

Я. Я. ЛУС

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ
ADALIA BIPUNCTATA L.

ГЕТЕРОЗИГОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ПО ЛЕТАЛЯМ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 6 III 1947)

Божьи коровки (сем. *Coccinellidae*, *Coleoptera*) привлекали внимание исследователей эволюционистов и генетиков, главным образом, из-за высокой изменчивости их окраски и рисунка. В частности, много работ посвящено изучению изменчивости (1, 8, 14–15, 16, 19–20, 21, 23–24, 25) и наследственности (5, 6, 9, 11–12, 13, 17, 18, 22) окраски у распространенных видов рода *Adalia* — *Adalia bipunctata* L., *A. decempunctata* L., *A. frigida* Schneid., *A. conglomerata* L., *A. annectans* Crotch.

Однако более близкое знакомство с объектами показало, что *Adalia bipunctata* и родственные ей виды представляют интерес для биолога-эволюциониста не только из-за окраски, но и по некоторым другим биологическим, физиологическим и генетическим особенностям.

Еще в нашем сообщении (5) было обращено внимание на сильное депрессивное влияние инбридинга у *Adalia bipunctata*, сказывающегося в резкой форме, уже начиная с первого родственного спаривания. В дальнейшем мы имели возможность неоднократно убедиться в трудности, а иногда и невозможности ведения культур этим методом ввиду низкой вылупляемости личинок из яиц, большой гибели личинок при выкормке и увеличения бесплодия инбредных жуков.

В связи с подмеченным фактом мы стали, начиная с 1937 г., вести систематический учет вылупления личинок из яиц. В каждой индивидуальной культуре, отдельно по каждой кладке, подсчитывалось под простой или бинокулярной лупой число отложенных яиц, число вылупившихся из них живых личинок, число яиц почерневших, но не давших вылупления, и число желтых, не вылупившихся яиц. Это дало возможность более точно выявить распространение одной категории леталей — эмбриональных.

На рис. 1 представлены результаты подсчета вылупляемости из яиц живых личинок в индивидуальных культурах при неродственных и тесно родственных (брат × сестра) спариваниях для двух групп скрещиваний. В первую объединены данные по популяциям Средней Азии (подвид *turanica*) — гг. Фрунзе, Ташкента, Андижана и Желалабада — преимущественно внутривидовые скрещивания. Вторую группу составляют скрещивания подвидов: *bipunctata* (Ленинград, Москва), *turanica* (Жаланаш в Юго-Восточном Казахстане, Фрунзе, Пржевальск) и *fasciata* (Монголия) в различных их сочетаниях и генерациях. Учтены только те культуры, в которых

было проконтролировано не менее 50 яиц, чаще всего — свыше 100. Данные относятся исключительно к культурам с нормальным половым соотношением. Кроме 6 случаев для первой группы и 8 для второй, все родственные спаривания являются однократным (первым) инбридингом. К неродственным отнесены также спаривания особей, непосредственно взятых из природы.

