

© А. В. Блехман

Институт биологии развития
им. Н. К. Кольцова РАН,
Москва

✿ Изучен полиморфизм рисунка пронотума у *Harmonia axyridis*, впервые выделено 14 фенотипов этого признака. Исследована сопряженность его изменчивости с типом элитр. Впервые у кокцинеллид обнаружен половой диморфизм рисунка пронотума и проанализирован его характер. Показано, что географическая изменчивость рисунка пронотума подтверждает гипотезу о существовании двух подвидов у *Harmonia axyridis*.

✿ **Ключевые слова:** *Harmonia axyridis*, полиморфизм рисунка пронотума, половой диморфизм, географическая изменчивость

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РИСУНКА ПРОНОТУМА У БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *HARMONIA AXYRIDIS* PALLAS (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

ВВЕДЕНИЕ

Божья коровка *Harmonia axyridis* Pallas давно стала популярным объектом популяционно-генетических исследований. Пример географической изменчивости рисунка и окраски элитр этого вида уже стал классическим и вошел во многие учебники и монографии. В последние годы *H. axyridis* вновь привлекла к себе большое внимание в связи со своей инвазией и быстрым расселением с конца 80-х годов прошлого века в США, Канаде [13] и Западной Европе [10]. Характер географической изменчивости рисунка и окраски элитр [3, 12, 14] позволили предположить наличие у *H. axyridis* как минимум двух подвидов с ориентировочной границей между ними, проходящей по зоне байкальского разлома [4]. Однако для доказательства этого предположения и решения других задач анализа микроэволюции необходимо изучение изменчивости разных признаков, в том числе и с неизвестной пока генетической детерминацией. Полиморфизм такого легко наблюдаемого признака, как рисунок пронотума, никем не изучался после Добржанского (Dobrzansky) [11], который выделил 5 дискретных фенотипов этого признака и обнаружил его сильную корреляцию с рисунком элитр. Обнаруженная сопряженность создает некоторые сложности при использовании рисунка пронотума как самостоятельного признака в популяционных исследованиях. В то же время, величина коэффициента сопряженности, варьируя в разных выборках, может давать интересную информацию о гетерогенности популяций и их динамике [6]. Кроме того, многие популяции *H. axyridis* являются почти мономорфными по рисунку элитр, или имеют сходные частоты фенотипов этого признака. Также однородны по нему многие инвазивные популяции (И.А. Захаров, личное сообщение), для которых изучение изменчивости окраски пронотума может стать особенно информативным.

В данной работе впервые после Добржанского (Dobrzansky) [11] проведено детальное изучение внутривидовой изменчивости окраски пронотума у *H. axyridis*, проанализирован характер сопряженности этого признака с окраской элитр и с полом, а также его внутри- и межпопуляционная динамика.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили хранящиеся в коллекции ИБР РАН сборы, сделанные во время массового осеннего лета жуков на зимовку (или весеннего вылета после зимовки). В пос. Листвянка (1983 г.) и окрестностях Байкальска (1983 г.), коровок собирали в еще размножающихся колониях (табл. 1).

Рисунок окраски пронотума и пол изучали с помощью бинокля при 16–24-кратном увеличении. Статистический анализ данных, сведенных в таблицы сопряженности, проводили с помощью пакета Statistica 6.0. Здесь надо отметить, что использованный Добржанским (Dobrzansky) [11] коэффициент корреляции Пирсона (r) хорошо описывает сопряженность нормально распределенных количественных признаков. Частотное распределение фенотипов пронотума, как будет

Таблица 1

Описание выборок

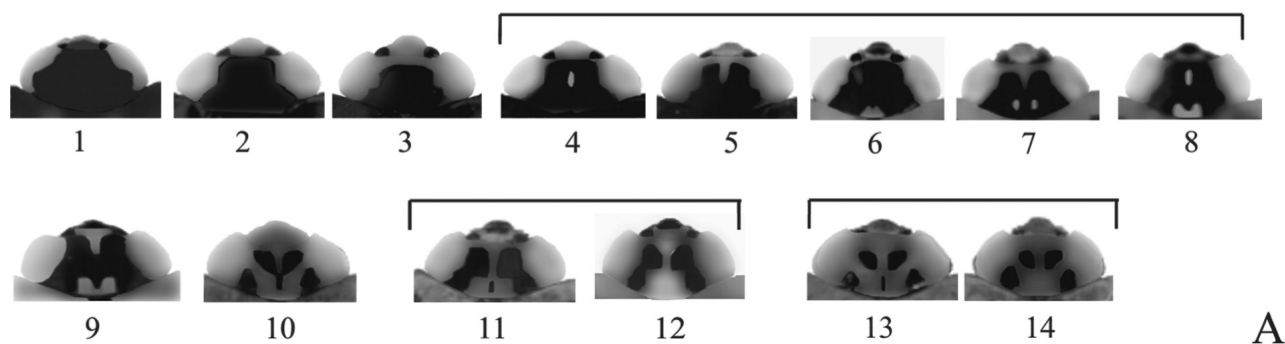
Локалитет	дата сбора	объем выборки	коллектор
Новосибирск, Академгородок	осень 1983	115	В. И. Телегин
	10, 15.10.1983	81	А. П. Крюков
Новосибирск, берег Обского моря	16.10.1983	449	А. П. Крюков
Новосибирск, Академгородок	26–30.09.2006	164	И. А. Захаров
Иркутск, Академгородок	осень 1998	216	Тимошкин
п. Листвянка	6–9.09.1960	72	А. Попова
	13–27.09.1983	244	А. В. Блехман
д. Байкал, исток р. Ангары	осень 1982	340	Оболкина
Байкальск (12 км на с-в, берег оз. Байкал)	2–10.09.1983	218	А. В. Блехман
с. Н. Цасучей (Ононский р-н Читинской обл.)	19.03.2006	60	В. П. Кораблев
п. Теплоозерск (Хабаровский край, Облученский р-н Еврейской АО, р. Бира)	29–30.09.1989	249	С. В. Баптиданов
заповедник «Бастак» (Хабаровский край, Еврейская АО)	октябрь 2000	83	М. Ф. Бисеров
	май 2001	58	М. Ф. Бисеров
Сихотэ-Алиньский заповедник, кордон «Усть-Серебряный»	18.10.1982	1789	Е. Н. Смирнов
с. Дубовый ключ (Приморский край, 30 км от Уссурийского зап-ка)	26.10.1981	841	В. Н. Кузнецов
Владивосток, 2-ая речка	13, 20.10.2003	204	А. В. Зименко
Владивосток, Ботанический сад	17.10.1995	3969	В. П. Кораблев
Владивосток, Академгородок	28.09.1995	1146	В. П. Кораблев
	4–10.10.2002	1725	В. П. Кораблев
	4.10.2003	408	В. П. Кораблев
	осень 2004	796	В. П. Кораблев
Владивосток, ст. Седанка	10–13.10.2002	130	В. П. Кораблев
	12.05.2003	118	В. П. Кораблев
	6, 7.10.2003	417	В. П. Кораблев
	11.10.2004	150	М. В. Цвирка
Владивосток, ст. Угольная	6–8.10.2003	113	В. П. Кораблев
б. Троица (Приморский край, Хасанский р-н, биостанция ТИБОХ)	6,7.10.2003	442	А. В. Зименко
Всего:		14597	

