

Н.Н. ВОРОНЦОВ, А.В. БЛЕХМАН

ФЕНОГЕОГРАФИЯ И ГЕНОГЕОГРАФИЯ ОКРАСКИ НАДКРЫЛИЙ
В ПОПУЛЯЦИЯХ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ КОРОВКИ *HARMONIA (=LEIS)*
ACHYRIDIS PALL. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

(Представлено академиком А.В. Ивановым 25 VI 1985)

Изменчивость окраски надкрылий (элитр) у "божьих коровок" (*Coccinellidae*) давно привлекает внимание эволюционистов. Уже ранними исследованиями установлен менделевский характер наследования окраски элитр у некоторых видов кокциnellид [1]. Изучение феногеографии широко полиморфного вида *Harmonia achyridis* начато Ф.Г. Добржанским [2-4]. Описанная им на относительно ограниченном материале географическая изменчивость окраски элитр этого вида стала классическим примером полиморфизма природных популяций широко распространенного вида, вошедшим во многие сводки и руководства [5, 6]. Однако, в отличие от *Adalia bipunctata*, генетика окраски элитр у *H. achyridis* длительное время оставалась неизученной. В работах Ф.Г. Добржанского на основе чисто морфологического анализа в целом были верно выделены классы окраски. Однако проведение генетических экспериментов в Китае и Японии [7, 8] показало, что в его работах [2-4] ошибочно отнесены к разным аллельным классам фенотипы *succinea*, *frigida* и *19-signata*, а фенотипы *conspicua* и *spectabilis* слиты в единый аллельный класс. Последующие оригинальные работы по фено- и геногеографии *H. achyridis*, основанные уже на генетически проверенном подразделении фенотипов, касались в основном Японских островов [9]; по территории СССР опубликованы лишь предварительные данные [10].

В 1974-1983 гг. нами собран материал по данному виду из 14 точек ареала, содержащий 15 682 экз. Из некоторых точек имеется несколько одновременных сборов. Всего нами получено 35 выборок. Весь материал сохранен в виде монтированных коллекций. Используются также коллекции Зоологического института АН СССР по тем районам, откуда у нас не было материала (2 выборки, 98 экз.).

Окраска элитр *H. achyridis* определяется серией множественных аллелей, характер доминирования в которой достаточно хорошо изучен и соответствует принципу "мозаичного доминирования", при котором в фенотипе гетерозиготы светлые зоны проявляются лишь там, где они были бы таковыми у обоих гомозиготных родителей одновременно (т.е. каждая аллель обуславливает обязательное проявление в гетерозиготе соответствующей ей темной зоне) [7]. Таким образом, здесь мы имеем дело со своеобразным случаем кодоминирования. Наиболее часто встречающиеся 4 аллели серии — *conspicua* (h^C), *spectabilis* (h^S), *achyridis* (h^X) и *succinea* (h) — можно расположить в формальный ряд от доминантности к рецессивности в соответствии с уменьшением площади темной зоны (рис. 1). Кроме того, известны редкие аллели: *transversifasciata* (h^T), *aulica* (h^A) и др. Фенотип *succinea* (включая *frigida* и *19-signata*), имеющий на светлом (желтом или оранжевом) фоне от 0 до 19 черных точек, обнаруживается лишь у гомозигот по соответствующей аллели (hh). Это позволяет, используя формулу Харди-Вайнберга, рассчитать ожидаемую частоту рецессивной аллели *succinea* и изучить не только феногеографию этого признака, но и геногеографию аллели h (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Географическая изменчивость частот фенотипов и аллели (h) у *Haemaphysa axyroidis*

