

КОРСУН Олег Валерьевич

На правах рукописи

УДК 574.3:575.2

**ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПО-
ЛИМОРФНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ**

(на примере жесткокрылых)

03.00.16 - экология

А в т о р е ф е р а т

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург - 1999

Работа выполнена в Уральском государственном университете им. А. М. Горького и в Забайкальском государственном педагогическом университете им. Н. Г. Чернышевского

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор Новожинов Ю.И.

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук Васильев А. Г.
кандидат биологических наук Максимов С. А.

Ведущая организация:
Челябинский государственный педагогический университет

Защита состоится " ____ " _____ 199 г. в ____ часов на заседании диссертационного совета Д 002.05.01 в Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан " ____ " _____ 199 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

М. Г. Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Со времени возникновения синтетической теории эволюции известно, что в природе нет, и не может быть генетически мономорфных видов. Изменчивость в природных популяциях основательно изучена для ряда видов насекомых, особенно на примере аллозимного и инверсионного полиморфизма. В то же время морфологический полиморфизм, степень выраженности которого в популяциях различных видов может очень сильно варьировать, подробно изучен на сравнительно небольшом количестве видов и далеко не всегда находит адекватное объяснение своему происхождению. Концепция коадаптированного гено- и фенотипа популяций позволяет предполагать неслучайный характер полиморфной популяционной структуры. Тем большую важность приобретает проблема выяснения взаимоотношений между структурой полиморфных популяций и географической и экологической спецификой региона обитания.

Первые подробные исследования эколого-географической изменчивости в популяциях различных видов жесткокрылых связаны с именами Ф. Г. Добржанского и Н. В. Тимофеева-Ресовского, впервые показавших закономерности пространственной и сезонной изменчивости рисунка надкрылий на примере некоторых видов кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae). Эти работы привлекли внимание к проблеме эволюционного значения полиморфизма, как фактора популяционной адаптивности.

Выявление закономерностей хорологических изменений популяционной структуры вида является первым этапом на пути раскрытия внутренних связей, формирующих как фенотипическое разнообразие внутри популяции, так и физиологические механизмы реагирования популяционной структуры на пространственную и временную динамику условий среды. Фенотипическая изменчивость, по сути, маркирует гомеостатическую реакцию популяций на средовую специфику. Следовательно, изучение пространственной динамики таких изменений является одним из эффективных путей понимания механизмов взаимодействия популяции со средой. Изучение различных диапазонов изменчивости популяций в пределах видового ареала может способствовать выяснению центров происхождения видов и пониманию особенностей процессов видообразования. Важную роль может играть исследование эколого-географической изменчивости фенотипа популяций при рассмотрении проблем заполненности экологических ниш и функциональной роли вида в биоценозе. Перспек-

тивным представляется выяснение зависимости изменений фенотипической структуры популяций от степени антропогенного пресса на экосистемы, что может служить одним из возможных методов при мониторинге сообществ.

Цели и задачи исследования. Целью данной работы являлось изучение экологических и географических особенностей динамики фенотипической структуры популяций на примере 11 полиморфных видов жесткокрылых. Основное внимание уделялось рассмотрению фенооблика популяций из регионов, где ранее подобные исследования не проводились, в первую очередь, Восточной Сибири. В ходе исследования ставились следующие задачи:

- выделение морф, характерных для популяций указанных видов, и выяснение особенностей их распределения на возможно большем количестве выборок из географически и экологически различающихся участков ареала;
- разработка подходов к анализу популяционной изменчивости данных полиморфных видов;
- оценка фенотипического своеобразия популяций в пределах видовых ареалов;
- сравнение диапазонов популяционной изменчивости видов в зависимости от расположения популяции по отношению к границам ареала;
- оценка возможного влияния популяционной изменчивости на протекание микроэволюционных процессов в популяциях рассматриваемых видов.