показано далее, не является нормальным. В то же время окраска элитр и, тем более, пол — качественные признаки, для анализа сопряженности которых из нескольких известных мер [1, 5] целесообразнее использовать меру V-Крамера, принимающую значения от 0 до 1 и оценивающую степень взаимосвязи изменчивости признаков по несимметричным таблицам сопряженности. Для корректного использования показателя V при его вычислении по всей массе данных жуки с редкими фенотипами элитр не учитывались, т. к. их частота слишком мала, а при оценке

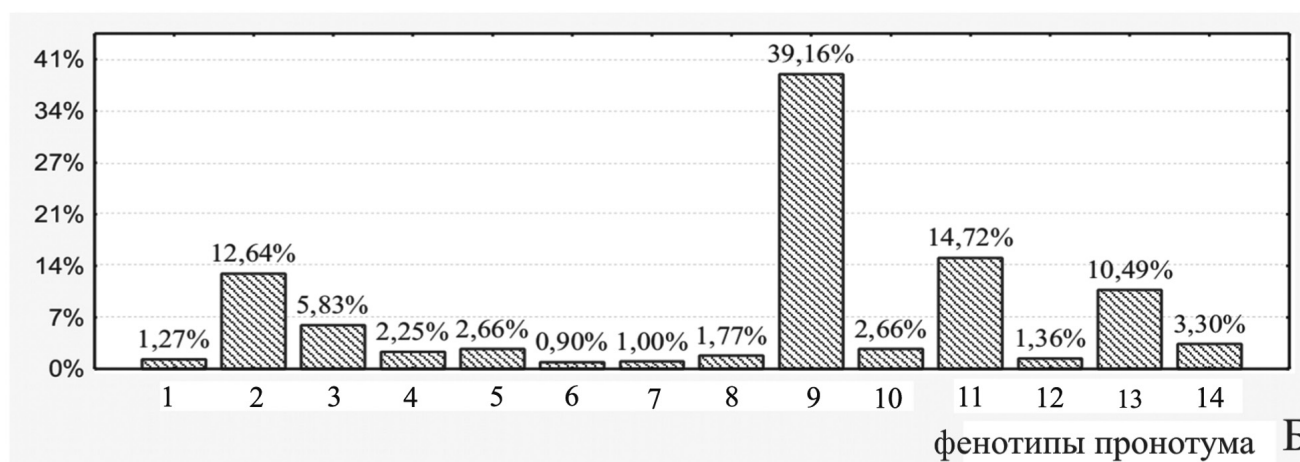
V-Крамера для каждой выборки редкие фенотипы пронотума (по этой же причине) были объединены, как показано на рисунке 1А.

Для более детального анализа изменчивости рисунка пронотума рассчитывали также показатели популяционного разнообразия: коэффициент μ , оценивающий общий уровень разнообразия, и h_{μ} , характеризующий его структуру [7].

Для классификации выборок проводился кластерный анализ по методу полной связи с использованием матрицы евклидовых расстояний.



А



Б фенотипы пронотума

Рис. 1. Внутривидовая изменчивость рисунка пронотума. А — обнаруженные фенотипы; 1–14 — их фиксированные обозначения; квадратными скобками обозначено объединение фенотипов, применявшееся при вычислении для каждой выборки коэффициента сопряженности рисунка пронотума с фенотипом элитр. Б — распределение частот фенотипов пронотума в исследованном материале; высота столбиков на гистограмме и значения над ними (здесь и далее) — доли фенотипов в %

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ рисунка пронотума позволил выделить 14 дискретных фенотипов, фотографии которых приведены на рисунке 1А. Пять из них (1, 2, 5, 9, 13) были обнаружены еще Добржанским (Dobrzansky) [11], остальные описаны нами впервые. Все фенотипы, расположенные на рисунке в порядке снижения степени меланизации четко отличаются друг от друга, хотя величина пятен, образующих рисунок, сильно варьирует. По степени меланизации и характеру распределения меланина на пронотуме можно выделить 3 большие группы фенотипов. Для типов 9–14 характерен рисунок, образованный четырьмя пятнами, симметрично расположенными относительно продольной оси пронотума, и одним пятном, находящимся в нижней части пронотума на оси симметрии. Величина центрального пятна варьирует вплоть до его постепенного исчезновения (12 и 14 типы). Остальные пятна могут увеличиваться вплоть до соединения друг с другом в двух направлениях: оба верхних

пятна соединяются с центральным пятном (10 тип), либо верхние пятна соединяются с нижними (11, 12 типы). У 13-го фенотипа все пятна изолированы друг от друга, а у 9-го — соединены и образуют М-образную фигуру. Группа фенотипов 4–8 характеризуется дальнейшим увеличением (от 8-го к 4-му) размеров всех пятен до их попарного слияния (либо верхних, либо нижних). Для 1–3 типов характерно наличие сплошной меланизированной зоны в центре пронотума и лишенные пигмента зоны, разного размера и формы, по его боковым краям. Различия между 2-м и 3-м, 11-м и 12-м, а также 13-м и 14-м типами в значительной степени количественные. Переходы между остальными фенотипами значительно более дискретны, особи с промежуточным характером рисунка практически не встречаются.