Район, точка, год сбора	n	Частоты фенотипов, %					Частота аллели succinea, %
		succinea	axyroidis	spectabilis	conspicua	другие	
Новосибирск (1983)	643	0,16	99,84	—	—	—	4,0
Алтайские горы* (до 1932)	4013	—	100,0	—	—	—	—
Алтай, Горно-Алтайск (1983)	286	—	99,65	—	—	0,35	—
Алтай, Большой Яломан (1983)	36	—	100,0	—	—	—	—
Красноярский край* (до 1922)	111	0,90	99,10	—	—	—	9,5
р. Лена, Усть-Кут** (1926)	21	4,80	96,20	—	—	—	21,90
р. Лена, Верхоленск** (1912–1917)	77	19,50	80,50	—	—	—	44,16
Юго-запад Байкала, Листвянка (1982, 1983)	419	10,50	89,02	—	—	0,47	32,40
Юго-восток Байкала, Байкальск (1983)	185	47,57	49,37	—	0,54	4,86	68,97
Приамурье* (до 1922)	41	100,0	—	—	—	—	—
Амурская обл., Широкий (1983)	4286	86,94	0,21	5,86	6,97	0,02	93,24
Амурская обл., Архара (1983)	1753	90,64	—	4,68	4,56	0,12	95,20
Хабаровск** (1910)	171	93,60	—	1,70	4,70	—	96,75
Хабаровск* (до 1932)	597	75,40	0,20	13,40	10,70	0,3	86,83
Сихотэ-Алиньский заповедник (1982)	2942	91,22	—	4,35	4,42	—	95,51
Уссурийский заповедник (1974, 1981)	990	91,22	—	3,44	5,15	0,2	95,51
Ю. Приморье, Надеждинское (1982)	64	85,94	—	6,25	7,82	—	92,70
Ю. Приморье, бухта Емор (1975)	202	93,56	—	3,47	2,97	—	96,73
Владивосток* (до 1932)	765	85,60	0,80	6,00	6,80	0,80	92,52
Владивосток (1976–1980)	2303	89,01	—	5,95	5,03	—	94,34
Ю. Приморье, о-в Попова (1974, 1975, 1980)	720	88,19	—	6,94	4,72	0,14	93,91
Заповедник "Кедровая падь" (1975, 1976)	853	93,11	—	3,26	3,39	0,24	96,49

* По [2, 3].

** Выборки из коллекции Зоологического института АН СССР.

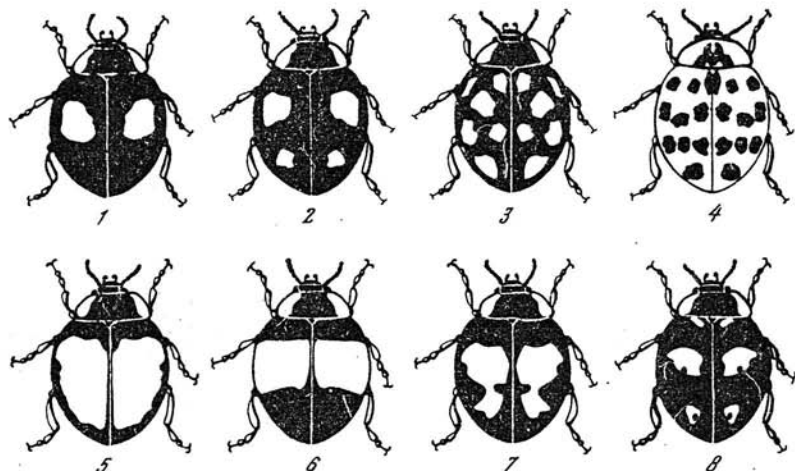


Рис. 1. Генетически обусловленная изменчивость окраски надкрылий у *H. axyridis*. 1-4 — обычные фенотипы; 5-8 — фенотипы, обусловленные проявлением редких аллелей. 1 — *conspicua*, 2 — *spectabilis*, 3 — *axyridis*, 4 — *succinea*, 5 — *aulica*, 6 — *transversifasciata*, 7 — *intermedia*, 8 — *tripunctata*

Как видно, частоты фенотипов и аллели h на большей части ареала меняются клинально. Однако в районе Байкала и по Цусимскому проливу проходят зоны резкого перепада анализируемых частот (*step cline zone*). Следует также учесть, что фенотипические классы могут быть генотипически разнородны. Так, фенотипический мономорфизм популяций Горно-Алтайска и Алтайских гор (100% *axyridis*) маскирует генетическую гетерогенность, поскольку фенотип *axyridis* имеют как гомозиготы $h^X h^X$, так и гетерозиготы $h^X h$. При малой частоте аллели h вероятность обнаружения в выборке гомозиготы hh резко снижается. Этот очевидный пример различия результатов, получаемых фено-и геногеографическими методами, говорит о том, каким осторожным нужно быть при интерпретации фенотипического мономорфизма как генотипического однообразия.

Форма *succinea* из крайне редкой на западе ареала становится обычной в Прибайкалье (10,5—19,5%), массовой на восточном берегу Байкала (18%) и преобладающей на континентальном Дальнем Востоке. В Японии ее встречаемость вновь снижается [9]. Противоположный характер носит смена частот формы *axyridis*. Формы *conspicua* и *spectabilis*, массовые в Японии, встречаются и в материковых популяциях Дальнего Востока, редки в Забайкалье и не отмечены к западу от Байкала. Формы *transversifasciata*, *aulica*, *tripunctata*, *forcifcula* образуют группу редких фенотипов. Частота их суммарной встречаемости, как правило, не достигает 0,5%. Резко отличается от всех остальных популяция Байкальская, где частота редких фенотипов достигает $4,86 \pm 1,58\%$. Интересно, что в этой популяции повышена частота не одной редкой формы, а двух: *aulica* и *transversifasciata*, что не позволяет принять гипотезу о повышении частоты мутаций за счет изоляции или дрейфа генов. Резкое повышение концентрации редких аллелей заставляет искать какие-то внешние мутагенные факторы, изменяющие спектр частот в данной популяции.

