

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *HARMONIA AXURIDIS* PALL. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ В ГЕОГРАФИЧЕСКОМ И ХРОНОЛОГИЧЕСКОМ АСПЕКТАХ

С. К. ХОЛИН

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР, г. Владивосток

Интенсивное изучение генетического полиморфизма по окраске внешних покровов ряда видов беспозвоночных привело к накоплению большого количества противоречивых данных, не находящихся до последнего времени единого объяснения. Критический анализ данных по полиморфизму *Adalia bipunctata* L., проведенный С. О. Сергиевским и И. А. Захаровым [Сергиевский, Захаров, 1981; Сергиевский, 1985; Захаров, Сергиевский, 1985], позволил этим авторам дать удовлетворительное разрешение наблюдаемых противоречий с позиций полифункциональности и пластичности полиморфизма. Было показано, что аналогичный подход может объяснить многие противоречия в наблюдениях других полиморфных видов. Насколько это верно, могут показать детальные исследования других объектов, обладающих ярко выраженным полиморфизмом.

Одним из них может служить весьма полиморфная по окраске надкрылий коровка *Harmonia axyridis* Pall., широко распространенная в восточной части азиатского материка и прилегающих к нему островах. В разных частях ареала вида присутствуют своеобразные расы, характеризующиеся специфическим фенотипическим составом [Dobzhansky, 1924, 1933]. На Японских островах отмечены градиент частот форм окраски [Komai et al., 1950; Komai, 1956; Komai, Chino, 1969], стабильность и не стабильность частот форм [Komai, Chino, 1969; Косан, Тан, 1983]. Сведения о характере изменчивости этого вида на территории советского Дальнего Востока ограничиваются пока исследованиями Ф. Добжанского [Dobzhansky, 1924, 1933] и Н. Н. Воронцова и А. В. Блехман [1986].

Цель настоящей работы — исследование фенотипической изменчивости микропопуляций *H. axyridis* в Приморском крае в географическом и хронологическом аспектах в сравнении с изменчивостью этого вида в других частях ареала.

Материал и методика

Для *H. axyridis* известно более десятка дискретных по окраске и рисунку элитр форм [Komai, 1956]. Типы окраски и рисунка надкрылий составляют серию переходов от светлых (желтых или красных) форм до черных с одним красным пятном на надкрылье (рис. 1), среди которых наиболее обычны четыре типа: *succinea* (SUC), *axyridis* (AXR), *spectabilis* (SPC) и *conspicua* (CON). Различия между формами определяются множественными аллелями одного локуса, причем образуется ряд доминирования — CON > SPC > AXR > SUC [Tan, Li, 1934; Hosino, 1940; Tan, 1946]. Таким образом фенотип, SUC дает рецессивные гомозиготы, остальные фенотипы представляют собой ряд неидентифицируемых гомо- и гетерозигот (в отдельных случаях гетерозиготы можно распознать благодаря явлению «мозаичного доминирования» [Tan, 1946]).

Весь рассматриваемый в данной работе материал состоит из 37 выборок из 21 микропопуляции Приморского края, собранных в 1978—1985 гг. Общий объем материала — более 25 000 жуков. Под микропопуляцией в данной работе подразумевается каждая из изученных группировок жуков какой-либо локальности (согласно определению микропопуляции С. С. Шварца с соавторами [1972]). Точки сбора материала ниже, а привязка их к местности показана на рис. 2. А. Большинство выборок было получено в моменты осеннего и весеннего лета жуков в местах их зимовок. Другие выборки взяты в летних местообитаниях жуков.

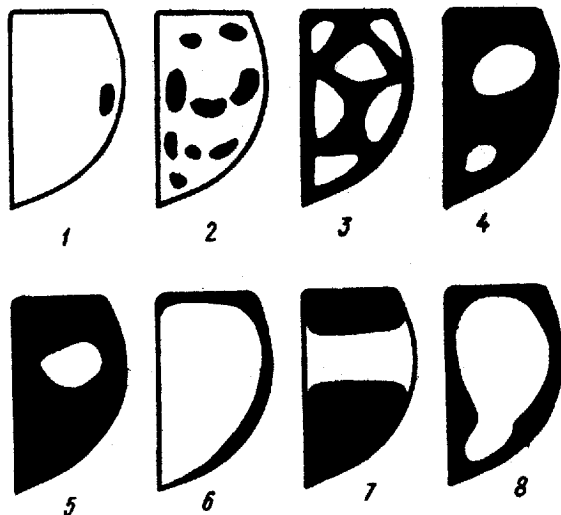


Рис. 1. Типы окраски надкрылий (= фенотипы) *Harmonia axyridis*, встречающиеся в Приморском крае. 1—2 — *succinea*, 3—*axyridis*, 4 — *spectabilis*, 5 — *conspicua*, 6 — *aulica*, 7 — *transversifascia*, 8 — *intermedia*