Частотное распределение типов рисунка пронотума по всей массе используемых данных представлены в виде гистограммы (рис. 1 Б), по которой хорошо видно, что распределение этого признака мультимодально. Самым массовым является 9-ый фенотип,

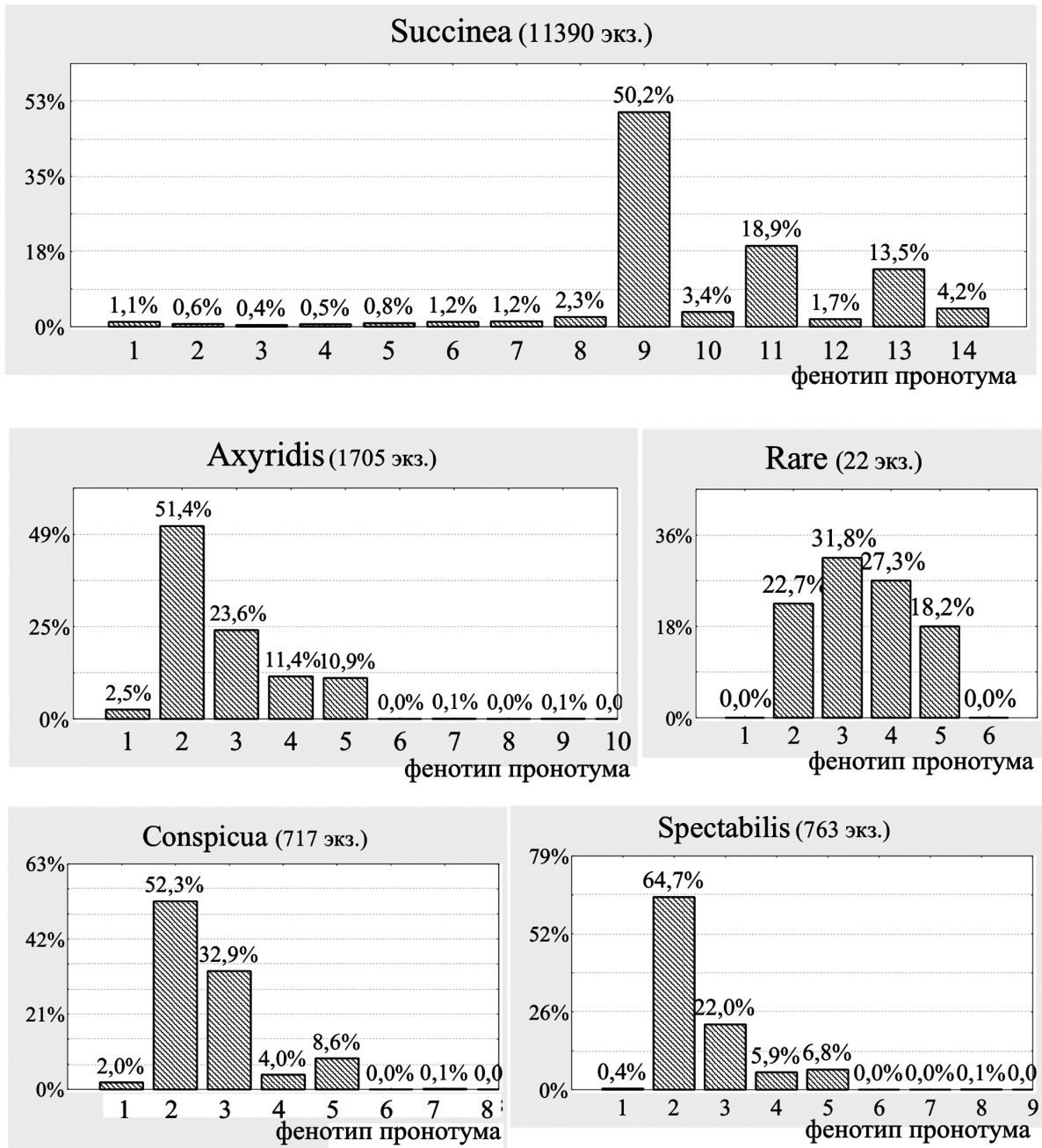


Рис. 2. Сопряженность изменчивости рисунка пронотума с фенотипом элитр. На гистограммах показано частотное распределение типов рисунка пронотума для каждого фенотипа элитр.

занимающий среднее место по уровню меланизации в общем ряду изменчивости (рис. 1А), со средней частотой встречаются менее меланизированные 11-й и 13-й и более меланизированные 2-й и 3-й фенотипы. Все остальные типы рисунков независимо от их степени меланизации являются редкими.

Сопряженность изменчивости рисунка пронотума с фенотипом элитр (*conspicua*, *spectabilis*, *axyridis*, *succinea*) по статистике χ^2 высокосignификантна — $p < 0,001$; V-Крамера = $0,5521 \pm 0,0047$. В то же время коэффи-

циент сопряженности только для меланистов (*axyridis*, *spectabilis*, *conspicua*) равен $0,1307 \pm 0,0127$, а для всей выборки, при объединении меланистов в один класс (2 категории фенотипа элитр: меланисты и *succinea*), — $0,9425 \pm 0,0081$ ($p < 0,001$ в обоих случаях). Различия в распределении частот фенотипов пронотума у жуков с разными фенотипами элитр хорошо видны на рисунке 2. Фенотипы 2-й и 3-й, наиболее типичные для всех меланистов, у *succinea* являются самыми редкими. Типы 4-ый и 5-ый достаточно обычны для всех меланистов,

а у *succinea* встречаются редко с общей частотой менее 1,5 %. Частоты фенотипов 6–8 в сумме достигают у *succinea* 4,7 %, а у меланистов они являются самыми редкими, причем тип 6 не встречается вовсе. Самый массовый у *succinea* 9-й фенотип у меланистов не обнаружен за исключением *axyridis*, среди которых присутствует единственная особь с пронотумом такого типа. Рисунки пронотума 10–14 не обнаружены у меланистов, а у *succinea* 11-й и 13-й являются обычными, 10-й, 12-й и 14-й — довольно редки. Таким образом, распределения фенотипов пронотума у меланистов являются несимметричными и одномодальными и резко отличаются от такового у жуков с элитрами *succinea*. Вычислены также показатели μ и h_p , в данном случае оценивающие степень и структуру разнообразия рисунка пронотума для каждого фенотипа элитр. Для жуков с элитрами *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 $0,38 \pm 0,02$, *gate* (редкие фенотипы) — $3,96 \pm 0,09$ и $0,01 \pm 0,02$, *succinea* — $7,90 \pm 0,07$ и $0,44 \pm 0,01$.

