E., Brown P., Majerus M.E.N. 2006. *Harmonia axyridis*: a successful biocontrol agent or an invasive threat? // // An ecological and societal approach to biological control / eds. Eilenberg J., Hokkanen H. Kluwer Academic Publish-

- ers. Netherlands. P. 295-309.
139. Roy H.E., Wajnberg E., 2008. From Biological Control to Invasion: the Ladybird *Harmonia axyridis* as a Model Species – Foreword// From Biological Control to Invasion: the Ladybird *Harmonia axyridis* as a Model Species /eds. Roy H.E., Wajnberg E. IOBC, Springer. P. 1-4.
140. Sakai T., Uehaka Y., Hatsuka M. 1974. The effect of temperature and the expression of elytral pattern in ladybeetle, *Harmonia axyridis* Pallas // Bull. of the Faculty of agriculture Tomagava Univ. N. 14. P. 33-39 (япон. с англ. рез.).
141. Scali V., Creed E.R. 1975. The influence of climate on melanism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata*, in central Italy // Trans. Roy. Entomol. Soc. London. V. 127. N. 1. 163-169.
142. Sakurai H., Kawai T., Takeda S. 1992. Physiological-changes related to diapause of the lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) // Applied Entomology and Zoology. V. 27. N. 4. P. 479-487.
143. Soares A.O., Coderre D., Schanderl H. 2001. Fitness of two phenotypes of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). European J. of Entomology. V. 98. P. 287-293.
144. Soares A.J., Coderre D., Schanderl H. 2004. Dietary self-selection behaviour by the adults of the aphidophagous ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) // J. of Animal Ecology. V. 73. P. 478-486.
145. Stathas G. J., Eliopoulos P. A., Kontodimas D. C., Giannopoulos J. 2001. Parameters of reproductive activity in females of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) // European J. of Entomology. V. 98. P. 547-549.
146. Tan C., Li J. 1934. Inheritance of the elytral color patterns of the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas // The American Naturalist. V. 68. P. 252-265.
147. Tan C. 1946. Mosaic dominance of color patterns in the lady-beetle, *Harmonia axyridis*.// Genetics. V. 31. № 2. P. 195-210.
148. Tan C. 1949. Seasonal variability of color patterns in *Harmonia axyridis* // Proc. of 8 Int. Congr. of Genetics. P. 669-670.



149. Tan J. (Tan C.C.), Hu K. 1980. On two new alleles of the color pattern gene in the lady-beetle, *Harmonia axyridis* and further proof of the mosaic dominance theory // Zool. Res. V. 1. N. 3. P. 277 - 288 (китайский с англ. рез.).
150. Timberlake P.H. 1922. Observation on the phenomena of heredity in the lady-beetle *Coelophora inaequalis* (Fabricius) // Proc. Hawaii Entomol. Soc. V. 5. P. 121-133.
151. Timofeeff-Ressovsky N.W. 1932. The geographical work with *Epilachna chrisomelina* (Coleoptera, Coccinellidae) // Proc. 6th Intern. Genet. Congr. V. 2. P. 230-232.
152. Timofeeff-Ressovsky N.W. 1940. Zur analyse des polymorphismus bei *Adalia bipunctata* // Biol. Zbl. V. 60. P. 130-137.
153. Ueno H., Sato Y., Tsuchida K. 1998. Colour-associated mating success in a polymorphic Ladybird Beetle, *Harmonia axyridis* // Functional Ecology. V. 12. P. 757-761.

Меллер