Научная новизна и значимость работы. Работа содержит оригинальные данные по изменчивости окраски и рисунка покровов жесткокрылых. Такие виды как адония степная (*Adonia amoena* Fald.) и гоппия золотистая (*Hoplia aureola* Pall.) впервые предложены в качестве удобных полиморфных объектов для популяционных исследований. Для данных видов впервые выяснен диапазон изменчивости по материалам популяций из различных точек ареала. Изменчивость остальных видов рассматривалась главным образом на примере популяций Забайкалья и других регионов Сибири, в которых ранее подобные исследования не проводились. Предложен метод описания многоэлементных рисунков покровов жесткокрылых. Для рассмотренных видов установлены значения сходства между популяциями из географически и экологически различающихся регионов. С помощью метода кластерного анализа выявлены

уровни сходства популяций и особенности пространственной динамики их полиморфной структуры для различных видов. Показана связь таких особенностей со спецификой экологии данных видов. Показана динамика внутривидового разнообразия в зависимости от центрального или периферического расположения популяции в пределах видового ареала. Специфика популяционной изменчивости рассматриваемых видов связывается со степенью их вагильности. Для сравнения степени меланизованности надкрылий жуков в популяциях впервые предложена методика нахождения показателей меланизованности надкрылий. Рассматривается связь между пространственной динамикой степени меланизованности рисунка покровов жесткокрылых и влиянием ряда климатических факторов. Для описываемых видов рассмотрено возможное влияние особенностей экологии полиморфных видов на направления протекания микроэволюционных процессов.

Практическая значимость. Научные итоги работы используются при чтении лекционных курсов, в процессе учебно-полевых практик по генетике, на практических занятиях и при подготовке курсовых и дипломных работ на естественно-географическом факультете Забайкальского государственного педагогического университета. На базе рассматриваемых материалов изменчивости гоплии золотистой разработаны методические рекомендации, используемые с 1992 года в период учебно-полевой практики по генетике.

Предложенная методика определения показателя меланизованности надкрылий позволяет с высокой степенью надёжности сравнивать различные выборки по степени меланизации надкрылий особей в популяциях и может быть использована для дальнейшего более глубокого изучения популяционной изменчивости как данных, так и многих других видов насекомых.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. В группе модельных видов семейств Coccinellidae, Scarabaeidae и Cerambycidae наибольшей клинальностью изменений частот фенотипов в пределах ареалов характеризуются виды, относящиеся к сем. Coccinellidae. Для них характерно значительное сходство фенотипической структуры географически близких популяций вне зависимости от различий в экологических условиях их расположения. Наиболее слабыми проявлениями географических закономерностей популяционной измен-

чивости среди рассматриваемых видов характеризуется гоплия золотистая (*Hoplia aureola* Pall., сем. Scarabaeidae). Специфика пространственной динамики популяционной изменчивости рассматриваемых видов определяется такими особенностями экологии насекомых как размеры популяций и степень обмена генетической информацией между ними (способность к значительным перелётам, тип ареала, приспособленность к существованию в различных стациальных условиях).

2. Впервые отмеченная Ф. Г. Добржанским (Dobzhansky, 1933) тенденция усиления меланизированности надкрылий в популяциях кокцинеллид в сторону Северо-Восточной Азии может подтверждаться и для видов других семейств (*H. aureola*). Центр наибольшей меланизации надкрылий жуков должен быть расширен за счёт включения в него Забайкалья. Для некоторых видов наблюдается корреляция между снижением температуры и влажности и усилением меланизации надкрылий особей в популяциях.
3. Различия в уровнях реализации фенотипа в центре и на периферии ареалов у различных видов жесткокрылых проявляются в разной степени выраженности процессов мономорфизации периферических популяций, начиная со снижения на периферии величин показателей внутривидового разнообразия при сохранении значений уровней реализации фенотипа. Крайние варианты таких процессов реализуются у видов, сохраняющих полиморфные популяции переходного типа лишь в ограниченной зоне контакта между группами мономорфных популяций.

Апробация работы. Материалы, положенные в основу работы, докладывались на 14 Всесоюзной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» (Новосибирск, 1986 г.), научных семинарах кафедры зоологии (1991, 1992 гг.) и ежегодных научных конференциях естественно-географического факультета Читинского государственного педагогического института и Забайкальского государственного педагогического университета (1993-1998 г.), на Региональной конференции «География и экология Забайкалья» (Чита, 1994), Региональной конференции «Энтомологические исследования в Байкальском регионе» (Иркутск, 1997).

Публикации материалов исследования. По теме диссертации опубликовано 6 печатных работ.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 153 страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 глав, выводов и списка использованной литературы, включающей 211 источников, в том числе 72 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 25 рисунками и 20 таблицами.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обсуждается актуальность работы, излагаются ее цели и задачи.

Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ АНАЛИЗ И ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ.

Особенности хорологических изменений фенотипической структуры популяций жесткокрылых рассматривались в литературе на примерах полиморфных видов различных семейств. Однако сложность проведения обширных исследований позволила проследить такие изменения в пределах значительной части ареала лишь для сравнительно небольшого числа видов. В еще меньшей степени к настоящему времени оказались изучены наследственные и физиологические основы таких изменений. Для жесткокрылых следует в первую очередь отметить исследования некоторых видов сем. коровок (*Coccinellidae*). На примере двуточечной коровки впервые удалось показать наследственную природу рисунка надкрылий жуков, выяснить системы доминирования при наследовании различных типов рисунков (Лус, 1928, 1932, 1947а, 1947б; Лусис, 1976). Наиболее подробно описана феногеография европейских популяций данного вида, а также механизмы, определяющие структуру полиморфных популяций (Захаров, 1990; Захаров, Сергиевский, 1978, 1980, 1983; Сергиевский, Захаров, 1981, 1983, 1989; Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966; Creed, 1966, 1971а, 1971б, 1974, 1975; Honek, 1975; Timofeeff-Ressovsky, 1940 и др.). В меньшей степени изучены популяции коровки двуточечной из других регионов. По материалам из Сибири известны лишь фрагментарные данные (Лусис, 1961, 1973).

Среди других видов кокцинеллид особенности наследования признаков и полиморфная структура популяций наиболее подробно описаны у хармонии аксирисовой (Воронцов, Блехман, 1986; Холин, 1988, 1990; Dobzhansky, 1924; Komai, 1956; Komai, Chino, 1969; Komai, Chino, Hosino, 1950; Komai, Hosino, 1951; Tan, 1946, 1949), однако даже в широтном направлении не все регионы являются в достаточной степени изученными. Наиболее полные данные, посвященные географической изменчиво-

сти различных видов коровок, приводятся Ф. Г. Добржанским (Dobzhansky, 1933). Данным автором показана встречаемость некоторых морф и групп морф в совокупных выборках ряда регионов Палеарктики, установлена закономерность, выражающаяся в постепенном увеличении доли меланистических морф в направлении Северо-Восточной Азии. Важные дополнения, касающиеся влияния экологических факторов на проявление географической изменчивости в популяциях кокцинеллид, сделаны Крыльцовым (1956).

В главе дана характеристика степени изученности указанных и других полиморфных видов жесткокрылых, выделены основные проблемы, на которых было заострено внимание исследователей. Отдельно показаны различия в подходах к проблеме изменения диапазонов популяционной изменчивости в зависимости от расположения популяции в ареале. Делается вывод о недостаточной изученности рассматриваемой проблемы, необходимости накопления фактического материала и дальнейшего углубления популяционных исследований, которые должны быть направлены как на продолжение изучения географически и экологически различающихся популяций уже рассматривавшихся видов, так и на включение в сферу популяционных исследований новых полиморфных видов.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.

В качестве материала рассматриваются выборки 11 видов жесткокрылых (Coleoptera), характеризующихся полиморфной структурой популяций. Среди представленных видов шесть могут быть отнесены к числу палеарктических или голарктических: коровка изменчивая (*Adonia variegata* Goeze), коровка великолепная (*Coccinella magnifica* Redt.), коровка глазчатая (*Anatis ocellata* L.), пропиля 14-точечная (*Propylaea quatuordecimpunctata* L.), усач изменчивый (*Brachyta interrogationis* L.), восковик перевязанный (*Trichius fasciatus* L.). Ареалы пяти видов (гоплии золотистой (*Noplia aureola* Pall.), восточносибирского подвида коровки двуточечной (*Adalia bipunctata fasciatorpunctata* Fald.), хармонии аксирисовой (*Harmonia axyridis* Pall.), коровки поперечнопятнистой (*Coccinella transversoguttata* Fald.) и адонии степной (*Adonia amoena* Fald.)) ограничены восточными областями Палеарктики. Наибольшее внимание уделялось рассмотрению фенооблика популяций тех регионов, где ранее подобные исследования не проводились, в первую очередь Восточной Сибири.