Сопряженность рисунка пронотума с полом также высокозначима $p < 0,001$; V-Крамера = 0,4509721. Распределения частот фенотипов рисунка пронотума среди особей разного пола и с разными фенотипами элитр представлены на рисунке 3. По нему видно, что у жуков *succinea* доля 9-го фенотипа уменьшается от 61,7 % (у самок) до 34,3 % (у самцов), частоты всех менее меланизированных фенотипов (10–14) увеличиваются от 47,5 % (у самок) до 62,4 % (у самцов). Наиболее меланизированные типы рисунка (с 1-го по 8-й), наоборот, у самок — *succinea* встречаются значимо чаще, чем у самцов; их суммарная частота соответственно уменьшается с 11,6 % до 3,3 %. У меланистов эта же тенденция выражена еще более отчетливо. Так, 3-й фенотип рисунка у самок встречается в 3–5 раз реже, чем 2-й, а у самцов чаще (*conspicua* и *axyridis*) или примерно с такой же частотой (*spectabilis*). Частоты 4-го и 5-го типов меняются еще больше, возрастая (в сумме) от 0,3–3,1 % — у самок до 30,7–46,7 % — у самцов.

Величины коэффициентов μ и h_p (рис.3), практически идентичны для разных полов у *succinea*, а у меланистов значения μ у самцов почти вдвое выше, чем у самок, при уменьшении h_p примерно в полтора раза. Для оценки уровня полового диморфизма у жуков с разными фенотипами элитр также были вычислены коэффициенты сопряженности рисунка пронотума с полом. У жуков с элитрами фенотипа *succinea* величина V-Крамера оказалась равной $0,43 \pm 0,01$, *conspicua* — $0,53 \pm 0,04$, *spectabilis* — $0,56 \pm 0,04$ и *axyridis* — $0,60 \pm 0,02$.

В то же время коэффициент сопряженности рисунка пронотума с фенотипом элитр для жуков разного пола практически идентичен и составляет $0,55 \pm 0,01$ — 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.

С целью исследования внутри- и межпопуляционной динамики изучаемого признака был проведен сравнительный анализ распределения типов рисунка пронотума в используемых выборках. Выборки 1983 г. из Новосибирска были объединены в связи с их однородностью ($p = 0,33$), а из пос. Листвянки и заповедника «Бастак» — в связи с их малыми объемами. Как будет показано позднее при обсуждении полового диморфизма деление выборок по полу в данном случае не целесообразно. Чтобы учесть высокую сопряженность изменчивости рисунка пронотума с фенотипом элитр сравнительный анализ частот фенотипов пронотума в выборках проводился среди меланистов (табл. 2) и жуков с элитрами фенотипа *succinea* (табл. 3) по отдельности. Некоторые результаты кластерного анализа, проведенного по этим данным, представлены на рисунке 4.

По повторным выборкам из Новосибирска и Владивостока мы попытались оценить наличие и направление темпоральной и микрогеографической изменчивости рисунка пронотума. Данные таблицы 2 показывают, что выборки из Новосибирска резко различаются между собой. В сборе 2006 года с частотой более 3% появляется 1-й фенотип пронотума, отсутствующий в сборах 1983 г., частота 2-го типа возрастает почти вдвое, а частоты 3-го–5-го — резко уменьшаются. В выборках из Владивостока изменения в частотах фенотипов пронотума у меланистов менее выражены. Кластерный анализ этих выборок показал, что их классификация не соответствует ни точке сбора, ни его дате. В то же время, изменчивость рисунка пронотума у жуков с элитрами *succinea* в выборках из Владивостока (табл. 3) имеет закономерности, выявляемые кластерным анализом. По дендрограмме (рис. 4 А) хорошо видно, что расстояния между выборками и их объединение в кластеры не зависят от точки сбора, но соответствуют датам сбора. При этом данные таблицы 3 показывают, что изменения частот фенотипов пронотума представляют собой разнонаправленные колебания.

Для анализа макрогеографической изменчивости повторные выборки из Новосибирска и Владивостока были объединены. Кластерный анализ меланистов не выявил каких-либо географических закономерностей. Однако выборки жуков с элитрами *succinea* (рис. 4 Б) объединяются строго в соответствии с их географическим положением, образуя два хорошо различающихся кластера. Один из них объединяет все выборки из популяций западной части ареала (от Иркутска до Н. Цасучея), а другой — восточной (от заповедника «Бастак» до бухты Троица). На дендрограмме хорошо видно, что западные популяции гораздо сильнее