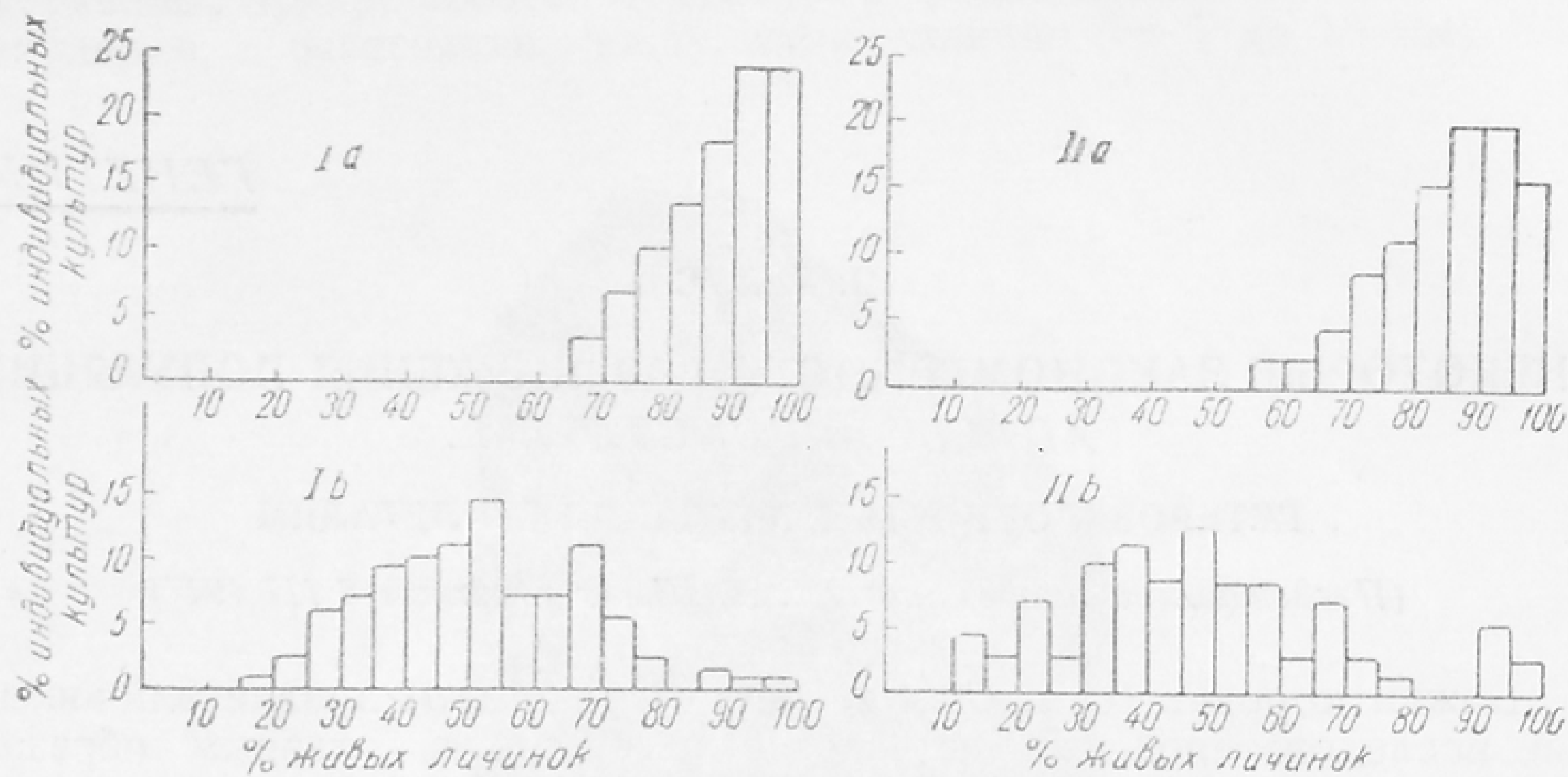


Рис. 1. Вылупление личинок в нормальных бисексуальных семьях *Adalia bipunctata*. I — популяция Ср. Азии (*turanica*): а — неродственные спаривания ($n = 88$), б — родственные спаривания (брат \times сестра, $n = 127$), II — гибридная популяция (*bipunctata* — *turanica* — *fasciata*): а — неродственные спаривания ($n = 45$), б — родственные спаривания (брат \times сестра, $n = 70$)

Здесь необходимо пояснить, что вид *Adalia bipunctata* нами понимается иначе, чем это принято в coleopterологической литературе. Близкие виды систематиков: *A. frigida* Schneider, *A. bipunctata* L., *A. fasciata* Fald. и *A. revelierei* Muls., для которых принимаются в значительных размерах совпадающие ареалы, мы рассматриваем в качестве географически замещающих друг друга (викарирующих) подвидов. Высоко специфичную, крайне полиморфную популяцию адалий Средней Азии мы выделяем в самостоятельный подвид *turanica* и объединяем все 5 подвидов в один политипический вид, за которым сохраняем наименование *A. bipunctata* L.

Как видно из диаграммы, распределение индивидуальных культур по вылупляемости личинок при неродственных и тесно родственных спариваниях резко различается, и различие носит один и тот же характер в обеих группах скрещиваний. Уже при первом инбридинге имеет место резкое снижение процента живых личинок в огромном большинстве культур, и лишь единичные спаривания дают хорошее вылупление (75—100%)

Часть яиц, не дающих вылупления, чернеет: развитие эмбриона в них идет до самых последних стадий — появляется пигмент, видны сегментация тела и красные глаза, но личинка гибнет до вылупления. Наличие таких почерневших яиц (до 70% на культуру) чрезвычайно характерно для большинства инбредных культур; при неродственных спариваниях они или отсутствуют или их очень немного (менее 15%).