Микропопуляции, № п/п	Место сбора	Год	Сборы	Кол-во выборок
1	С. Лобановка, Дадьнереченский р-н	1982	Собственные	1
2	Восточное побережье оз. Ханка	1983	—"	1
3	С. Дмитриевка, Черниговский р-н	1982—1985	ЛЭН	4
4	Г. Арсеньев	1983	Собственные	1
5	С. Новоселище, Ханкайский р-н	1978	В.Н. Кузнецова	1
6	Ст. Хороль	1984	Собственные	1
7	С.Новобельмановка, Хорольский р-н	1978	В. Н. Кузнецова	1
8	С. Дубовый Ключ, Уссурийский р-н	1981—1982	—"	2
		1984—1985	Собственные	3
9	С. Каймановка —"	1983	С. В. Гафицкого	1
10	С. Тереховка —"	1983	Собственные	1
11	Уссурийский заповедник	1985	—"	1
12	Гора Лысая, Лазовский р-н	1975	В. Н. Кузнецова	1
13	Г. Партизанск	1983—1984	—"	2
14	С. Бровничи, Партизанский р-н	1984—1985	Собственные	7
15	Морская биологическая станция «Восток»	1983	С. В. Шедько	1
16	Ст. Смоляниново, Шкотовский р-н	1984	Собственные	1
17	С. Стеклянуха —"	1983	—"	1
18	Пос. Трудовое	1983	—"	1
19	Заповедник «Кедровая Падь»	1983	С. В. Гафицкого	1
20	Г. Владивосток	1983, 1985	Собственные	1
21	Ст. Рязановка, Хасанский р-н	1983	—"	1

Примечание. ЛЭН — коллекция лаборатории экологии насекомых.

Анализ частот фенотипов среди самок и самцов показал, что они фактически не различаются. Поэтому весь материал рассматривается без разделения выборок по признаку пола.

Частоты фенотипов во всей работе выражались в процентах. Парные сравнения частот фенотипов проводились по критерию F [Плохинский, 1970]. Арксинус — преобразование частот проводилось согласно формуле 1.11, приведенной в работе Л. А. Животовского [1983]. Для оценки однородности частот фенотипов среди выборок использован критерий χ^2 , преобразованный для частот фенотипов [Животовский, 1983; формула 5,2]. Проверка однородности распределения частот фенотипов в группе выборок проводилась по критерию χ^2 [Мюллер и др., 1962].

При описании характера фенотипической изменчивости были использованы показатели, предложенные Л. А. Животовским [1982]: μ — показатель внутривидового разнообразия, h — доля редких фенотипов, g — показатель фенотипического сходства и R — показатель общего фенотипического сходства. Все вычисления проводились на микроЭВМ «Электроника БЗ-34» по программам, составленным автором. Программы адаптированы под абсолютные значения частот фенотипов.

Результаты

Хронологическая изменчивость частот фенотипов

Данные, полученные из некоторых микропопуляций в разные сроки, позволяют проследить, происходят ли изменения их фенотипического состава во времени.

Так, фенотипический состав зимующих колоний жуков в окрестностях с. Дубовый Ключ оставался постоянным в течение 4 лет, а в колониях, зимующих в домах на окраине г. Партизанск и в г. Владивосток — в течение 2 и 3 лет (табл. 1). Выборки из этих колоний однородны по распре-

Таблица 1

**Фенотипический состав колоний *Harmonia axyridis*
в местах зимовок в разные годы**

Место зимовки, год	Частота фенотипов, %				Объем выборки
	<i>succinea</i>	<i>spectabilis</i>	<i>conspicua</i>	другие	
Окрестности с. Дубовый Ключ					
1981 г., осень	90,94±0,43	4,77±0,32	4,18±0,30	0,11±0,05	4403
1982 г., —"	90,91±1,94	5,45±1,53	3,64±1,26	—	220
1984 г., весна	90,58±0,64	4,26±0,46	5,11±0,51	0,05±0,05	1900
1985 г., осень	89,86±0,90	4,98±0,65	4,98±0,65	0,18±0,13	1124
$\chi^2 df=3$	1,289	1,442	3,573	—	
Окраина г. Партизанск					
1983 г., весна	89,20±2,34	3,98±1,47	6,82±1,90	—	176
1984 г., —"	89,67±0,61	4,78±0,43	5,46±0,46	0,08±0,06	2489
F	0,043	1,455	0,612	—	
г. Владивосток					
1983 г., осень	88,58±0,92	5,96±0,68	5,38±0,65	0,08±0,08	1208
1985 г., —"	88,96±0,66	5,25±0,47	5,61±0,49	0,18±0,09	2228
F	0,121	0,768	0,071	—	

Примечание. Здесь и в следующих таблицах χ^2 — критерий однородности частот; во всех случаях $P > 0,05$.