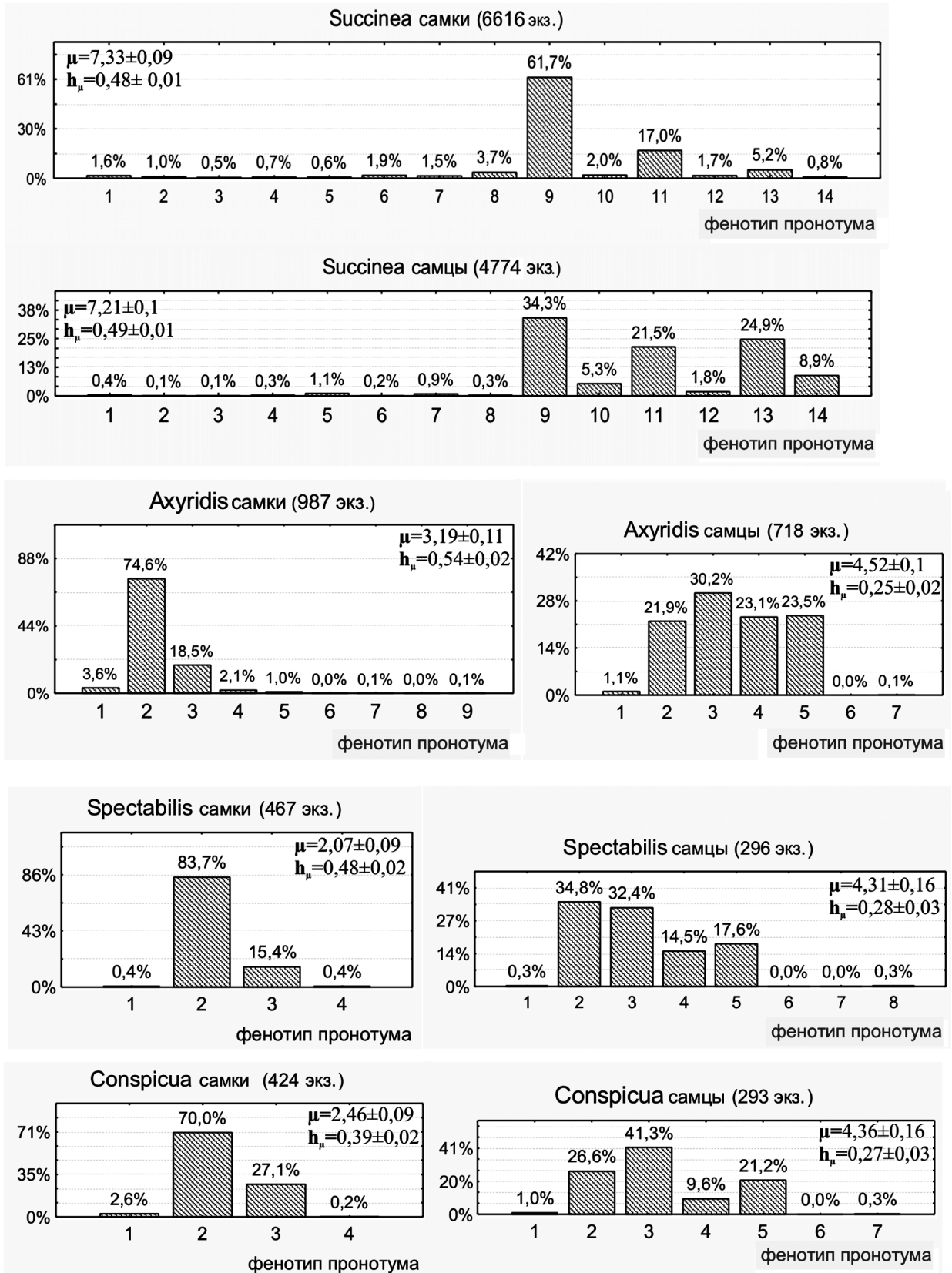


Рис. 3. Половой диморфизм рисунка пронотума. На гистограммах показано частотное распределение фенотипов пронотума у жуков разного пола и с разным фенотипом элитр; указаны также величины показателей μ и h_{μ} для каждой категории жуков

Таблица 2

Географическая и темпоральная изменчивость рисунка проноутума у меланистов

Локалитет, выборка	объем выборки	типы рисунков проноутума (частоты фенотипов в %)								
		1	2	3	4	5	7	8	9	
Новосибирск	осень 1983	644	47,20	28,73	10,87	13,20				
	сентябрь 2006	164	79,88	6,10	6,71	4,27				
	всего	808	53,84	24,13	10,02	11,39				
Иркутск		203	66,01	19,21	8,37	4,3	0,49			
д. Байкал		303	56,44	17,16	10,23	12,21				
пос. Листвянка		270	35,69	33,83	14,50	8,55	0,37		0,37	
Байкальск		109	50,93	12,96	15,74	13,89				
пос. Н. Цасучей		16	43,75	37,50	12,50	6,25				
заповедник «Бастак»		34	64,71	32,35		2,94				
Теллоозерск		38	39,47	42,11	2,63	15,79				
Сихотэ-Алиньский заповедник		153	75,82	16,34	1,96	3,27				
пос. Дубовый ключ		71	59,42	23,19	7,25	8,70		1,45		
Владивосток	ст. Угольная, 6–8.10.2003	15	66,67	13,33	13,33	6,67				
	ст. Седанка	10–13.10.2002	22		50,00	40,91			9,09	
		12.05.2003	14	7,69	53,85	38,46				
		6, 7.10.2003	58		58,62	34,48			6,90	
		11.10.2004	17		70,59	17,65	5,88			5,88
Академгородок		28.09.1995	170	0,59	60,59	27,65	4,71	6,47		
Ботанический сад, 17.10.1995		4–10.10.2002	215	1,86	69,30	20,93	3,26	4,65		
		4.10.2003	42		45,24	42,86	2,38	9,52		
		осень 2004	104		51,92	33,65	3,85	10,58		
2-я речка, 13, 20.10.2003		438	48,48	29,84	9,32	11,19				
		29	68,97	24,14		3,45				
		1124	56,28	28,64	5,66	8,26	0,09			
бухта Троица		70	68,57	22,86	2,86	5,71				

различаются между собой, чем восточные, образующие плотный кластер с небольшими внутренними дистанциями. При этом объединение выборок из Иркутска и Н. Цасучея безусловно случайно и определяется малым объемом выборки жуков с элитами *succinea* из Иркутска. Характер обнаруженных различий выявляется при анализе данных таблицы 3, которые показывают, что у жуков с элитами *succinea* частоты более меланизированных типов пронотума (с 1-го по 5-й) в выборках из западных популяций (кроме Н. Цасучея) довольно высоки, а в выборках из восточных популяций эти фенотипы редки и встречаются не везде. В то же время типы 10–14, обычные для восточных популяций, в западных не встречаются вовсе или присутствуют (11-й фенотип) в некоторых выборках с низкой частотой. Выборка из Н. Цасучея по частотам почти всех фенотипов пронотума занимает промежуточное положение.

