

- and selection intensity in selection for a quantitative characters in *Drosophila*. 3. Analysis of the lines. — Genet. Res., 1968, v. 12, p. 263—283.
36. Golubovsky M. D., Ivanov Y. N., Green M. M. Genetic instability in *Drosophila melanogaster*. Putative multiple insertion mutants at the singed bristle locus. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1977, v. 74, p. 2973—2975.
  37. Green M. M. The genetics of a mutable gene at the white locus of *Drosophila melanogaster*. — Genetics, 1967, v. 56, p. 467—482.
  38. Green M. M. Genetic instability in *Drosophila melanogaster*. De novo induction of putative insertions mutations. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1977, v. 74, p. 3490—3493.
  39. Haldane J. The estimations of viabilities. — J. Genet., 1956, v. 54, p. 294—300.
  40. Ives P. T. The importance of mutation rate genes in evolution. — Evolution, 1950, v. 4, p. 236—252.
  41. Johannsen W. Ueber Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena 1903. 68 S.
  42. Johannsen W. Elemente der exakten Erblchtheitslehre. Jena, 1909. 146 S.
  43. Kidwell M. G., Kidwell J. F., Nei M. A. A case of high rate of spontaneous mutation affecting viability in *Drosophila melanogaster*. — Genetics, 1973, v. 75, p. 133—153.
  44. Kidwell M. G., Kidwell J. F. Cytoplasm-chromosome interactions in *Drosophila melanogaster*. — Nature, 1975, v. 253, p. 755—756.
  45. Kidwell M. G., Kidwell J. F., Sved J. F. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: a syndrome of aberrant traits including mutation, sterility and male recombination. — Genetics, 1977, v. 86, p. 813—833.
  46. Mampell K. High mutation frequency in *Drosophila pseudoobscura*, race B. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1943, v. 29, p. 137—149.
  47. Mampell K. Analysis of a mutator. — Genetics, 1945, v. 30, p. 496—505.
  48. Nevers P., Saedler H. Transposable genetic elements as agents of gene instability and chromosomal rearrangements. — Nature, 1977, v. 268, p. 109—115.
  49. Rathie K. S., Barker J. S. Effectiveness of regular cycles of intermittent artificial selection for a quantitative character in *Drosophila melanogaster*. — Austr. J. Biol. Sci., 1968, v. 21, p. 1187—1213.
  50. Rhoades M. M. Effect of the Dt gene on the mutability of the allele in maize. — Genetics, v. 23, p. 377—397.
  51. Robertson F. W., Reeve E. Studies in quantitative inheritance. I. The effects of selection of wing and thorax length in *Drosophila melanogaster*. — J. Genet., 1952, v. 50, p. 414—448.
  52. Spencer W. P. Mutations in wild populations of *Drosophila*. — Adv. Genetics, 1948, v. 1, p. 359—402.
  53. Sturtevant A. H. Essays on evolution. I. On the effects of selection on mutation rate. — Quart. Review of Biol., 1937, v. 12, p. 464—467.
  54. Timofeeff-Ressovsky N. W. Verschiedenheit der normalen Allele der white-Serie aus zwei geographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster*. — Biol. Zbl., 1932, Bd. 52, S. 468—492.
  55. Timofeeff-Ressovsky N. W. Experimentale Mutationforschung in der Vererbungslehre. Dresden u. Leipzig, 1937.
  56. von Borstel R. C., Cain K. T., Steinberg C. M. Inheritance of spontaneous mutability in yeast. — Genetics, 1971, v. 69, p. 17—27.
  57. von Borstel R. C., Quan S.-K., Steinberg C. M. e. a. Mutants of yeast with enhanced spontaneous mutation rates. — Genetics, Supplement, 1973, v. 73, p. 141—151.

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ *ADALIA VIPUNCTATA*: КОНЦЕПЦИЯ «ЖЕСТКОГО И ГИБКОГО» ПОЛИМОРФИЗМА

С. О. СЕРГИЕВСКИЙ, И. А. ЗАХАРОВ

Современная генетика популяций стремится переходить от анализа отдельных конкретных природных популяций к широким геногеографическим исследованиям. Изучение популяций из разных частей видового ареала позволяет не только обнаружить определенные географические тенденции изменения генофонда, но и выделить факторы, определяющие структуру генетической структуры популяций. Исследования по-

подобного рода раскрывают многообразие микроэволюционного процесса во всем ареале вида.

Значительная часть наших представлений о характере генетической изменчивости в пределах видового ареала основана на данных по полиморфным божьим коровкам [9, 10, 12, 24, 28]. Особый интерес представляет изучение двухточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.) в связи с возможным использованием этого вида в качестве биоиндикатора промышленного загрязнения атмосферы [4, 19—22, 32]. Полиморфизму этого вида посвящено несколько десятков работ, причем около половины из них появилось в последнее десятилетие. В результате за короткое время накопился значительный и крайне противоречивый материал по сезонной, многолетней и пространственной изменчивости генетического состава популяций *A. bipunctata*. На современном этапе исследований возникла настоятельная необходимость обзора имеющихся данных и построения гипотезы, удовлетворительно разрешающей накопившиеся противоречия. В нашей работе дается анализ имеющихся в литературе данных с учетом результатов собственных исследований и предлагается объяснение имеющихся расхождений в работах различных исследователей на основе концепции «жесткого и гибкого» полиморфизма.

#### РАСПРОСТРАНЕНИЕ *A. BIPUNCTATA* И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЕЕ ОКРАСКИ

Двухточечная божья коровка *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera, Coccinellidae) — в значительной степени синантропный вид: в больших количествах эти жуки встречаются лишь в населенных пунктах.

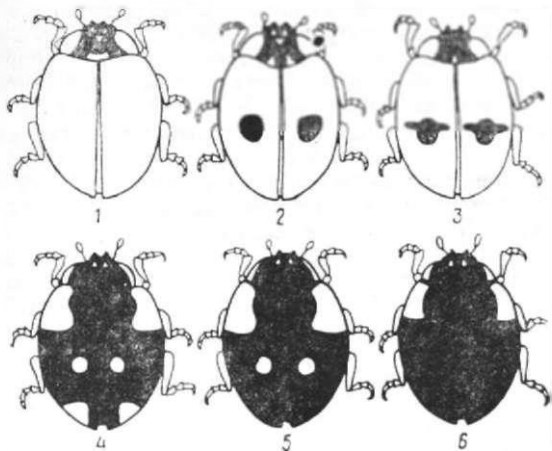


Рис. 1. Типы окраски надкрылий, встречающиеся в европейских популяциях.

Красные формы: 1 — *impunctata*, 2 — *typica*, 3 — *annulata*; черные формы: 4 — 6 — *pustulata*, 5 — 4 — *maculata*, 6 — *subtunata*.

*bipunctata* — обитатель палеоарктической области. Границы ареала вида точно не определены. Двухточечная коровка встречается во всей Западной Европе, кроме самых северных ее частей, в европейской части СССР, также за исключением северных областей, на Кавказе, в Сибири, Средней Азии. На юге постепенно замещается другими видами адалий. Отмечена также для Северной Америки. В пределах всего

ареала, но особенно на юго-востоке, вид *A. bipunctata* чрезвычайно полиморфный.