лению частот фенотипов ($\chi^2 = 6,215 < \chi_{st}^2 = 6,393$, $df=9$, $P > 0,70$; $\chi^2 = 2,210 < \chi_{st}^2 = 2,366$, $df=3$, $P > 0,50$; $\chi^2 = 1,307 < \chi_{st}^2 = 1,424$, $df=3$, $P > 0,70$; соответственно). В поселениях жуков на соевых полях (с. Дмитриевка) в течение 4 лет наблюдалось стабильное соотношение частот фенотипов (выборки однородны по распределению частот: $\chi^2 = 4,257 < \chi_{st}^2 = 5,380$, $df=9$, $P > 0,80$; табл. 2).

Таблица 2

**Фенотипический состав микропопуляции *Harmonia axyridis*
на соевых полях (с. Дмитриевка) в разные годы**

Год	Частоты фенотипов, %				Объем выборки
	<i>succinea</i>	<i>spectabilis</i>	<i>conspicua</i>	другие	
1982	96,23±1,85	0,94±0,94	2,83±1,61	—	106
1983	91,97±1,57	2,34±0,87	5,35±1,30	0,33±0,33	299
1984	93,13±2,21	2,29±1,31	3,82±1,67	0,76±0,76	131
1985	92,54±2,27	2,98±1,47	4,48±2,07	—	134
$\chi^2 (df=3)$	2,421	1,368	1,145	—	

Сезонная динамика фенотипических частот была прослежена недостаточно полно. Состав микропопуляции 14 оставался постоянным в течение одного года (табл. 3). Все четыре выборки из этой микропопуляции однородны по распределению частот фенотипов ($\chi^2=2,809 < \chi_{st}^2=3,325, df=9, P>0,50$). В табл. 4 сравниваются две выборки, полученные из микропопуляций 15 в период размножения и в момент осеннего лёта на зимовку. Различия частот фенотипов относительно небольшие; достоверные для SUC и близки к достоверному уровню для SPC и CON. В целом выборки однородны по распределению частот ($\chi^2=5,831 < \chi_{st}^2=6,251, df=3, P>0,10$). Для подтверждения факта сезонной динамики частот фенотипов необходимы повторные наблюдения этой микропопуляции.

Таблица 3

Фенотипический состав микропопуляции *Harmonia axyridis* из окрестности с. Бровничи на разных стадиях жизненного цикла

Время и состояние микропопуляции	Частоты фенотипов, %				Объем выборки
	succinea	spectabilis	conspicua	другие	
Июнь 1984 г.; жуки, вылетающие с места зимовки	90,60±0,84	4,58±0,60	4,66±0,62	0,16±0,12	1202
Июнь 1984 г.; жуки, приступившие к размножению	90,55±1,33	5,75±1,02	3,49±0,83	0,21±0,21	487
Август 1984 г.; жуки второго поколения	89,82±0,93	4,90±0,66	5,28±0,69	—	1061
Май 1985 г.; жуки, вылетающие с зимовки	89,52±1,14	4,89±0,81	5,03±0,82	0,69±0,31	716
$\chi^2(df=3)$	0,803	1,037	2,594	—	

Таблица 4

Фенотипический состав микропопуляции *Harmonia axyridis* МБС «Восток» в 1983 г.

Месяц	Частоты фенотипов, %				Объем выборки
	succinea	spectabilis	conspicua	другие	
Август	93,38±1,06	3,31±0,77	3,31±0,77	—	544
Октябрь	89,55±1,26	5,31±0,93	4,97±0,90	0,17±0,17	584
F	5,295	2,711	1,926	—	
P	<0,025	>0,09	>0,10	—	

При использовании данных Ф. Добжанского [Dobzhansky, 1924, 1933] по соотношению частот фенотипов у *H. axyridis* возможно сравнение современного фенотипического состава, наблюдаемого в микропопуляциях Приморья, с таковым в начале XX века. Следует учесть, что результаты Ф. Добжанского основаны на анализе несистематических коллекционных сборов, проведенных в разных точках Приморья и в разное время. Это исключает статистическое сравнение выборки Ф. Добжанского с приводимыми здесь данными. Ф. Добжанским приводятся следующие частоты фенотипов в %: SUC — 85,62±1,27, SPC — 6,01±0,91, CON — 6,80±0,91 и другие — 1,57±0,45. В целом эти частоты соответствуют современным. Можно заключить, что фенотипический состав микропопуляций *H. axyridis* в Приморье за последние более чем полвека не претерпел каких-либо существенных изменений.

Изменчивость фенотипического состава микропопуляций

Стабильность фенотипического состава микропопуляций позволяет объединить данные, полученные по отдельным микропопуляциям в разное время, и проводить сравнения между ними.