Для всех выборок также были оценены коэффициенты популяционного разнообразия μ и h_{μ} (для меланистов и жуков с элитами *succinea* по отдельности), и коэффициент сопряженности (V-Крамера) рисунка пронотума с фенотипом элитр. Эти данные представлены в таблице 4, по которой видно, что у меланистов из д. Байкал, пос. Листвянка и Байкальска величины μ существенно превышают таковые в остальных выборках. У жуков с элитами фенотипа *succinea* максимальные значения μ и h_{μ} наблюдаются

в выборках из Байкальска, Н. Цасучея и Сихотэ-Алиньского заповедника. Популяционная изменчивость коэффициента сопряженности (V-Крамера) также закономерна. С одной стороны колебания его значений в выборках из Владивостока не превышают величин статистических ошибок, а с другой — его различия между выборками из разных популяций достаточно велики. При этом минимальные значения V-Крамера наблюдаются в выборках из пос. Листвянки, Байкальска и Н. Цасучея.

ОБСУЖДЕНИЕ

Внутривидовая изменчивость рисунка пронотума.

Описанный выше широкий спектр изменчивости рисунка пронотума у *H. axyridis* и характер распределения частот выделенных фенотипов вряд ли могут быть обусловлены только модификационной изменчивостью, как считают некоторые авторы [2]. Различия в рисунке между некоторыми типами (2–3, 11–12 и 13–14), являющиеся количественными, действительно можно трактовать как модификационные. Однако дискретный характер различий между большинством выделенных типов в сочетании с мультимодальным распределением их частот (рис. 1 Б) позволяет предполагать наличие генетической детерминации этого признака, хотя экспериментально его наследование

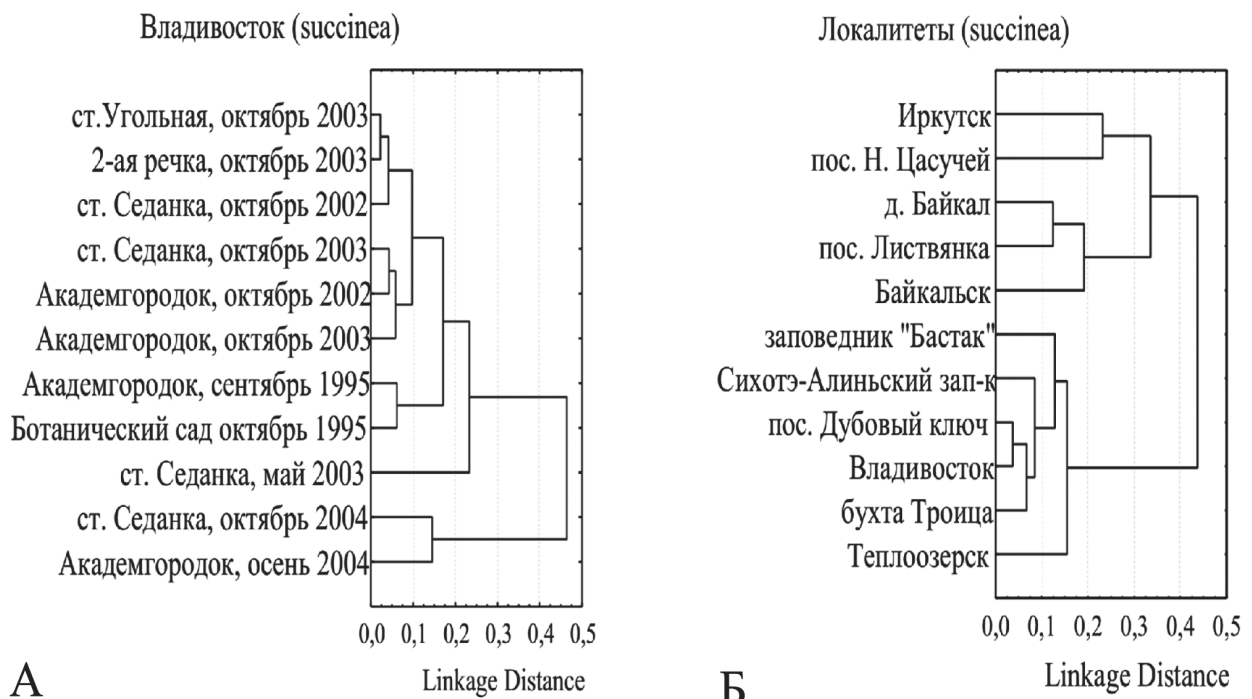


Рис. 4. Классификация выборок по частотам фенотипов пронотума у жуков с элитами *succinea*. А — выборки из Владивостока, Б — выборки из разных локалитетов

Таблица 3

Географическая и темпоральная изменчивость рисунка пронотума у жуков с элитрами фенотипа *succinea*