Наиболее явно этот полиморфизм выражается в изменчивости окраски надкрылий. В общей сложности описано несколько десятков различных вариаций, при которых окраска надкрылий изменяется от чисто красной через серию постепенно усложняющихся рисунков до чисто черной [34]. Наследование различных форм окраски детально изучалось Я. Я. Лусисом [6—8, 10]. Им было установлено, что разные формы окраски определяются серией множественных аллелей одного локуса, причем более темные формы последовательно доминантны по отношению к более светлым. Характер фенотипического проявления аллелей основного локуса, так же как и отношения доминантности, зависит от наличия дополнительных модификаторов, что выявляется в скрещиваниях родительских форм различного географического происхождения. Окраска переднеспинки определяется, вероятно, отдельным локусом, тесно сцепленным с локусом окраски элитр.

В среднеазиатских популяциях присутствует большое количество аллелей. В европейских же популяциях встречаются 6 основных форм (рис. 1), которые легко разделить на две группы по интенсивности меланизации элитр: преимущественно красные и преимущественно черные. В большинстве европейских популяций преобладающей является красная форма *typica*, в ряде популяций встречается достаточно часто и даже преобладают черные формы — *4-maculata* и *6-pustulata*. Остальные формы редки — частота встречаемости редко превышает 1%.

#### СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПОЛИМОРФИЗМА

Существование сезонной динамики полиморфизма в популяциях ряда видов животных рассматривается как одно из наиболее эффективных доказательств действия естественного отбора в природных условиях [2, 3, 26]. Классическим примером этого явления считается случай сезонной динамики полиморфизма у *A. bipunctata* в Берлин-Бух (ГДР), тщательно изученный Н. В. Тимофеевым-Ресовским [13, 42]. На протяжении 1929—1940 гг. им изучалось соотношение черных и красных форм в начале зимовки и среди живых и мертвых жуков в конце зимовки. Частота черных форм в перезимовавшей генерации составляла в среднем 37,3%, а к осени увеличивалась до 58,0%. За счет большей смертности черных жуков во время зимовки их частота к весне опять падала. Регулярное увеличение концентрации меланистических форм в популяции Потсдама на протяжении ряда лет описано в начале века Мелесером [36]. Аналогичное явление обнаружено Мэрринером [35] в 1921 г. в Северной Англии. В одной из своих последних работ Фрид [23] отмечает слабое увеличение частоты меланистов (на 3—4%) в некоторых районах Великобритании к осени, однако его данные статистически недостоверны.

Существование сезонной динамики полиморфизма объясняется циклическими изменениями приспособленности фенотипов. Приспособленность черных форм в условиях зимовки ниже, чем красных. Летом положение меняется, и черные формы получают преимущества. Одним из их предполагаемых преимуществ является большая активность черных форм при сворачивании, обнаруженная Я. Я. Лусисом [9].

Хорошим примером сезонной динамики полиморфизма *A. bipunctata* вошел во многие монографии и учебники, имеется большое количество данных других авторов, не наблюдавших подобных изменений в различных популяциях этого вида. Хоукс [27] за 7 лет наблюдений в Бирмингеме (Великобритания) не обнаружила различий в соотношении

форм между весенней и первой и второй летними генерациями *A. bipunctata*. Она же приводит данные по одной из обнаруженных зимовок, показывающие отсутствие достоверных различий в соотношении форм между живыми и мертвыми жуками. Крид [19] в 9 точках Великобритании исследовал изменения соотношения форм в течение лета. Достоверные изменения были получены только в одном случае, причем к осени увеличилась доля красных форм. Аналогичные работы, проведенные в Норвегии [15] и Чехословакии [29], также продемонстрировали отсутствие сезонных изменений в составе полиморфных популяций *A. bipunctata*.

Таблица 1

Состав популяции *A. bipunctata* пригорода Ленинграда, г. Гатчина

Год	% меланистов	Общее количество экземпляров
1975, осень	48,7 ± 3,30	230
1976, весна	44,6 - 3,11	255
1976, осень	44,6 ± 3,09	257
1977, весна	41,3 ± 2,96	279
1977, осень	45,3 ± 3,41	214
1978, весна	43,1 ± 4,30	102
Суммарно	44,7 ± 1,36	1337

Нами изучалась сезонная динамика полиморфизма в популяциях *A. bipunctata* Ленинграда и пригородов. Соотношение красных и черных форм в осенних и весенних генерациях Ленинграда и Гатчины оставалось стабильным в течение 1975—1978 гг. (табл. 1, 2). Статистически достоверные различия в соотношении форм среди живых и мертвых жуков из зимовок Ленинграда и Старого Петергофа также отсутствуют (табл. 2, 3).

Таблица 2

Состав популяции *A. bipunctata*. Ленинград, Сосновский лесопарк

Год	Состояние	% меланистов	Общее количество экземпляров
1976, май (зимовка)	Живые	81,0 ± 6,05	42
	Мертвые	81,1 ± 3,40	122
1976, сентябрь	Живые	82,6 ± 2,50	229
1977, апрель (зимовка)	Живые	78,1 ± 1,86	494
	Мертвые	81,7 ± 2,10	339
1977, сентябрь	Живые	79,0 ± 4,52	
1978, апрель (зимовка)	Живые	84,4 ± 3,85	
	Мертвые	83,0 ± 1,09	
Суммарно		81,2 ± 0,78	2588

Некоторые исследователи пытались объяснить амплитуду изменения частот форм амплитудой летне-зимних температур [15, 19]. По их мнению, в районах с мягким климатом и малыми перепадами температур в течение года сезонные изменения полиморфизма отсутствуют (Англия, Норвегия). В условиях более континентального климата и резкого перепада температур появляется сезонная динамика полимор-

физма. Подобное объяснение неприемлемо по следующим соображениям.

1. В Англии, которая характеризуется достаточно однотипным морским климатом, обнаруживается как наличие [23, 35], так и отсутствие [19, 27] сезонных изменений в составе популяций.

Таблица 3

Состав зимующей генерации *A. bipunctata*  
Старого Петергофа

Год	Состояние	% меланистов	Общее количество экземпляров
1976	Живые	50,0 + 4,52	122
	Мертвые	51,5 + 3,52	202
1977	Живые	46,2 + 13,82	13
	Мертвые	60,7 + 8,50	33
Суммарно	Живые	49,7 + 4,30	135
	Мертвые	52,8 + 3,26	235
	Всего	51,9 + 2,60	370

2. Сезонная динамика полиморфизма обнаружена в ГДР [36, 42], но отсутствует в Ленинграде (наши данные) и Праге [29], хотя годовые колебания температуры в этих местах более существенны.

Учитывая вышесказанное, объяснить имеющиеся расхождения различными в температурном режиме, равно как и другими климатическими факторами, не удается. Преимущество черных форм при спаривании, которое должно обеспечить увеличение их концентрации к осени [9], проявляется только в популяциях с низкой частотой меланистов (5—10%). Как показал Магглтон [38], преимущество формы при спаривании у *A. bipunctata* является функцией ее частоты в популяции — оно существует, пока форма достаточно редка, а с увеличением ее концентрации исчезает (стабильный отбор). Но наличие или отсутствие сезонной динамики полиморфизма не зависит от соотношения форм в популяциях, так как отсутствие динамики показано для популяций с различной частотой меланистов: низкой (Прага), средней (Норвегия, пригороды Ленинграда) и высокой (Бирмингем, Ленинград).

В результате складывается явно противоречивая ситуация: в одних популяциях адалий обнаруживаются четкие сезонные изменения полиморфизма, в других таких изменений не происходит. Объяснить это противоречие различиями условий местообитания не удается.