Частоты всех фенотипов среди изученных микропопуляций варьируют в незначительных пределах (табл. 5). Однако, несмотря на кажущееся однообразие, обнаруживается достоверная неоднородность частот фенотипов SUC и SPC ($\chi^2=58,020$ и $\chi^2=50,433 > \chi_{st}^2=47,498$, в обоих случаях $df=20$, $P<0,0005$ соответственно). Распределение частот CON однородно ($\chi^2=25,138 < \chi_{st}^2=28,412$, $df=20$, $P>0,10$). Сравнение частот фенотипов по критерию F показывает, что между отдельными микропопуляциями существуют достоверные различия по частотам SUC и SPC. На основе этих различий удается провести изолинии частот фенотипов (рис. 2, А, Б).

Фенотипическое разнообразие (среднее число морф) изменяется в небольших пределах ($CV=9,93\%$), но между отдельными микропопуляциями существуют достоверные различия по этому показателю (табл. 5). Показатель h (доля редких фенотипов) варьирует более значительно ($CV=32,89\%$) и положительно скоррелирован с объемом выборки ($r=0,674$, $P<0,01$). Последнее вызвано тем, что редкие фенотипы, как правило, обнаруживались только в крупных выборках (табл. 5). Частота встречаемости отдельных таких фенотипов не превышает $0,30\%$, а в сумме не больше $0,60\%$ (микропопуляция 21), обычно меньше $0,20\%$.

Сравнение микропопуляций по показателю g показывает, что последние обладают значительным фенотипическим сходством ($r=0,9541-0,9999$). При этом подавляющее большинство микропопуляций имеет высокое фенотипическое сходство ($r>0,995$).

Общее фенотипическое сходство микропопуляций $R=0,9835 \pm 0,0031$. На рис. 3 представлена дендрограмма фенотипического сходства изученных микропопуляций, построенная на основе показателя методом простого усреднения [Sokal, Sneath, 1963]. Как можно заметить, все микропопуляции разделяются на две совокупности, одну из которых образует группа III (микропопуляции 5—7 с наиболее высокими частотами фенотипов SPC и CON. Другая совокупность образована группами микропопуляций I и II, для первой из которых характерны относительно низкие частоты SPC, а для другой — промежуточные значения частот этого фенотипа. Микропопуляция 21, находящаяся на одной ветви с группами I и II, несколько обособлена от них.

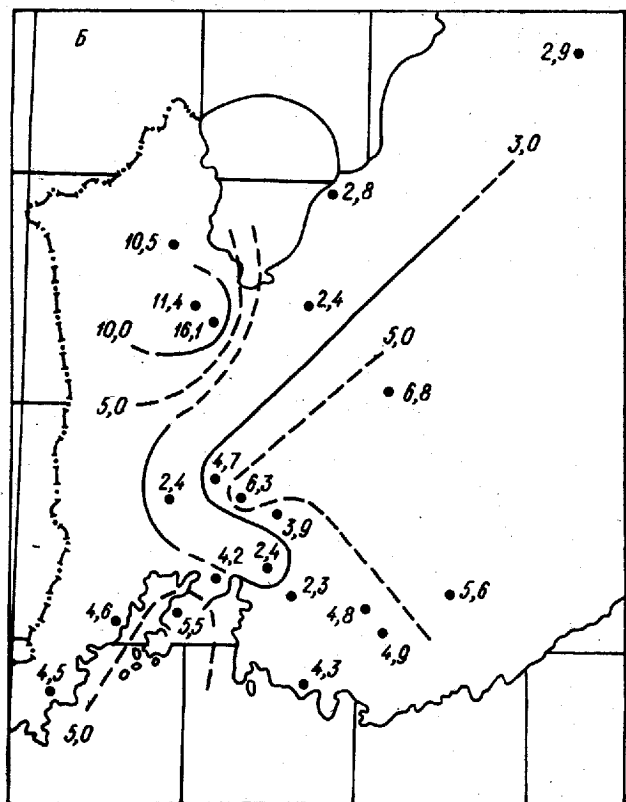
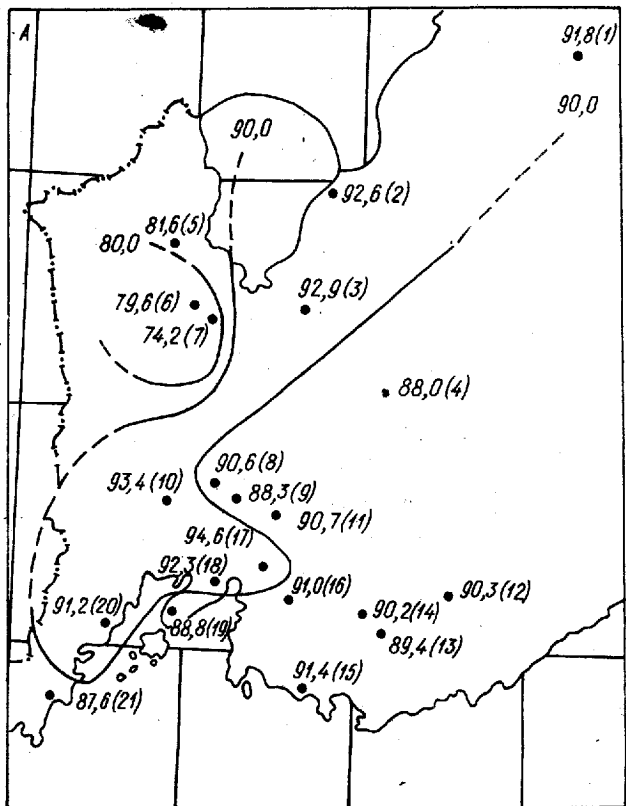
Результаты кластерного анализа хорошо согласуются с результатами парного сравнения частот фенотипов, на основе которого выделяются аналогичные группы микропопуляций (рис. 2, А, Б). Можно заметить, что подобным же образом микропопуляции разделяются на группы по показателю μ .