Другая часть невылупившихся яиц остаются желтыми. В инбредных культурах большинство из них, несомненно, было оплодотворено и прошло известное развитие, как об этом можно судить по наличности и опаловому цвету яиц, к моменту вылупления кладки. Неоплодотворенные яйца к этому времени обычно уже несколько сморщены и сохраняют более яркую желтую окраску.

У нас нет точных данных о вылупляемости яиц при внутривидовых скрещиваниях по другим изученным популяциям *Adalia bipunctata*: ленинградской, московской, жаланашской, монгольской. Однако подсчеты для единичных культур и отдельные наблюдения при неродственных и родственных спариваниях по разным популяциям и годам выкормки дают нам право утверждать, что во всех популяциях мы имеем одну и ту же картину. Об этом говорят и приведенные данные межпопуляционных скрещиваний.

Если попытаться произвести самый приближенный грубый расчет числа легалей на основании данных о вылупляемости яиц в индивидуальных культурах при инбридинге, то выясняется, что практически каждая особь в природной популяции *Adalia bipunctata* несет 1, 2, 3 или более рецессивные летали, которые при инбридинге переходят в гомозиготное состояние и вызывают смерть эмбриона еще на стадии яйца. Так как случайно выделенная из какой-либо популяции парочка относительно не часто дает в потомстве выщепление летальных комбинаций, то концентрация каждой отдельной летали в популяции не должна быть особенно высокой, следовательно, эмбриональные летали должны быть разнообразными, что и видно по расщеплению при инбридинге.

Последний вывод находит подтверждение также в разнообразном характере проявления легалей по времени их действия. Из факта сходного распределения культур по вылупляемости личинок при внутривидовых и при межпопуляционных скрещиваниях можно заключить, что отдаленные подвидовые популяции имеют много общих легалей.

Кроме яйцевых леталей, при инбридинге вскрываются и другие категории легалей и полулеталей, проявляющих свое действие на более поздних стадиях развития — в особенности личиночной. В инбредных культурах, как правило, часть личинок отстает в развитии и погибает, несмотря на самый тщательный уход за ними. Картина гибели сильно варьирует по разным культурам. Обычно личинки гибнут при линьках.

При массовой выкормке культур много личинок, как при родственном, так и неродственном разведении, понятно, погибает от разных случайных причин, связанных с несовершенной техникой выкормки. Благодаря каннибализму, даже при кратковременном отсутствии корма (тлей) в банке, одни личинки подгрызают других, что вызывает увеличенные отходы, в особенности при большой плотности личинок в банке. Условия влажности, качество корма, бактериальные заболевания — все это имеет важное значение в определении отхода. Но при одинаковых условиях ведения культур, в одни и те же сезоны, в лучшие для выкормки годы, было получено взрослых жуков в среднем на одну индивидуальную культуру в процентах от числа яиц в кладках: а) при неродственных спариваниях $31,1 \pm 0,88\%$ ($n = 183$) по группе семей с нормальным половым соотношением и $40,2 \pm 0,81\%$ ($n = 293$) по группе „бессамцовых“ семей; б) при умеренном и слабом инбридинге $29,75 \pm 1,06\%$ ($n = 161$), в) при однократном тесном инбридинге (брат \times сестра) $12,23 \pm 0,53\%$ ($n = 240$) и д) при двух- и более кратном инбридинге $8,15 \pm 0,80\%$ ($n = 55$).

Таким образом, мы должны констатировать высокую насыщенность популяций *Adalia bipunctata* различными рецессивными летальными, повидимому, более высокую, чем у хорошо изученных в этом отношении видов *Drosophila* (2, 3, 10). Имеющийся в нашем распоряжении более ограниченный экспериментальный материал по двум родственным видам — *A. decempunctata* L. и *A. tetraspilota* Hope — показывает, что эта особенность свойственна также и им.