#### МЕЛАНИЗМ ПОПУЛЯЦИИ

Для большинства популяций *A. bipunctata* характерна довольно низкая частота меланистических форм. Но для ряда популяций отмечена повышенная (до 70—90%) концентрация меланистов. Как правило, меланистические популяции адалий приурочены к крупным промышленным центрам. Аналогичное явление широко известно для многих видов бабочек под названием индустриального меланизма. Это дало основания предполагать, что меланизм популяций *A. bipunctata* также имеет индустриальный характер. Однако целый ряд фактов противоречит этой гипотезе, так что в противовес ей возникла гипотеза неиндустри-

ального меланизма. Ниже эти концепции будут рассмотрены по отдельности, вместе с теми доказательствами и опровержениями, которые используют их сторонники и противники.

**Концепция индустриального меланизма.** В пользу этой концепции, которой придерживался в основном Крид [19—23, 32], можно привести следующие доказательства.

1. Преимущественное распространение меланизма в индустриальных центрах. Хоукс [27] отмечала, что в Бирмингеме (Великобритания) резко повышена концентрация черных форм по сравнению с прилегающей сельской местностью. Она объясняла это явление особенностями обитания популяции в условиях большого города. Приуроченность меланизма к промышленным центрам подчеркивалась Я. Я. Лусисом [9]. Подробные исследования, проведенные Кридом [19—21, 32] в Великобритании (обследовано более 100 популяций), подтвердили существование связи между распространением меланизма и центрами промышленности. Им получена высокая положительная корреляция между частотой меланистов и уровнем загрязненности атмосферы, в частности задымленностью воздуха.

В отличие от бабочек, у которых распространение меланизма в загрязненных районах связано с визуальным отбором со стороны хищников (птиц), божьи коровки неохотно поедаются птицами. Как черные, так и красные формы имеют демонстративную окраску и хорошо различимы. Поэтому Крид [19—21] высказывал предположение, что преимущество черных форм в условиях загрязненной атмосферы носит скрытый физиологический характер и проявляется в большей устойчивости к действию токсических веществ, содержащихся в загрязненной атмосфере.

2. Распространение меланизма в районе одного индустриального центра. Хорошим доказательством приуроченности меланизма к районам промышленного загрязнения служат подробные исследования изменений в составе популяций в районе одного из таких центров.

Такого рода исследование проведено Кридом [22] в Южном Уэльсе, для которого характерна низкая концентрация меланистов (5—10%). В районе одной фабрики, выделяющей в атмосферу бездымные токсичные отходы, была обнаружена резко повышенная концентрация меланистов (53,7%), которая постепенно, по мере удаления от фабрики, понижалась и в 35 км от нее составляла 10%. Автор рассматривает этот случай как весомое доказательство того, что меланизм связан с различными форм в устойчивости к действию токсических веществ загрязненной атмосферы.

Нами проводилось детальное изучение состава популяции *A. bipunctata* Ленинграда и области в 1975—1979 гг. В общей сложности был собран материал в 54 точках города и области (табл. 4). В ряде мест материал собирался в течение разных лет и в разные сезоны. Различий по сезонам и по годам обнаружено не было, что позволило объединить эти данные (в таблице даны суммарные данные по каждой точке). Отсутствие сезонной динамики полиморфизма дает возможность сравнивать различные точки без учета времени сбора. В результате этой работы удалось показать, что в пределах городской черты существует меланистическая «раса» *A. bipunctata* с содержанием черных форм 80—85% (рис. 2). В районе северной границы города происходит резкое снижение концентрации меланистов: в районе Шувалова — Парголово — 60—65%, в районе Комарова и Зеленогорска — уже 20—30% и далее на Карельском перешейке — 5—10% меланистов (рис. 3). Снижение концентрации меланистов в южном направлении

Состав популяций *A. bipunctata* Ленинграда и пригородов

Место сбора	Год	% мелан- истов	Общее количество экземпляров
<b>Ленинград</b>			
1. Шуваловское кладбище	Сентябрь 1976	76,9	52
2. Сосновский лесопарк	1976—1978	81,2	2516
3. Ул. Рашетова	1978—1979	81,6	372
4. Пр. Мориса Тореза, д. 80—100	1976—1979	85,9	1247
5. Тихорецкий пр., д. 15—16	Май 1977	92,4	66
6. Северный пр., д. 81—87	Май 1977	85,9	71
7. Парк Челюскинцев	1976, 1979	77,0	74
8. Пр. Смирнова, д. 24	1977—1978	83,3	102
9. Пл. Мужества	Июль 1976	81,6	87
10. Пр. Смирнова, д. 3	1976—1977	85,7	77
11. Серебряков пер.	Май 1977	78,6	70
12. Лесной пр., д. 77	Июль 1976	83,4	102
13. Мечниковский пр., д. 3	1976—1977	85,1	167
14. Ул. Смолякова, д. 16	Июль 1976	79,2	77
15. Ст. метро «Петроградская»	Июль 1976	84,1	151
16. Ул. Б. Пушкарская, д. 35	Май 1976	96,7	30
17. Ст. метро «Горьковская»	1976, 1978—1979	85,0	315
18. Ул. Комсомола	Июль 1976	88,1	92
19. Мытищинская наб., д. 17	Июль 1976	87,5	57
20. Университетская наб., д. 7/9	Июль 1975	84,7	240
21. 2 линия, д. 13	1976—1977	87,5	72
22. Ул. Шевченко, д. 24—26	Май 1977	94,4	36
23. Средний пр., д. 98—102	Май 1977	89,1	64
24. Ул. Павлова, д. 6	Май 1977	83,1	118
25. Марсово поле, д. 7	Июль 1976	82,9	35
26. Маневная пл.	Июль 1976	80,4	51
27. Сухолучинский пер.	Май 1977	85,7	56
28. Ул. Граничная	Май 1977	75,8	62
29. Александров-Невская дача	Август 1975	75,6	41
30. Полтавская ул., д. 14	Июнь 1977	90,9	22
31. Лиговский пр., д. 34	Июль 1976	81,8	44
32. Витебский вокзал	Июль 1976	80,6	67
33. Балтийский вокзал	Июль 1977	74,3	148
34. Ст. метро «Центральная»	1977, 1980	70,1	87
35. Московский парк Победы	Август 1975	59,1	281
36. Ст. метро «Автово»	1977—1978	63,0	92
37. Троицкое поле	Июль 1975	71,0	270
38. Ул. Столбовой, д. 2—10	Май 1977	56,0	25
<b>Пригороды и область</b>			
39. Выборг (120 км)	Август 1979	10,8	37
40. Сосновка (100 км)	Май 1976	15,2	46
41. Ол. Пригородное (185 км)	Май 1979	7,4	27
42. Сосновка (100 км)	1976—1977, 1979	21,4	107
43. Коздрово (41 км)	1976—1977	14,3	30
44. Парголово (18 км)	Май 1977	61,6	26
45. Шуваловский парк (15 км)	1977—1979	66,2	139
46. Мельничья Рубка (33 км)	Июнь 1977	77,3	44
47. Волосово (21 км)	1977, 1980	75,4	223
48. Ст. Пискаревский (15 км)	1976—1977	50,5	753
49. Пешки (25 км)	Апрель 1977	61,6	36
50. Павловск (30 км)	Май 1978	50,8	61
51. Гатчина (41 км)	1975, 1978	44,7	1337
52. Гатчина. Орловская роща (15 км)	Май 1976	44,9	98
53. С. Роща (170 км)	Август 1975	40,6	278
54. Дельновский парк (200 км)	Август 1977	6,2	130