На данном этапе исследований пока трудно провести корреляционный анализ полученных данных из-за отсутствия точных климатических и других данных о среде обитания по точкам сбора материала. Можно сделать только общее заключение. Так, группа микропопуляций III расположена в наиболее засушливом и менее облесенном районе, группа I связана с широкими долинами рек и низменностями, группа II — с лесами таежного типа, а микропопуляция 21 — с наиболее влажным районом Приморья.

Обсуждение

Из полученных результатов видно, что фенотипический состав отдельных микропопуляций высоко стабилен — колебания частот фенотипов не превышают $\pm 1,5\%$. Поэтому наблюдаемые между микропопуляциями относительно невысокие различия по частотам фенотипов (рис. 2, А, Б) можно считать свидетельством фенотипической дифференциации микро-

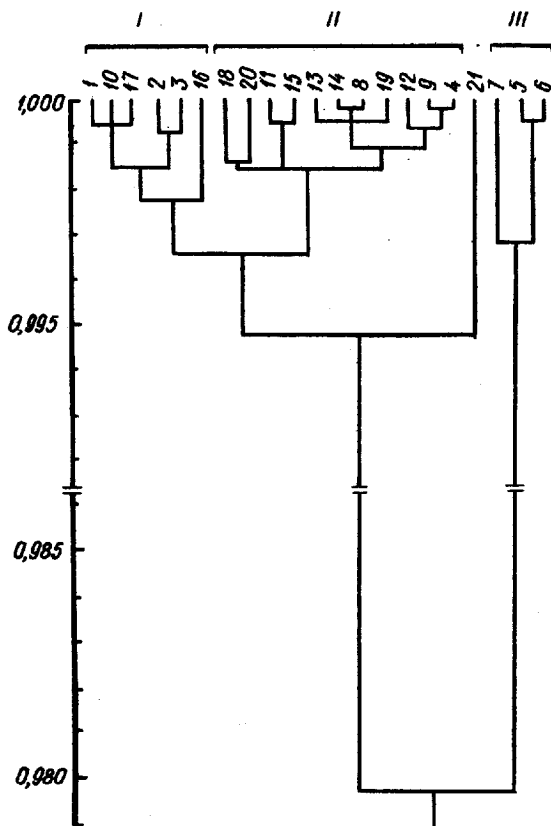
Рис. 2, А, Б. Частота встречаемости фенотипов *succinea* (А) и *spectabilis* (Б) в микропопуляциях *Harmonia axyridis* в Приморском крае. Изолинии проведены пунктиром в случае недостоверных различий между парами значений частот фенотипов по критерию F. На рис. 2 А в скобках указаны номера микропопуляций



Частоты фенотипов, фенотипическое разнообразие (μ) и доля редких фенотипов

Микропу- пуляция	Частоты фенотипов, %				
	succinea	spectabilis	conspicua	axyridis	aulica
1	91,77±1,76	2,88±1,07	5,35±1,44	—	—
2	92,59±1,14	2,85±0,73	4,37±0,89	—	0,19±0,19
3	92,88±0,93	2,37±0,55	4,48±0,75	—	0,13±0,13
4	88,00±1,80	6,77±1,39	5,23±1,24	—	—
5	81,58±6,29	10,53±4,98	7,89±4,37	—	—
6	79,55±6,08	11,36±4,78	9,09±4,33	—	—
7	74,19±7,86	16,13±6,61	9,68±5,31	—	—
8	90,65±0,32	4,66±0,23	4,58±0,23	0,01±0,01	0,05±0,02
9	88,29±3,05	6,31±2,31	5,40±2,15	—	—
10	93,43±1,35	2,39±0,83	4,18±1,09	—	—
11	90,74±0,96	3,86±0,64	5,29±0,74	—	—
12	90,28±3,49	5,56±2,70	4,17±2,35	—	—
13	89,64±0,59	4,92±0,42	5,37±0,44	—	0,08±0,05
14	90,23±0,45	4,79±0,32	4,82±0,32	0,02±0,02	0,09±0,04
15	91,40±0,83	4,34±0,61	4,17±0,59	—	—
16	91,01±3,03	2,25±1,57	6,74±2,65	—	—
17	94,56±1,25	2,42±0,84	3,02±0,94	—	—
18	92,28±0,91	4,15±0,68	3,46±0,62	—	—
19	88,82±0,54	5,50±0,39	5,53±0,39	0,03±0,03	0,06±0,04
20	91,21±0,91	4,60±0,67	4,09±0,63	—	—
21	87,61±1,81	4,53±1,14	7,25±1,43	—	0,30±0,30