Локалитет, выборка	объем выборки	типы рисунка пронотума (частоты фенотипов в %)													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Иркутск	13	7,69	7,69	7,69	7,69		7,69	7,69		53,85					
д. Байкал	37	21,62	5,41	2,70	8,11	5,41	2,70	8,11	2,70	43,24					
пос. Листвянка	46	21,74	2,17	8,70	4,35	13,04	2,17	4,35	2,17	39,13	2,17				
Байкальск	109	19,27	4,59	3,67	12,84	15,60	1,83	8,26	1,83	28,44	3,67				
пос. Н. Цасучей	44	4,55	4,55	4,55	4,55	18,18	2,27	4,55		45,45	2,27	6,82		2,27	
заповедник «Бастак»	106						0,94		4,72	54,72	0,94	12,26	6,60	12,26	7,55
Теплоозерск	211		1,42	0,95	0,47		0,95	0,95	0,95	43,60	3,32	17,06	1,42	17,54	11,37
Сихотэ-Алиньский заповедник	1636	3,73	1,96	0,86	1,16	2,32	2,51	2,51	3,61	48,66	2,26	15,59	0,79	12,16	1,89
пос. Дубовый ключ	770	0,91	0,26	0,13	0,26	0,39	1,04	1,82	3,64	50,78	3,77	21,04	0,91	12,60	2,47
ст. Угольная, 6–8.10.2003	98		1,02						2,04	56,12	3,06	21,43	1,02	12,24	3,06
	10–13.10.2002	108			1,85					0,93	1,85	55,56	2,78	23,15	0,00
	12.05.2003	104		0,96		0,96			3,85	0,96	1,92	66,35	1,92	9,62	0,96
ст. Седанка	359							0,56	1,67	0,84	1,67	58,22	4,74	18,66	1,95
	6, 7.10.2003	133						0,75	2,26		3,01	27,82	3,01	28,57	0,75
Владивосток	11.10.2004	972			0,10						2,88	52,06	4,01	20,47	3,50
	17.09.1995	1507			0,53	0,66	0,33	0,80	0,73	2,06	2,92	57,80	2,06	16,72	1,59
	4–10.10.2002	366					0,27			1,09	1,09	62,57	2,73	17,76	0,82
4.10.2003	691				0,14	0,14			0,29	0,72	1,74	39,07	4,63	20,12	1,30
осень 2004	3531	0,11	0,20	0,23	0,11	0,11	0,57	0,08	1,22	47,92	4,39	21,44	2,27	15,75	5,61
Ботанический сад, 17.10.1995	175		0,57	0,57				1,14	0,57	1,14	56,00	1,71	21,71	1,14	12,00
2-я речка, 13, 20.10.2003	8044		0,17	0,29	0,19	0,21	0,22	0,90	0,77	1,90	50,92	3,72	20,03	2,01	13,94
всего	370	0,27	0,27				0,54	1,89	1,62	51,08	3,78	17,03	1,89	16,76	4,86
бухта Троица															

Таблица 4

Изменчивость показателей популяционного разнообразия и коэффициента сопряженности фенотипа элигн и рисунка проногума (V-Крамера)

Локалитет, выборка	меланисты				succinea				V-Крамера
	объем выборки	число морф	μ	h_{μ}	объем выборки	число морф	μ	h_{μ}	
Новосибирск	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	14	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
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
	10–13.10.2002	3	2,72±0,19	0,09±0,06	108	8	5,20±0,37	0,35±0,05	0,92±0,09
ст. Седанка	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	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	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	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-я 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

до сих пор не изучалось. В то же время, обнаруженная еще Добржанским (Dobrzansky) [11] корреляция рисунка пронотума с фенотипом элитр полностью подтверждается приведенными выше данными. Характер этой сопряженности определяется существенными различиями в изменчивости рисунка пронотума по всем показателям между жуками с элитрами фенотипа *succinea* и меланистами. Общая картина изменчивости рисунка пронотума и характер ее сопряженности с рисунком элитр, контролируемым серией множественных аллелей одного гена, позволяет выдвинуть гипотезу относительно наследования изучаемого признака. Если предположить, что оба признака контролируются одним геном с плейотропным эффектом, то каждому фенотипу элитр должен соответствовать определенный фенотип (или ряд фенотипов) рисунка пронотума. Однако у жуков с элитрами фенотипа *succinea* встречаются все типы рисунка пронотума. У меланистов же часть типов (10–14, рис. 2) не встречается вовсе. Такая ситуация вероятнее всего может объясняться тем, что признак окраски пронотума контролируется отдельным геном (возможно, мультиаллельным). Ген, определяющий окраску элитр, проявляя плейотропное действие, является его модификатором, в рецессивном состоянии (аллель *succinea* [14]) не проявляющим своего подавляющего действия. В то же время в спектре изменчивости рисунка пронотума четко выделяются 2 пары серий фенотипов, различающихся направлением увеличения размеров пятен. Первая пара — 9–8–6–2(3)–1 и 9–7–5–2(3)–1, и вторая — 9–10–13(14) и 9–11(12)–13(14) типы рисунков. Учитывая это, а также наличие количественной компоненты в различиях между некоторыми фенотипами пронотума, можно предположить, что разные аллели соответствующего гена определяют развитие не столько конкретного рисунка, сколько возможное направление увеличения размеров пятен и их слияния.

Анализ обнаруженного 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-й) выше, чем у самцов, а частоты менее меланизированных (с 10-го по 14-й) ниже. Качественных изменений в распределении изучаемого нами признака не наблюдается. Кроме того, коэффициенты сопряженности рисунка пронотума с фенотипом элитр практически одинаковы у разных полов. Все это означает, что половой диморфизм *H. axyridis* по рисунку пронотума имеет модификационный характер. Учитывая это, а также отсутствие четких закономерностей в изменчивости соотношения полов в природных популяциях [8], при изучении популяционной изменчивости рисунка пронотума делить выборки по полу не целесообразно.

но, так как различия между ними 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, а также величины μ и h_{μ}). Имеющиеся данные пока не позволяют обоснованно объяснить эти факты. Более подробное изучение полового диморфизма рисунка пронотума должно являться предметом отдельного исследования, выходящего за рамки данной статьи.

Популяционная динамика рисунка пронотума.

Результаты анализа частотного распределения типов рисунка пронотума в отдельных выборках показывают наличие достоверной популяционной динамики в изменчивости изучаемого признака. Частоты фенотипов пронотума в выборках из Владивостока говорят о том, что микрогеографическая изменчивость здесь невелика, т. е. популяция достаточно однородна. В то же время темпоральная изменчивость, обнаруженная для жуков с элитрами *succinea*, достоверна, но не имеет четкого направления, т. е. вероятнее всего является реакцией популяции на климатические колебания. Существенные изменения, обнаруженные в Новосибирске, могут иметь иное объяснение, однако двух выборок явно недостаточно для доказательных выводов.