Примечание. Для пригородов и населенных пунктов Ленинградской области расстояние от центра Ленинграда

начинается еще в городской черте: Кировский и Московский районы, Автovo, Ульянка — до 50—60%, а затем происходит очень постепенно: в 75 км от Ленинграда (с. Рождествено) концентрация меланистов остается еще очень высокой — 40,6%. Популяции, расположенные на

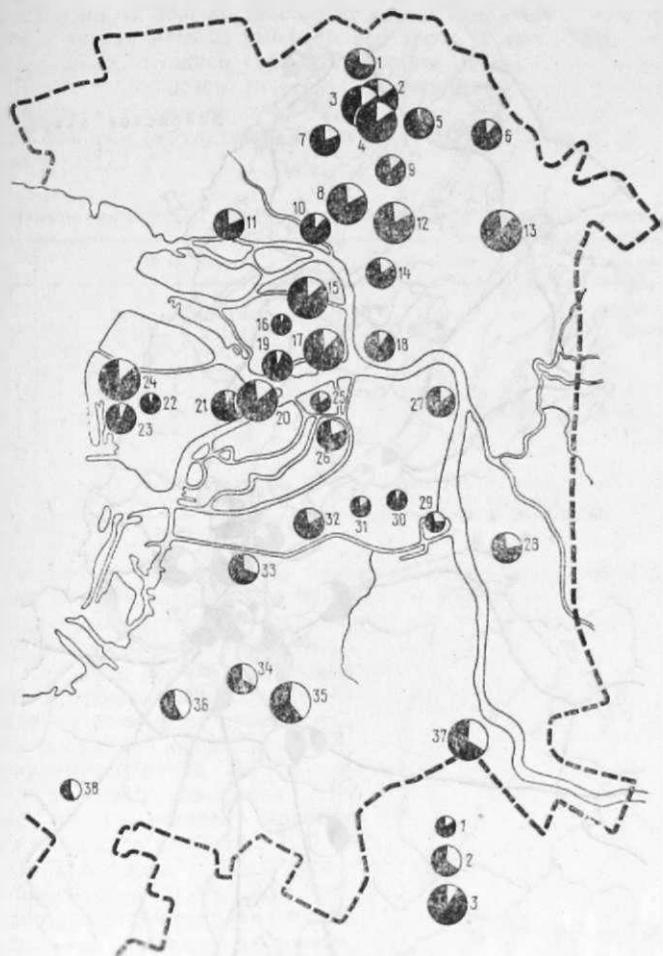


Рис. 2. Соотношение форм в популяциях г. Ленинграда.

Объем выборки: 1 — от 0 до 49; 2 — от 50 до 99; 3 — свыше 100 экземпляров. Величина черного сектора обозначает долю меланистов в выборке. Номера выборов — в соответствии с табл. 4.

восток от города (Мельничный Ручей, Всеволожск), близки по концентрации меланистов к городским популяциям. Смещение воздушных масс в летнее время от города происходит именно в этом направлении [1]. Легко предположить, что постоянный перенос загрязненных воздушных масс обеспечивает поддержание высокой концентрации меланистов далеко за пределами городской черты. В целом можно утверждать



дать, что меланизм *A. bipunctata* в Ленинградской обл. четко приурочен к мощному промышленному центру, каким является Ленинград. Распространение меланизма связано, по всей видимости, с распределением загрязненной атмосферы в городе и за его пределами.

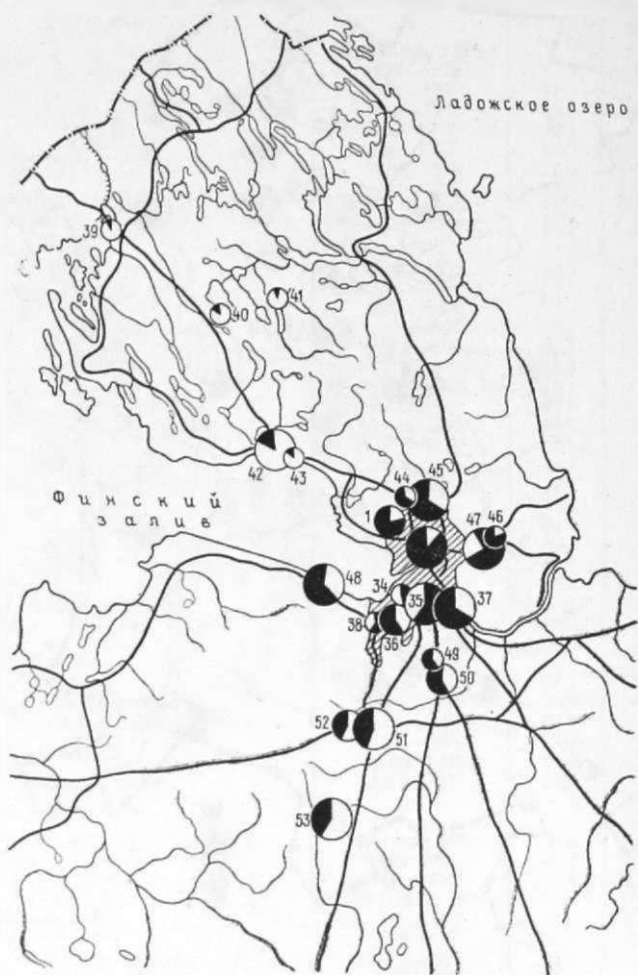


Рис. 3. Соотношение форм в популяциях г. Ленинграда и области. Обозначения те же, что и на рис. 2.

3. Многолетняя динамика меланизма. Индустриальный характер меланизма особенно убедительно подтверждается наблюдениями динамики изменения состава популяции адални при изменении уровня загрязнения. Один из таких примеров относится к средней полосе Англии, популяции которой характеризуются низкими частотами черной формы. На этом фоне выделяется популяция Бирмингема с высоким процентом меланистических форм. По данным Хоукс, в 20-е го-

здесь выявлялось 75,7% черных [27]. В том же самом районе Бирмингема в 1960—1963 гг. было обнаружено 58,4% черных [21]. Наблюдения, проведенные в последующие годы, показали, что происходит дальнейшее уменьшение доли черных как в городских районах Бирмингема, так и в его пригородах. В некоторых местах сбора доля черных снизилась от 58,3 до 22,2%. Между 1962 и 1968 г. задымленность воздуха в летние месяцы уменьшилась здесь на 40%. Известно также, что содержание двуокиси серы в это время уменьшилось менее чем на 10%. Каких-либо систематических изменений других экологических факторов зарегистрировано не было. Вероятно, изменение состава популяции явилось результатом снижения задымленности воздуха в этой местности [21].

Таблица 5

Изменение состава популяции *A. bipunctata* в Старом Петергофе

№ сбора	Дата сбора	Число особей	% меланистов
1	2 VI — 2V II 1925	110	20,9+3,88
2	3 VIII — 7 VIII 1939	362	26,0+2,30
3	21 VII 1947	81	8,6+3,12
4	31 VII 1961	100	40,0+4,90
5	31 VII — 10 X 1964	333	44,1+2,72
6	27 VII 1977	324	48,5+2,78
7	1—10 IV 1980	274	54,0+3,01

Примечание. Результаты сборов 1—5, проведенных Я. Я. Лусисом при участии (1961 и 1964 гг.) Е. П. Райпулса, сообщены нам Я. Я. Лусисом. Сбор 1 произведен в парке БиНИИ на берегу залива на черемухе; остальные сборы — на Ораниенбаумском шоссе у БиНИИ (2, 3, 5—7 — на желтой эвкали, 4 и частично 5 — на липках).