Примечание. Номера микропуляций даны в соответствии со списком, приведенным в тексте.



Р. и с. 3. Дендрограмма фенотипического сходства микропуляций *Naegleria axyridis*, построенная на основе показателя г. Верхний ряд чисел: 1—21 — номера микропуляций, I, II, III — номера групп фенотипически близких микропуляций

(h) в микропопуляциях *Harmonia axyridis* в Приморском крае

		Объем выборки	$\mu \pm S_{\mu}$	$h \pm Sh$
transversifascia	intermedia			
—	—	243	$1,8468 \pm 0,0936$	$0,3844 \pm 0,0312$
—	—	526	$1,9149 \pm 0,0871$	$0,5213 \pm 0,0218$
$0,13 \pm 0,13$	—	759	$1,9678 \pm 0,0944$	$0,6064 \pm 0,0189$
—	—	325	$2,0362 \pm 0,0777$	$0,3213 \pm 0,0259$
—	—	38	$2,2760 \pm 0,2082$	$0,2413 \pm 0,0694$
—	—	44	$2,3424 \pm 0,1871$	$0,2192 \pm 0,0624$
—	—	31	$2,4776 \pm 0,2043$	$0,1741 \pm 0,0681$
$0,04 \pm 0,02$	$0,01 \pm 0,01$	8277	$2,0639 \pm 0,0313$	$0,6560 \pm 0,0052$
—	—	335	$2,0256 \pm 0,1333$	$0,3249 \pm 0,0444$
—	—	111	$1,7571 \pm 0,0807$	$0,4143 \pm 0,0269$
$0,11 \pm 0,11$	—	907	$1,9945 \pm 0,0664$	$0,5014 \pm 0,0166$
—	—	72	$1,9320 \pm 0,1692$	$0,3560 \pm 0,0564$
—	—	2665	$2,0704 \pm 0,0477$	$0,5859 \pm 0,0095$
$0,04 \pm 0,03$	—	4401	$2,1166 \pm 0,0432$	$0,6472 \pm 0,0072$
$0,09 \pm 0,09$	—	1128	$1,9554 \pm 0,0595$	$0,5111 \pm 0,0149$
—	—	89	$1,8593 \pm 0,1544$	$0,3802 \pm 0,0515$
—	—	331	$1,6944 \pm 0,0818$	$0,4352 \pm 0,0273$
—	—	868	$1,9158 \pm 0,0678$	$0,5210 \pm 0,0170$
$0,03 \pm 0,03$	$0,03 \pm 0,03$	3436	$2,2144 \pm 0,0555$	$0,6837 \pm 0,0079$
—	—	868	$1,8817 \pm 0,0464$	$0,3728 \pm 0,0155$
$0,30 \pm 0,30$	—	331	$2,3351 \pm 0,1371$	$0,5330 \pm 0,0274$

популяций. О неслучайности такой дифференциации говорит разделение микропопуляций на фенотипически сходные группы (рис. 3), занимающие определенные участки исследованной территории.

В первых исследованиях географической изменчивости *H. axyridis* было высказано предположение о связи частот фенотипов с климатическими факторами, главным образом влажностью [Dobzhansky, 1924, 1933]. Отмечаемое на Японских островах клинальное изменение частот фенотипов SUC и CON совпадает с градиентом температуры и влажности [Komai et al., 1950; Komai, 1956]. Предполагается, что сезонная динамика частот фенотипов SUC и CON в южных районах Китая также вызвана сезонными колебаниями влажности [Тап, 1949; Косан, Тан, 1983].

В отличие от этих данных, результаты, полученные для *H. axyridis* в Приморском крае, свидетельствуют о большей изменчивости частот фенотипов SUC и SPC. При этом увеличение SPC и отчасти CON наблюдалось в районе с относительно сухим климатом (микропопуляции 5—7). Для микропопуляции 21 отмечена более высокая, чем в других микропопуляциях, частота CON. Возможно, это связано с высокой влажностью в этом районе; частота CON положительно коррелирует с влажностью [Komai et al., 1950; Komai, 1956; Komai, Chino, 1969]. Это показывает, что изменчивость частот фенотипов у *H. axyridis* в Приморье в целом слабо согласуется с климатическими условиями.