Столь высокая концентрация леталей в популяциях *Adalia bipun-*

ctata едва ли может быть объяснена одним мутационным давлением, даже в сочетании с действием генетико-автоматических процессов (drift). Надо полагать, что гетерозиготность поддерживается естественным отбором из-за создающегося при этом внутривидового гетерозиса. Положительное значение должно иметь также то обстоятельство, что высокая гетерозиготность наследственной основы позволяет быстро перестраивать норму реагирования популяций при меняющихся условиях среды (4, 7).

Adalia bipunctata полигамна. При благоприятных условиях (кормовых, температурных) в течение суток самец вступает в копуляцию несколько раз и с различными самками. Сами жуки весьма подвижны, а сезон половой деятельности у них достаточно длительный (несколько месяцев). Все это создает благоприятные условия для широкой панмиксии, и уже этим в известной мере поддерживается гетерозиготность. С другой стороны, число поколений (1—2—3 за сезон) у *A. bipunctata* во много раз меньше, чем у дрозофилы, и поэтому возможности быстрого увеличения численности популяций у нее более ограничены. Следовательно, снижается и значение генетико-автоматических процессов (drift).

Однако резкие сезонные колебания численности имеют место и у нашего вида — сильные сжатия при зимовках, в особенности в более суровых климатических зонах (на севере, в горах), восстановление и расцвет популяций весной, летом и осенью. При вынужденном узкоколониальном образе жизни, который нередко вызывается сложившимися условиями среды, восстановление сократившихся популяций должно сопровождаться повышением родственного спаривания, что, в свою очередь, будет задерживать рост популяций в силу отмеченных особенностей вредного влияния инбридинга. Последний, однако, ограничивается наличием в таких популяциях „бессамцовых“ линий самок. Анализу последнего явления будет посвящено другое сообщение.

Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
6 III 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Ф. Б. Шмальгаузен, Русск. энтом. обзор, 18, 201 (1924).² Н. П. Дубинин, Зоол. журн., 25, № 3, 201 (1946).³ Н. П. Дубинин, Зоол. журн., 25, № 6, 495 (1946).⁴ М. М. Камшилов, Докторск. диссерт., 1946.⁵ Я. Я. Лус, Изв. Бюро по генетике, № 6, 89 (1928).⁶ Я. Я. Лус, Тр. лаб. генетики, № 9, 135 (1932).⁷ И. И. Шмальгаузен, Факторы эволюции, Изд. АН СССР, 1946.⁸ Г. Якобсон, Тр. Русск. энтом. об-ва, 34, VI—XII (1900).⁹ A. F. Burgess, U. S. D. A., Div. Ent. Bull., 17, 59 (1898).¹⁰ N. P. Dubinin, Genetics, 31, 21 (1946).¹¹ A. Fiori, Boll. Lab. Zool. Gener. e Agrario del R. Ist. Super. Agr. di Portici, 22, 285 (1928).¹² O. A. M. Hawkes, Proc. Zool. Soc. London, 475 (1920).¹³ O. A. M. Hawkes, Ent. Month. Mag., 63, 203, 262 (1927).¹⁴ R. H. Johnson, Carn. Inst. Wash. Publ., No. 122 (1910).¹⁵ O. Meissner, Z. wiss. Insect. Biol., 3, 12, 39, 309, 334, 369 (1907—8).¹⁶ O. Meissner, Z. wiss. Insect. Biol., 5, 231 (1909).¹⁷ M. A. Palmer, Ann. Ent. Soc. Am., 4, 283 (1911).¹⁸ M. A. Palmer, Ann. Ent. Soc. Am., 10, 289 (1917).¹⁹ G. Reineck, Arch. Naturgesch., 83, A, 43 (1917).²⁰ A. Reichert, Ent. Jahrb., 179 (1904).²¹ Chr. Schröder, Allg. Z. Ent., 6, 355, 371 (1901—1902); 7, 5; 37, 65 (1902).²² Chr. Schröder, Z. wiss. Insektenbiologie, 5, 132 (1909).²³ N. W. Timofeeff-Ressovsky, Biol. Zbl., 60, 130 (1940).²⁴ O. Vogt, Z. ges. Neurologie u. Psychiatrie, 101, 805 (1926).²⁵ S. R. Zarakin, Z. Morph. u. Ökologie, 17, 719 (1930).