Увеличение концентрации меланистических форм описано для популяций из двух городов Средней Азии — Ташкента и Фрунзе [10]. Экологическая обстановка здесь за последние десятилетия резко менялась в связи с ростом городов и развитием промышленности. Происходящая на этом фоне перестройка состава популяций оказалась хорошо документированной. Во Фрунзе с 1938 г. по 1963 г. популяция существенно не изменялась — процент черных колебался от 35,8 до 42,9. В 1966—1972 гг. доля черных достоверно возросла до 51,8%. Для ташкентской популяции сохранился сбор 1908 г., где черных оказалось 46,9%; в 1946 г. доля черных увеличилась до 72,1%, а в 1963—1972 гг. — до 95,3%. Помимо городов Средней Азии аналогичное изменение состава популяций адални зафиксировано и для пригородов Ленинграда [4]. Так, в Гатчине (45 км от Ленинграда) в 1932—1939 гг. было отмечено 9,0% черных [9], в 1975—1978 гг. — 44,7%. Наиболее детально может быть прослежен процесс перестройки популяции, обитающей в парке БиНИИ в Старом Петергофе (35 км к западу от Ленинграда) (табл. 5, рис. 4). Первое, что должно быть отмечено, —

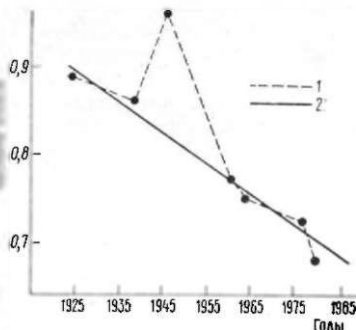


Рис. 4. Процесс перестройки популяции Старого Петергофа за 55 лет.

1 — изменение частоты рецессивного аллеля красной окраски; 2 — прямая зависимость, рассчитанная при исключении точки 1947 г.

тенденция к возрастанию доли черных особей. Соответственно этому частота аллеля рецессивной красной окраски (рассчитанная при упрощенном предположении о существовании равновесия в популяции) за год уменьшается в среднем на 0,0035 (за год проходит обычно 2 поколения адални). При сохранении таких темпов перестройки популяции она достигнет характерного для центра Ленинграда соотношения форм (80% черных) к 2050 г. Подобные расчеты показывают, что времени, прошедшего с основания Петербурга и начала интенсивного развития в нем промышленности, было вполне достаточно для того, чтобы в городской популяции сложилось наблюдаемое соотношение форм начиная с гипотетического уровня около 10% черных. То, что перестройка пригородных популяций происходит именно под воздействием антропогенных факторов, подтверждается данными, относящимися к 1947 г. Нет оснований сомневаться в реальности резкого спада частоты черных форм, последовавшего за Великой Отечественной войной, когда на протяжении 2,5 года (1941—1944 гг.) Старый Петергоф находился на линии фронта и перестал испытывать влияние обычной хозяйственной деятельности человека, интенсивность которой значительно снизилась и в самом Ленинграде.

Итак, рассмотренные данные убедительно свидетельствуют о существовании положительной связи между явлением меланизма и наличием промышленных центров. Вероятно, в ряде популяций меланизм действительно определяется уровнем загрязненности атмосферы, в частности содержанием в ней токсичных промышленных отходов.

Концепция неиндустриального меланизма. Несмотря на всю убедительность, концепция индустриального меланизма вызывает ряд возражений, так как не может объяснить целый ряд фактов, важнейшие из которых следующие:

1. В целом ряде промышленных городов Европы (Лондон, Прага, Москва, Киев, Харьков и др.) частота меланистов остается на довольно низком уровне (до 20%).

2. Меланизм существует в непромышленных районах с низким уровнем загрязнения атмосферы. Такого рода неиндустриальный меланизм наблюдается в Великобритании [14, 37, 39], Норвегии [15, 16], Италии [40], в приморской зоне Латвии и на морском побережье Крыма [9].

Эти факты показывают, что гипотеза индустриального меланизма не может объяснить всего многообразия явления. Было высказано несколько предположений о природе других факторов, вызывающих развитие меланизма популяций адални.

1. Влияние морского климата. При анализе географического распространения меланизма адални Я. Я. Лусенсом [9] подчеркивалась связь этого явления как с промышленными центрами, так и с районами мягкого морского климата (Великобритания, атлантическое и средиземноморское побережье Европы, Прибалтика, Ленинград, побережье Крыма). Исследования, проведенные в Норвегии [15, 16], показали приуроченность меланизма к приморским районам страны. Анализ зависимости частоты меланистов с различными экологическими факторами выявил наибольшую положительную связь с «океаническим индексом», который является комплексным показателем степени мягкости климата. Приуроченность меланизма *A.bipunctata* к районам с морским климатом явилась причиной приуроченности центров распространения этой формы божьих коровок к районам повышенной относительной влажности (закономерность, установленная Лусенсом [21]).

Однако приуроченность меланизма к условиям морского климата не является абсолютной. Я. Я. Лусенсом был отмечен высокий уровень

меланизма в ряде городов Средней Азии, для которой характерен резко континентальный тип климата. Для Великобритании в целом обнаружен очень низкий уровень связи меланизма и влажности [32], хотя распространение меланизма в прибрежных районах северо-запада Британских о-вов не связано с загрязнением атмосферы [39].

2. Влияние уровня инсоляции. В ходе экспериментальных исследований было показано, что черные жуки быстрее нагреваются при электрическом освещении, активнее двигаются и, следовательно, имеют преимущество при поисках добычи и партнеров для спаривания [14]. В условиях пониженной природной освещенности, которая наблюдается в городах с задымленной атмосферой и в районах с морским климатом (повышенная облачность), меланисты получают преимущество и их концентрация в популяциях возрастает [9, 39]. Магглтон удалось показать существование достоверной отрицательной связи между уровнем меланизма и уровнем инсоляции местности. Наиболее существенно, что эта связь четко проявилась в тех районах Англии, где распределение меланизма не связано со степенью загрязнения атмосферы. Снижение частоты меланистических форм в Бирмингеме после введения контроля за загрязнением атмосферы он объясняет увеличением степени инсоляции вследствие меньшей задымленности воздуха [37, 39]. По его мнению, корреляция частоты меланистов с уровнем загрязненности атмосферы являются мнимыми, так как степень загрязненности и уровень инсоляции связаны между собой высокодостоверной отрицательной связью. Во всяком случае, бесспорно, что выделение факторов, ответственных за меланизм в «чистом виде», — достаточно сложная задача.

Однако в Норвегии корреляция между уровнем инсоляции и частотой меланистов отсутствует [16]. Данные Крида [22] по распределению меланистов в районе фабрики с бездымными отходами, не влияющими на уровень инсоляции, противоречат предположениям Магглтона. Сомнительно также, что понижение действия солнечного освещения вследствие задымления в Ташкенте и Фрунзе настолько существенно, чтобы послужить причиной прогрессивного развития меланизма в этих городах. Не объясняет эта концепция и отсутствие меланизма во многих промышленных центрах Европы.