Макрогеографическая изменчивость рисунка пронотума также наблюдается только у жуков с элитрами фенотипа *succinea*. Анализ частот фенотипов пронотума в выборках показывает существенные различия между западными и восточными популяциями, проявляющиеся, прежде всего, в увеличении долей относительно более меланизированных и уменьшении долей менее меланизированных фенотипов в западных популяциях. В то же время повышение коэффициентов популяционного разнообразия, обнаруженное и для меланистов, и для жуков с элитрами *succinea*, при одновременном значимом снижении степени сопряженности изменчивости рисунка пронотума и фенотипа элитр в выборках из Байкальска и Н. Цасучея, говорит о высокой генетической гетерогенности забайкальских популяций. В целом картина макрогеографической изменчивости рисунка пронотума подтверждает выдвинутое нами ранее [4] предположение о наличии у *H. axyridis* двух подвидов — восточного и западного. Высокая гетерогенность забайкальских популяций по рисунку пронотума в сочетании с картиной их изменчивости по рисунку элитр [9] может свидетельствовать о том, что в эволюционном прошлом западные и восточные популяции вида были изолированы друг от друга, а после восстановления целостности ареала между ними в Забайкалье образовалась зона гибридизации.

ОБСУЖДЕНИЕ

Описанная изменчивость рисунка пронотума у *H. axyridis* носит дискретный характер и имеет генетическую основу. Ген, определяющий рисунок элитр, оказывая плейотропное действие, по-видимому, участвует в развитии рисунка пронотума, но не является основным геном, контролирующим этот признак. Обнаруженные половые различия изменчивости рисунка пронотума являются количественными и имеют модификационную природу. Географическая изменчивость рисунка пронотума у жуков с элитрами *succinea* подтверждает гипотезу о существовании двух подвидов *H. axyridis* и позволяет предположить наличие зоны вторичной гибридизации между ними, локализация границ которой требует дополнительных исследований.

Хотелось бы также добавить, что дальнейшее изучение изменчивости рисунка пронотума может дать очень интересную информацию для решения различных микроэволюционных задач, в том числе связанных с определением источника инвазии интродуцированных популяций и изучения их динамики.

Автор выражает искреннюю признательность И. А. Захарову за внимательное прочтение рукописи статьи, высказанные замечания и рекомендации по ее подготовке к печати. Также автор благодарит всех коллег, собравших материал к этой работе.

Работа частично поддержана РФФИ и Программой Президиума РАН «Динамика генофондов».

Литература

1. Аптон Г. Анализ таблиц сопряженности / Аптон Г. — М.: Финансы и статистика, 1982. — 143 с.
2. Богданов Л. В. Внутривидовая изменчивость азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* Pall. в районе Владивостока / Богданов Л. В., Гагальский Н. Г. // Экология. — 1986. — № 2. — С. 56–62.
3. Воронцов Н. Н. Феногеография и геногеография окраски надкрылий в популяциях восточноазиатской коровки *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) / Воронцов Н. Н., Блехман А. В. // ДАН СССР. — 1986. — Т. 286, № 1. — С. 205–208.
4. Воронцов Н. Н. Ареал и внутривидовая структура божьей коровки *Harmonia axyridis* Pall, 1773 (Coleoptera, Coccinellidae) / Воронцов Н. Н., Блехман А. В. // Эволюция, экология, биоразнообразие: Материалы конференции памяти Н. Н. Воронцова. — М.: УНЦ ДО, 2001. — С. 134–149.
5. Гуц А. К. Математическая социология / Гуц А. К., Паутова Л. А., Фролова Ю. В. — Омск: Наследие. Диалог-Сибирь, 2003. — 192 с.
6. Животовский Л. А. Проблемы анализа комплекса признаков // Экологическая генетика и эволюция /

Ред. А. А. Жученко. — Кишинев: Штиинца, 1987. — С. 117–134.

7. Животовский Л. А. Популяционная биометрия / Животовский Л. А. — М.: Наука, 1991. — 272 с.
8. Захаров И. А. Популяционная генетика кокциnellид: старые и новые проблемы / Захаров И. А., Блехман А. В. // Эволюция, экология, биоразнообразие. Материалы конференции памяти Н. Н. Воронцова. — М.: УНЦ ДО, 2001. — С. 134–149.
9. Корсун О. В. Полиморфизм в природных популяциях божьей коровки *Harmonia axyridis* Pall. (Insecta: Coleoptera, Coccinellidae) Восточного Забайкалья / Корсун О. В. // Проблемы экологии и рационального использования природных ресурсов в Дальневосточном регионе: Материалы региональной научно-практической конференции, 21–23 декабря 2004 г. — Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2004. — Т. 1. — С. 195–199.
10. Adriaens T. The Multicoloured Asian Ladybird *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae), a threat for native aphid predators in Belgium? / Adriaens T., Branquart E., Maes D. // Belg. J. Zool. — 2003. — Vol. 133, N 2. — P. 201–202.
11. Dobrzansky Th. Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* // Biol. Zbl. — 1924. — Vol. 44, N 6. — P. 401–421.
12. Dobzhansky Th. The geographical variability of Coccinellidae // Amer. Natur. — 1933. — Vol. 67, N 709. — P. 97–126.
13. Koch R. L. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts // Journal of Insect Science. — 2003. — 3:32, -16 pp. // <http://www.insectscience.org/3.32/>
14. Komai T. Genetics of ladybeetles // Advances in genetics / ed. M. Demerec. — N. Y.: Acad. Press inc., 1956. — Vol. 8. — P. 155–188..

VARIABILITY OF PRONOTUM PATTERNS IN LADYBIRD BEETLE *HARMONIA AXYRIDIS* PALLAS (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE).

A. V. Blehman

✿ **SUMMARY:** The polymorphism of pronotum patterns in ladybird beetle *Harmonia axyridis* was studied, 14 phenotypes of this character were identified for the first time. The contingency of pronotum variability with elytral patterns were investigated. For the first time the sexual dimorphism for pronotum patterns was revealed, and its peculiarity was analyzed. The analysis of geographic variability of pronotum patterns confirms the hypothesis for existence of two subspecies in *H. axyridis*.

✿ **KEY WORDS:** *Harmonia axyridis*, polymorphism of pronotum patterns, sexual dimorphism, geographic variability