Известно, что *H. axyridis* является широким олигофагом [Воронин, 1966]. В течение жизненного цикла жуки питаются различными видами тлей. В зависимости от наличия того или иного вида тлей жуки вынуждены менять местообитания. Существуют данные об избирательности жуков с разными фенотипами по отношению к местообитаниям [Komai, Hosino, 1951], которые подтверждаются и нашими данными. Под этим подразумевается то, что на разных видах растений наблюдаются различные соотношения фенотипов среди кормящихся и размножающихся на них жуков. Такая избирательность, по-видимому, связана с кормовыми предпочтениями фенотипически несходных жуков. Последнее можно объяснить фи-

зиологическими различиями между фенотипическими формами жуков и различиями химического состава тлей, питающихся на разных видах растений. Физиологическая неоднозначность фенотипически (= генотипически) различных особей у полиморфных видов и связанные с этими различиями в поведении очевидны [Сергиевский, Бергер, 1984; Bantock, 1974; Benham et al., 1974; Wolda, 1967; и др.]. Следовательно, на формирование фенотипического состава микропопуляций *H. axyridis* может оказывать влияние видовой состав жертв, потребляемых коровками, который зависит от типа растительности в каждом конкретном месте. Это, по-видимому, определяет характер фенотипической дифференциации у *H. axyridis* в первую очередь на небольших локальных участках ареала. Тогда как климатические условия оказывают влияние на формирование фенооблика популяций, вызывая фенотипическую дифференциацию на более протяженных территориях. Последнее хорошо иллюстрируется клинальной изменчивостью соотношения частот фенотипов на Японских островах [Komai et al., 1950; Komai, 1956; Komai, Chino, 1969]. Эти данные свидетельствуют о полифункциональном характере полиморфизма у этого вида, обеспечивающим ему способность к адаптивной перестройке структуры популяции под действием различных факторов среды [Сергиевский, 1985].

В частности, этим свойством можно объяснить возникновение фенотипически однородных групп популяций на отдельных обширных участках ареала — рас, по терминологии Ф. Добжанского [Dobzhansky, 1924, 1933]. Так, популяции Кореи, Северного Китая, Приморья и Хабаровского края имеют сходный фенотипический состав, тогда как экологические условия этих районов несомненно различны. Но поскольку нельзя признать существование какого-то одного главенствующего фактора среды, на который популяция реагирует изменением частот фенотипов, следует признать, что относительное однообразие данных популяций возникло под действием различных сочетаний факторов, т. е. здесь налицо полифункциональность полиморфизма в том ее смысле, который в нее вкладывают И. А. Захаров и С. О. Сергиевский [Захаров, Сергиевский, 1985; Сергиевский, 1985].

Может показаться противоречивым то, что мы говорим о полифункциональности полиморфизма при одновременном наличии и клинальной изменчивости и относительного однообразия популяций.

Необходимо отметить, что клинальность частот фенотипов на Японских островах и в Китае наблюдается на фоне нестабильности полиморфизма, а относительное однообразие популяций Сибири (здесь популяции фенотипически мономорфны по фенотипу АХУ) и Дальнего Востока существует в условиях высокой стабильности их фенооблика. Т. Комаи и М. Чино [Komai, Chino, 1969] отметили, что заселение Японских островов *H. axyridis*, вероятно, произошло с севера через о-в Сахалин. Ф. Добжанский [Dobzhansky, 1924, 1933] в качестве центра происхождения вида называет Сибирь. Тогда можно предположить, что «жесткий» тип полиморфизма наблюдается в более древних популяциях, а «гибкий» в более молодых. При этом развитие полиморфизма происходит за счет разных форм. «Жесткий» полиморфизм наблюдается при почти полном мономорфизме в Сибири или при значительном преобладании одного фенотипа SUC в условиях Дальнего Востока. «Гибкий» полиморфизм обнаруживается при наличии более высокого фенотипического разнообразия. Это согласуется с представлением о зависимости пластичности полиморфизма от генетического фона [Сергиевский, Захаров, 1981; Захаров, Сергиевский, 1985; Сергиевский, 1985].

Такой подход не вскрывает конкретных причин возникновения наблюдаемой изменчивости. Однако он дает основу, от которой следует отталкиваться при дальнейшем накоплении фактов, способных помочь пониманию конкретных механизмов поддержания генетической изменчивости, каковой является наблюдаемая фенотипическая изменчивость *H. axyridis*.

Заключение

Рассмотренные в настоящей работе данные по полиморфизму *H. axyridis* по аналогии с таковым другого вида коровок *A. bipunctata* в значительной мере согласуются с представлениями о полифункциональности и пластичности полиморфизма. Как показывает анализ, у этого вида существует тесная связь между названными свойствами полиморфизма и некоторыми его конкретными характеристиками (фенотипическим разнообразием, пространственной динамикой частот фенотипов и др.). Есть основания полагать, что пластичность полиморфизма связана с возрастом популяций.