3. Влияние температуры. Положительная корреляция между среднегодовой температурой и частотой меланистов обнаружена в Северной Италии [40]. Параллельно этим авторами обнаружено уменьшение частоты меланистов при увеличении высоты места сбора над уровнем моря. Однако в Великобритании обнаруживается отрицательная корреляция между частотой меланистов и температурой [37]. Авторы [40] рассматривают температуру в качестве фактора, который определяет развитие меланизма лишь в некоторых популяциях вида. Возможно, что преимущество черных форм в условиях повышенной температуры отчасти объясняет приуроченность меланизма к городам, которые играют роль «теплых островов» в отношении окружающей местности. Не исключено, что более теплый микроклимат городов создает благоприятные условия для зимовки черных форм.

4. Влияние хищников. В одной из последних работ Магглтон [37] предлагает в качестве возможного фактора образования меланизма в загрязненных районах визуальный отбор со стороны хищников (птиц). Он собрал данные, показывающие, что божьи коровки, в том числе и *Adalia*, довольно охотно поедаются некоторыми видами птиц. Но никаких весомых доказательств в пользу существования избирательной элиминации им пока не обнаружено, так что роль хищников в

формировании структуры популяции *A. bipunctata* на данный момент представляется сомнительной.

Как видно, ни одно из разобранных объяснений меланизма не является универсальным, так как не может удовлетворительно разрешить имеющиеся противоречия. Один из путей решения проблемы — это признание комплексности явления меланизма, как возможного результата действия различных селективных факторов. Именно к этому в конце концов пришел Магглтон [37]. Вполне вероятно, что развитие меланизма в некоторых популяциях связано с климатическими особенностями или уровнем инсоляции местности. Развитие меланизма в промышленных центрах может быть обусловлено какими-то дополнительными особенностями городской экологии. Какими факторами обусловлено преимущество черных форм — устойчивостью к токсическим веществам, особенностями питания или зимовки, — ответить на этот вопрос можно только в результате конкретных экспериментальных исследований по экологии различных форм адалий. Вероятно, сейчас правильнее говорить не об индустриальном, а о городском меланизме, который характерен для некоторых популяций адалий.

Все это показывает, что многообразие факторов, влияющих на одну и ту же полиморфную систему, является скорее правилом, нежели исключением. На основании этого представляется возможным сформулировать один существенный с микроэволюционной точки зрения вывод: один и тот же популяционно-генетический эффект (в нашем случае меланизм) может вызываться действием различных факторов. Этот вывод имеет одно важное следствие, которое необходимо учитывать в конкретных исследованиях: сходство генетического состава популяций не является доказательством сходства причин, которые его вызвали.

#### КОНЦЕПЦИЯ «ЖЕСТКОГО И ГИБКОГО» ПОЛИМОРФИЗМА В ПРИМЕНЕНИИ К *ADALIA BIPUNCTATA*

Признание комплексности факторов, ответственных за развитие меланизма популяций адалий, полностью не разрешает имеющиеся противоречия. Остается необъясненным отсутствие меланизма в ряде промышленных центров. Не находят объяснения противоречивые данные по сезонной динамике полиморфизма. На наш взгляд, причина имеющихся противоречий кроется в том, что различные исследователи изучали разные популяции *A. bipunctata*, не учитывая возможной специфики генетической структуры этих популяций. Например, меланизм среднеазиатских популяций *A. bipunctata* имеет несомненно иную генетическую основу, нежели европейских, так как развивается за счет увеличения частоты черной формы *sublunata*, практически не встречающейся в Европе. Здесь, кроме того, присутствуют различные формы со сложным рисунком надкрылий, также отсутствующие в Европе. Выказанное положение справедливо, по всей видимости, и в отношении различных европейских популяций, которые могут различаться по генам, не имеющим морфологического проявления. В одной из последних работ Магглтон [37] также привлекает в качестве возможного объяснения противоречий влияние генетического фона на развитие меланизма в популяциях разной географической принадлежности.

Нам представляется целесообразным применить к полиморфизму *A. bipunctata* концепцию «жесткого и гибкого» полиморфизма, разработанную Добжанским [25, 26] в отношении инверсионного полиморфизма *Drosophila*. Согласно этой концепции, одна и та же полиморфная система проявляет разную степень эволюционной пластичности на разном генетическом фоне. В одних популяциях при изменении направле-

ния и интенсивности отбора происходит сдвиг равновесных частот аллелей («гибкий» полиморфизм); в других популяциях таких изменений не происходит, даже если отбор изменяется достаточно сильно («жесткий» полиморфизм). Основой для создания этой концепции послужили противоречивые данные по экологической генетике *D. pseudoobscura*. В ряде популяций удалось обнаружить сезонную динамику инверсионного полиморфизма, воспроизводимую в экспериментальных условиях. Соотношение тех же самых инверсий в других популяциях этого вида оставалось стабильным в течение года. В популяциях района Сьерра Невады было обнаружено изменение соотношения инверсий в зависимости от положения места сбора над уровнем моря. В Аризоне состав популяций оставался неизменным, несмотря на значительные различия в высоте местообитания. Различия в экологической пластичности полиморфизма были обнаружены и для популяций других районов. Концепцию «жесткого и гибкого» полиморфизма Добжанский применил и в отношении близких видов. Так, у *D. pseudoobscura* экологическая пластичность полиморфизма значительно выше, чем у *D. persimilis*. Инверсионный полиморфизм *D. tropicalis* вообще не обнаруживает сезонных, микро- и макрогеографических изменений («жесткий тип»).

Имеющиеся противоречия в проблеме полиморфизма *Adalia bipunctata* вполне укладываются в эту концепцию: наличие сезонной динамики полиморфизма в одних популяциях и отсутствие в других, существование меланизма в одних промышленных центрах и отсутствие во многих других и т. д. Таким образом, при изучении факторов, влияющих на соотношение форм в популяции, необходимо учитывать степень «жесткости» полиморфизма в этой популяции. Сравнение разных видов адалии также обнаруживает различия в «жесткости» полиморфизма на видовом уровне: максимально пластичен полиморфизм *A. bipunctata*, в значительно меньшей степени эта гибкость проявляется у *A. decempunctata*, а для *A. frigida*, вероятно, характерен «жесткий» тип полиморфизма [10, 11, 32].

Рассмотрение географической локализации популяций *A. bipunctata*, проявляющих городской меланизм, наводит на мысль, что эти популяции не случайно располагаются близ границы ареала вида. Действительно, накопление черных форм произошло в городах севера Великобритании [20], в Норвегии [16]. В СССР меланистические популяции характерны, как указывалось, для Ленинграда и Риги, с одной стороны, Фрунзе и Ташкента — с другой (табл. 6). Литературные и наши собственные данные показывают, что в крупнейших промышленных центрах Средней России и Украины, как и Средней Европы, накопления черных форм не происходит или же оно незначительно (табл. 7). В этой связи представляет большой интерес дальнейший сбор данных по европейской части СССР, а также по Сибири. Пока же можно высказать предположение о том, что популяции адалии, обитающие у границ ареала (как северной, так и южной), отличаются меньшей жесткостью гомеостатической системы поддержания полиморфизма, чем срединные популяции. При усиленном давлении отбора в пользу черных (вне зависимости от конкретных физиологических механизмов, обеспечивающих их преимущество) в приграничных популяциях чаще происходит направленная перестройка генетического состава. Такие же или сходные экологические условия при действии на более стабилизированные популяции, характерные для середины ареала, не вызывают их перестройки.