Хотя полученная нами на значительно большем материале картина феногеографии изменчивости данного вида принципиально не отличается от работ [2-4], однако вывод Ф.Г. Добржанского о мономорфизме популяции Приамурья, основанный на анализе малой выборки, не подтвердился: здесь отмечено не менее 5-6 аллелей.

Сравнивая частоты форм в разновременных выборках из одной популяции,

сделанных даже в один сезон, мы наблюдаем достоверные различия в частотах форм: так, во Владивостоке в районе Академгородка частота формы *succinea* 7–9 IX 1976 составляла $96,43 \pm 1,05\%$; 1–14 X 1976– $87,88 \pm 1,31\%$; 7–15 X 1976 – $97,68 \pm 0,69\%$, 16–23 X 1976 – $94,74 \pm 2,3\%$; 1 X 1979 – $75,63 \pm 2,06\%$; в октябре 1980 – $87,87 \pm 1,7\%$. Нам не удалось установить периодических отличий в частотах форм в осенних и весенних выборках из одной популяции у *H. axyridis*, подобных тем, какие отмечены для популяции *Adalia bipunctata* из Берлин-Буха [11]. Суммарное соотношение частот отдельных морф в 6 выборках из Владивостока за 1976–1980 гг. оказалось довольно близким к данным Ф.Г. Добржанского, основанным на анализе многолетних сборов, имевшихся в Зоологическом музее Академии наук в Петрограде к 1922 г. [2–4]. Некоторые отличия наших данных (табл. 1) от данных 60-летней давности по Владивостоку [2] могут объясняться тем, что частота редких фенотипов в коллекциях может быть завышена, так как редкая морфа чаще привлекает внимание энтомологов и потому имеет больше шансов попасть в коллекцию. Резкие временные пульсации частот, обнаруженные нами в выборках из популяции Владивостока, могут быть вызваны не дифференциальной смертностью генотипов, а различиями в активности жуков с разной окраской.

Удивительная по своему диапазону изменчивость окраски элитр у *H. axyridis* заслуживает специального изучения. Приуроченность черных морф *Adalia bipunctata* к зонам промышленного загрязнения [12–14] и обнаружение повышенной частоты редких аллелей у *H. axyridis* в одном из участков ее обитания говорят о том, что полиморфные виды кокциnellид могут оказаться интересным тест-объектом для изучения степени чистоты мест их обитания.

Мы признательны А.С. Баранову, М.Н. Воронцовой, Г.И. Галазю, А.Г. Гамбурцевой, А.А. и Л.К. Гинатулиным, Ю.А. Дарману, И.В. Картавцевой, Л.Д. Колосовой, В.П. Кораблеву, А.П. Крюкову, В.Н. Кузнецову, Н.С. Москвитиной, Л.В. Моториной, Н.В. Некипелову, Л. Оболкиной, Е.Н. Смирнову, В.И. Телегину, Л.И. Хлопковой, М.М. Шульгиной и Л.В. Якименко за содействие в выполнении этой работы и за сборы *H. axyridis* из разных частей ареала.

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова
Академии наук СССР, Москва

Поступило
9 VII 1985

ЛИТЕРАТУРА

1. Johnson R.H. – Wash. Carnegi. Inst. Publ., 1910, № 122, 104 p.
2. Dobzhansky Th. – Biol. Zbl., 1924, Bd. 44, H. 6, S. 401–421.
3. Dobzhansky Th. – Amer. Nat., 1933, vol. 67, № 709, p. 97–126.
4. Dobzhansky Th. Genetics and origin of species N.Y.: Columb. Univ. Press, 1937.
5. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. – Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.
6. De Lattin G. Grundriss der Zoogeographie. Jena, 1967. 602 S.
7. Tan C.C. – Genetics, 1946, vol. 31, № 2, p. 195–210.
8. Hosino Y. – J. Genet., 1940, vol. 40, p. 215–228.
9. Komai T. – Adv. in Genet., 1956, vol. 8, p. 155–188.
10. Воронцов Н.Н. В кн.: Чтения памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского, Ереван; Изд-во АН АрмССР, 1983, с. 200–236.
11. Timofeeff-Ressovsky N.W. – Biol. Zbl., 1940, Bd. 60, S. 130–137.
12. Лусис Я.Я. Latvian Entomologas, 1961, № 4, с. 3–29.
13. Creed E.R. – Evolution, 1971, vol. 25, p. 290–293.
14. Захаров И.А., Сергиевский С.О. – Генетика, 1978, т. 14, № 3, с. 281–284.