Широкая экологическая пластичность *H. axyridis*, несомненно, тесно взаимосвязана со значительным фенотипическим (=генетическим) полиморфизмом, присущим благодаря свойствам полифункциональности и пластичности последнего.

ЛИТЕРАТУРА

Воронин К. Е. Биология хищника тлей хармонии (*Leis axyridis* Pall.)//Вредные насекомые лесов Дальнего Востока. Владивосток, 1966. С. 177—185.

Воронцов Н. Н., Блехман А. В. Фено- и геногеография окраски надкрылий в популяциях восточноазиатской коровки *Harmonia* (=Leis) *axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae)//Докл. АН СССР. 1986.

Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам//Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—44.

Животовский Л. А. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях//Итоги науки и техники/ВИНИТИ АН СССР. Общая генетика. 1983. Т. 8. С. 76—104.

Захаров И. А., Сергиевский С. О. Генетический полиморфизм божьих коровок *Adalia* группы «*bipunctata*»//Фенетика популяций. Материалы III Всесоюз. совещ.: Тез. докл. М., 1985. С. 112.

Косан А., Тан К. Генетические проблемы *Harmonia axyridis* Pall.//Идэн, Heredity. 1983. Vol. 37. № 3. P. 48—53. Яп. яз.

Мюллер П., Нойман П., Шторм Р. Таблицы по математической статистике. М.: Финансы и статистика, 1982. 278 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 368 с.

Сергиевский С. О., Захаров И. А. Экологическая генетика популяций *Adalia bipunctata* (L.). Концепция «жесткого» и «гибкого» полиморфизма.//Исследования по генетике. Л., 1981. Вып. 9. С. 112—129.

Сергиевский С. О., Бергер В. Я. Физиологические различия основных фенотипов окраски раковины брюхоногого моллюска *Littorina obtusata*//Биол. моря. 1984. № 2. С. 36—44.

Сергиевский С. О. Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма (на примере популяционного меланизма двухточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.))//Журн. общ. биол. 1985. Т. 46, № 4. С. 491—502.

Шварц С. С., Гурвич Э. Д., Ищенко В. Г., Сосин В. Ф. Функциональное единство популяций.//Журн. общ. биол. 1972. Т. 33, № 1. С. 3—14.

Vantock C. R. Experimental evidence of non-visual selection in *Cepaea nemoralis*//Heredity. 1974. Vol. 33, № 3. P. 409—412.

Benham V. R., Lonsdale R., Muggleton J. Is polymorphism in two-spot ladybird an example of non-industrial melanism?//Nature. 1974. Vol. 249, № 5453. P. 179—180.

Dobzhansky Th. Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* Pall. in ihren Wechselbeziehungen//Biol. Zentr.—Bl. 1924. Bd 44, H. 7. S. 401—421.

Dobzhansky Th. Geographical variation in ladybird//Amer. Natur. 1933. Vol. 67, № 709. P. 97—126.

Hosino Y. Genetical studies on the pattern types on the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* Pall.//J. Genet. 1940. Vol. 40. P. 215—225.

Komai T., Chino M., Hosino Y. Contribution to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia*. 1. Geographic and temporal variations in the relative frequencies of the elytral pattern types and in the frequency of elytral ridges//Genetics. 1950. Vol. 35, № 4. P. 589—601.

Komai T., Hosino Y. Contribution to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia*. 2. Microgeographic variations//Genetics. 1951. Vol. 36, № 4. P. 382—390.

Komai T. Genetics of lady-beetles//Adv. Genet. 1956. Vol. 8. P. 155—188.

Komai T., Chino M. Observations on geographic and temporal variations in the lady-beetle *Harmonia*, 1. Elytral patterns//Proc. Japan. Acad. 1969. Vol. 45. P. 284—288.

Sokal R., Sneath P. Principles of numerical taxonomy. San Francisco; Freeman, 1963. 359 p.

Tan C. C., Li J. C. Inheritance of the elytral color patterns of the lady-bird beetle *Harmonia axyridis*//*Amer. Natur.* 1934. Vol. 68. P. 252—260.

Tan C. C. Mosaic dominance in the inheritance of colour patterns in the ladybird beetle, *Harmonia axyridis*//*Genetics.* 1946. Vol. 31. № 1. P. 195—210.

Tan C. C. Seasonal variation of colour patterns in *Harmonia axyridis*//*Proc. 8th Int. Congr. Genet.* 1949. P. 669.

Wolda H. The effects of temperature on reproduction in some morphs of the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.)//*Evolution.* 1967. Vol. 21, № 1. P. 117—129.