Жесткость системы полиморфизма, вероятно, может быть не абсолютной, т. е. не распространяется на все действующие селективные фак-

торы. Так, хотя нет данных о том, что индустриальный меланизм свойствен популяциям Средней Европы, в частности популяции Берлина, для которой последней, как мы рассматривали выше, характерна восприимчивость к сезонным изменениям температуры. Напротив, для популяций пригородов Ленинграда не выявлено сезонных колебаний в частоте форм, но здесь происходит многолетняя перестройка генотипического состава под воздействием антропогенных факторов.

Таблица 4

Популяции *Adalia bipunctata*, проявляющие городской меланизм, и территориально близкие к ним популяции с низким процентом черных форм

Местонахождение и год сбора	Всего изучено особей	% черных	Источник
Глазго	576	92,9	[21]
Эйр (50 км от Глазго)	111	27,9	Тот же
Эдинбург	341	89,7	" "
Хаддингтон (27 км от Эдинбурга)	60	8,3	" "
Берген	1714	83,1	[16]
Ус (24 км от Бергена)	50	33,0	Тот же
Рига	3740	40,6	[9]
Отре (32 км от Рины)	67	19,4	Тот же
Ленинград (центр)	340	84,7	Сборы И. А. Захарова
Гарина (4 км от Ленинграда)	1337	44,7	Тот же
Фрунзе, 1958	402	37,3	[10]
Фрунзе, 1972	130	51,5	Тот же
Ташкент, 1908	661	46,9	" "
Ташкент, 1972	795	95,8	" "

Подход с точки зрения влияния генетического фона популяции на пластичность полиморфных систем может объяснить имеющиеся противоречия в популяционных исследованиях и других объектов. Существующие противоречивые данные по экологической генетике полиморфного наземного моллюска *Seraxa* в разных частях ареала Джонс [30, 31] склонен объяснить различиями в генетическом фоне этих популяций. Сходной точки зрения придерживается Стюард [41] в отношении меланизма разных популяций бабочки *Biston betularia*. Различия в характере образования меланистических рас у разных видов бабочек некоторые авторы также пытаются связать с особенностями их генетической организации [17-19].

Таблица 7

Популяции *Adalia bipunctata*, не проявляющие городского меланизма

Местонахождение и год сбора	Всего изучено особей	% меланистов	Источник
Лондон	276	0,4	[21]
Прага	1100	11,1	29
Минск	83	18,2	Сборы В. П. Семейнова
Минская обл.	25	16,0	Тот же
Киев, 1917-1920	898	15,0	[9]
Елев, 1945	264	13,3	Тот же
Харьков	30	0,0	Сборы С. О. Сергиевского
Харьковская обл. (с. Палыцы, 50 км от Харькова)	30	0,0	Сборы И. А. Захарова
Воронеж	210	4,8	Тот же
Москва	12058	6,8	[9]
Петропавловск	63	11,1	Сборы С. О. Сергиевского
Алма-Ата, до 1926	122	32,0	[10]
Алма-Ата, 1972	98	33,7	Тот же

Наличие «жесткости» полиморфизма есть одно из проявлений популяционно-генетического гомеостаза, механизмы действия которого не вполне ясны. Возможно, что наличие «жесткости» полиморфизма отражает существование двух принципиально различных форм адаптации популяций к обитанию в нестабильных внешних условиях. В одних случаях адаптация популяции происходит за счет гибкой перестройки генетического состава в соответствии с изменяющимися условиями окружающей среды. В других случаях сохранение постоянства генетического состава более необходимо — адаптация популяции в целом происходит за счет физиологической адаптации отдельных особей [33].

«Жесткий» тип полиморфизма, вероятно, характерен для центральной части ареала, где вид приспособлен к обитанию в относительно стабильных внешних условиях. Сохранение пластичности генетического состава популяций обеспечивает существование вида в экстремальных условиях, поэтому «гибкий» тип полиморфизма приурочен к периферии ареала. При этом важно отметить, что географическая и экологическая периферия ареала может не совпадать [5].

Автоматическое перенесение результатов, полученных при изучении популяций в одной части ареала, на другие популяции неправомерно. Эколого-генетические популяционные исследования, затрагивающие разные части видового ареала, должны вестись с учетом возможного влияния генетического фона на степень пластичности полиморфных систем.

В настоящее время для многих полиморфных видов эколого-генетические исследования затрагивают уже не отдельные популяции, а видовой ареал в целом. В ходе таких исследований накапливается большое количество противоречий, которые имеют в основном двойное объяснение. С одной стороны, сходные популяционно-генетические явления могут вызываться действием различных факторов вследствие полуфункциональности полиморфных систем. С другой стороны, действие одних и тех же факторов на разные географические популяции может вызывать различный эффект, вследствие существования в генофонде интегративных механизмов, обуславливающих различную степень «жесткости» полиморфизма этих популяций.

### Summary

The frequency of melanism in *Adalia bipunctata* has been studied in Leningrad, Leningrad district and in several other localities in European part of the USSR.

The investigation of populations from Leningrad (81.2% of melanics), Stary Peterhof (51.9) and Gatchina (44.7%) showed no seasonal change in frequencies of red and black morphs.

The frequency of melanism ranged from 56.0 to 96.7% in Leningrad (38 localities), the highest values were found for central and north parts of the town. In Leningrad district (15 localities) we observed from 6.2 to 77.3% of melanics, their frequency decreased slowly in the south direction and more abruptly in the north one.

The percentage of melanics in Leningrad populations is stable since 1931, but melanics frequency in Gatchina (45 km south of Leningrad) and Stary Peterhof (35 km west) has increased drastically (from 9.0 to 44.7% since 1932—39 in Gatchina and from 20.9 to 54.0 since 1925 in Stary Peterhof).

An attempt is given to explain the contradictory literature data on seasonal changes and on industrial melanism of *Adalia* population from the view-point of "rigid and flexible polymorphism" conception. It is noted that populations revealed the urban melanism have habitats near the border of the species area in North Europe as well as in Middle Asia.

We dedicate this paper to the memory of Professor J. J. Lulis (1897—1979).

### УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас Ленинградской области. М., 1967. 82 с.
2. Дубинин Н. П., Трияков Г. Г. Сезонный цикл и концентрация инверсий в популяциях. — ДАН СССР, 1946, т. 52, с. 77—79.



3. Гершензон С. М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомячков (*Cricetus cricetus*).— Журн. общ. биол., 1946, т. 7, с. 97—127.
4. Захаров И. А., Сергиевский С. О. Изучение изменений в составе популяции *Adalia bipunctata* в городе Ленинграде и пригородах.— Генетика, 1978, т. 14, с. 281—284.
5. Левонтина Р. Генетические основы эволюции. М., 1978, 351 с.
6. Лус Я. Я. Наследование окраски и рисунка у божьих коровок *Adalia bipunctata* и *Adalia decempunctata*.— Труды 3-го Всеросс. съезда зоол., анат. и биол. 1928а, с. 195—196.
7. Лус Я. Я. О наследовании окраски и рисунка у божьих коровок.— Изв. Бюро ген. АН СССР, 1928б, № 6, с. 89—163.
8. Лус Я. Я. Анализ явления доминирования при наследовании рисунка элитр и переднеспинки у *Adalia bipunctata*.— Труды Лабор. ген., 1932, № 9, с. 135—162.
9. Лусие Я. Я. О биологическом значении полиморфизма окраски у двукотелной коровки *Adalia bipunctata*.— Latv. entomologs, 1961, N 4, p. 3—29.
10. Лусие Я. Я. Таксономические отношения и географическое распространение форм жуков рода *Adalia* Mulsant.— В кн.: Проблемы генетики и эволюции т. 1, 1973. (Учен. зап. Латв. гос. ун-та, т. 184, вып. 1), с. 5—128.
11. Лусие Я. Я. О систематическом положении *Adalia frigida* Schneider (Coleoptera: Coccinellidae).— Тез. докл. конфер. генет. эвол. иссл. в ЛатвССР, Рига 1976, с. 3—6.
12. Тимофеев-Ресовский Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А., Циммерман К. М. Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epilachna chrysomelina*.— Труды Ин-та биол. УФ АН СССР, 1965, т. 44, с. 27—63.
13. Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирижев Ю. М. Об адаптационном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L. — Проблемы кибернетики, 1966, вып. 16, с. 137—146.
14. Benham V. R., Lonsdale D., Muggleton J. Is polymorphism in two-spot ladybird an example of non-industrial melanism? — Nature, 1974, v. 249, p. 179—180.
15. Bengtson S.-A., Hagen R. Polymorphism in the two-spot ladybird *Adalia bipunctata* in Western Norway. — Oikos, 1975, v. 26, p. 328—331.
16. Bengtson S.-A., Hagen R. Melanism in the two-spot ladybird *Adalia bipunctata* in relation to climate in Western Norway. — Oikos, 1977, v. 28, p. 16—19.
17. Bishop J. A., Cook L. M., Muggleton J. Variation in some moths from the industrial north-west of England. — J. Linn. Soc. Lond., 1976, v. 58, p. 275—296.
18. Bishop J. A., Cook L. M., Muggleton J. The response of two-species of moths to industrialisation in north-west England. I. Polymorphism for melanism. — Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., ser. B, 1978, v. 281, p. 489—515.
19. Creed E. R. Geographic variation in the two-spot ladybird in England and Wales. — Heredity, 1966, v. 21, p. 57—72.
20. Creed E. R. Melanism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* in Great Britain. — In: Ecological Genetics and Evolution, Oxford, 1971a, p. 134—151.
21. Creed E. R. Industrial melanism in the two-spot ladybird and smoke abatement. — Evolution, 1971b, vol. 25, p. 290—293.
22. Creed E. R. Two spot ladybird as indicators of intense local air pollution. — Nature, 1971, v. 229, p. 390—391.
23. Creed E. R. Melanism in the two spot ladybird: the nature and intensity of selection. — Proc. Roy. Soc. Lond., 1975, v. 190, ser. B, p. 135—148.
24. Dobzhansky Th. The geographical variability of Coccinellidae. — Amer. Natur., 1933, v. 67, p. 97—126.
25. Dobzhansky Th. Rigid vs. flexible chromosomal polymorphism in *Drosophila*. — Amer. Natur., 1962, v. 96, p. 321—328.
26. Dobzhansky Th. Evolutionary oscillations in *Drosophila pseudoobscura*. — In: Ecological Genetics and Evolution, Oxford, 1971, p. 109—133.
27. Hawkes O. A. M. The distribution of the ladybird *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera). — Ent. Mon. Mag., 1927, v. 6, p. 262—266.
28. Honěk A. Variability and genetic studies. — In: J. Hodek. Biology of Coccinellidae. Prague, 1973, p. 56—69.
29. Honěk A. Colour polymorphism in *Adalia bipunctata* in Bohemia (Coleoptera: Coccinellidae). — Ent. Germ., 1975, Bd. 1, p. 293—299.
30. Jones J. S. Ecological genetics of the snail *Cepaea nemoralis* at the northern limit of its range. — Heredity, 1973, v. 31, p. 201—211.
31. Jones J. S., Leith B. H., Rawlings P. Polymorphism in *Cepaea*: a problem with too many solutions. — Ann. Rev. Ecol. and Syst., 1977, v. 8, p. 109—143.
32. Lees D. R., Creed E. R., Duckett J. C. Atmospheric pollution and industrial melanism. — Heredity, 1973, v. 30, p. 227—232.

- Lewontin R. C. The adaptations of populations to varying environments. — Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 1957, v. 22, p. 395—408.
- 34 Mader S. Evidenz der palaarktischen Coccinelliden und ihrer Abberationen in Wort un Bild, I Teil Epilachnini, Coccinellini, Halizini, Svnovichini. — Wienn (1926—1936) und Tropau (1937).
- 35 Marriner T. F. A hybrid coccinellid. — Ent. Record., 1926, v. 38, p. 81—83.
- 36 Meissner O. Die Relative Häufigkeit der Varietäten von *Adalia bipunctata* L. (1908—1909). — Z. wiss. Insect., 1910, Bd. 6, S. 98—101.
- 37 Muggleton J. Selection against the melanic morphs of *Adalia bipunctata* L. (two spot ladybird): review and some new data. — Heredity, 1978, v. 40, p. 269—280.
- 38 Muggleton J. Non-random mating in wild populations of polymorphic *Adalia bipunctata*. — Heredity, 1979, v. 42, p. 57—65.
- 39 Muggleton J., Lonsdale D., Benham B. R. Melanism in *Adalia bipunctata* L. (Col., Coccinellidae) and its relationship to atmospheric pollution. — J. Appl. Ecol., 1975, v. 12, p. 465—471.
- 40 Scali V., Creed E. R. The influence of climate on melanism in the two spot ladybird, *Adalia bipunctata*, in central Italy. — Trans. Roy. Soc. Lond., 1975, v. 127, p. 163—169.
- 41 Steward R. C. Industrial and non-industrial melanism in the pappered moth, *Biston betularias* (L.). — Ecol. Entom., 1977, v. 2, p. 231—243.
- 42 Timofeev-Ressovsky N. W. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*. — Biol. Zbl., 1940, Bd 60, S. 130—137.

## ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ СОРТОВ ЯЧМЕНЯ ПОСЛЕ ОДНОКРАТНОЙ И МНОГОЛЕТНЕЙ ОБРАБОТКИ ИХ ГЕРБИЦИДАМИ

Г. А. КИРИЛЛОВА, А. А. ПЕТУНОВА,  
Л. ТУРЕ, Т. С. ФАДЕЕВА

В связи с широким применением в разных отраслях народного хозяйства различных химических веществ все большую актуальность приобретает проблема охраны окружающей среды, поскольку многие из используемых соединений, как оказалось, являются не только токсичными, но и мутагенными. По способности к засорению окружающей среды первое место в настоящее время занимают пестициды, производство которых возрастает с каждым годом [1]. Широкое их использование позволило достичь несомненных успехов в сельском хозяйстве, они имеют большое экономическое значение, сберегая значительную часть урожая. Однако, как показано в работах Всесоюзного института защиты растений, кафедры химических средств защиты растений ТСХА и др., неправильное применение пестицидов может иметь отрицательные последствия. В связи с этим необходима разработка рациональных методов их применения. Одновременно важно вести разработку специальных тестов, позволяющих проводить оценку не только токсичности, но и мутагенности пестицидов.

Особое место среди пестицидов занимают гербициды, используемые в борьбе с сорняками. Эти вещества, будучи губительными для сорняков, не должны оказывать повреждающего влияния на обрабатываемое культурное растение, т. е. должны обладать высокой специфичностью действия. Хотя ассортимент гербицидов в настоящее время достаточно разнообразен, однако в практике часто ежегодно проводят обработку посевов одними и теми же гербицидами. Это может отразиться на составе сортовых популяций, так как гербициды обладают и цитогенетическим, и генетическим эффектами [4, 12, 11, 13]. Обработка гербицидами может привести к повреждению отдельных растений популяции и