В качестве источников материала привлекались как собственные сборы, так и ряд других данных. В общей сложности в процессе подготовки работы было просмотрено 13 912 экземпляров жуков, объединённых в 105 выборок. В связи со значительной удалённостью точек сборов каждого из описываемых видов друг от друга, все полученные выборки рассматривались как относящиеся к различным популяциям.

Для сравнения между собой частот фенотипов в различных популяциях использовалась формула индекса сходства Чекановского–Сьеренсена (форма В) (Песенко, 1982). Значения данного показателя применялись для построения дендрограмм кластерного анализа методом средней связи (Дюран, Оделл, 1977). При сравнении некоторых популяций использовался метод хи-квадрат в форме, применимой к сравнению двух эмпирических взвешенных рядов разного объема (Зайцев, 1991). Для определения диапазона изменчивости в популяциях использовались показатели внутри-популяционного разнообразия (среднее число фенотипов) и доли редких морф (Животовский, 1980, 1991).

В процессе сравнения популяций полиморфных видов наибольшую трудность представляет работа с мультивариационной изменчивостью, особенно в тех случаях, когда число морф может достигать нескольких десятков и более. Так, по литературным и собственным материалам выделено более 200 морф рисунка надкрылий гоплии золотистой, более 160 морф усача изменчивого, более 50 морф коровки глазчатой и пропилии 14-точечной, более 40 морф коровки изменчивой. В случаях мультивариационного полиморфизма частоты многих морф оказываются невысокими, что затрудняет сравнение выборок. Существенную помощь в последнем случае может оказать метод объединения морф, сходных по количеству меланистических элементов, формирующих данный рисунок. Вслед за Яблоковым, Лариной (1985) и Васильевым (1988) мы рассматриваем в качестве таких элементов каждый минимальный дискретный признак (фен), представленный в большинстве рисунков пятном или перемычкой, соединяющей отдельные пятна. В таком случае большое количество морф оказывается сгруппированным в существенно меньший набор классов, содержащих морфы с одинаковым количеством дискретных элементов. Так, все морфы гоплии золотистой оказалось возможным объединить в 14 классов, 53 морфы коровки глазчатой – в 18 классов, 42 морфы коровки изменчивой – в 8, а 11 морф адонии степной – в 5 классов. При группировке морф в классы, однако, теряется часть информации о спе-

цифике фенотипической структуры, поэтому данный метод может применяться лишь в случае неприменимости или неудобства других методов характеристики и сравнения полиморфных популяций.

В качестве показателя, характеризующего относительную меланизированность надкрылий жуков в популяции, мы предлагаем использовать величину средних взвешенных значений от числа дискретных элементов рисунка и обозначаем её как показатель меланизированности надкрылий (МН). При нахождении величин показателя использовались общепринятые формулы нахождения средних взвешенных (Зайцев, 1984). Величина данного показателя будет возрастать с увеличением общего числа пятен и перевязей у особей выборки. Мы считаем, что применение фенетического подхода через определение показателя меланизированности надкрылий может способствовать получению более объективной информации о фенотипической структуре популяции. Подобная методика достаточно корректна и удобна, применима при изучении изменчивости практически любых видов насекомых, рисунок тела которых может быть разбит на некоторое число достаточно однородных дискретных элементов (фенов). В этом случае каждый класс объединяет морфы с одинаковым количеством дискретных элементов, а число их будет соответствовать номеру класса. Таким образом, показатель меланизированности надкрылий зависит от количества дискретных элементов, формирующих рисунок, и может достаточно объективно характеризовать популяцию по степени преобладания в ней светлоокрашенных или тёмноокрашенных морф.

Глава 3. ОСОБЕННОСТИ ПОЛИМОРФНОЙ СТРУКТУРЫ РАССМАТРИВАЕМЫХ ВИДОВ.

Любой полиморфный вид характеризуется проявлением специфических особенностей формирования элементов фенотипического комплекса. В связи с этим в данной главе ставилась задача выяснения и описания диапазонов изменчивости и частот встречаемости отдельных морф на основе материалов из изученных популяций. Глава иллюстрирована рисунками, отражающими диапазоны изменчивости, полученные при рассмотрении популяций из различных частей видовых ареалов. Для каждого из видов даётся характеристика особенностей проявления их популяционной измен-

чивости, описывается диапазон изменчивости, известный для вида в целом, а также выявленный на материалах рассматриваемых популяций.

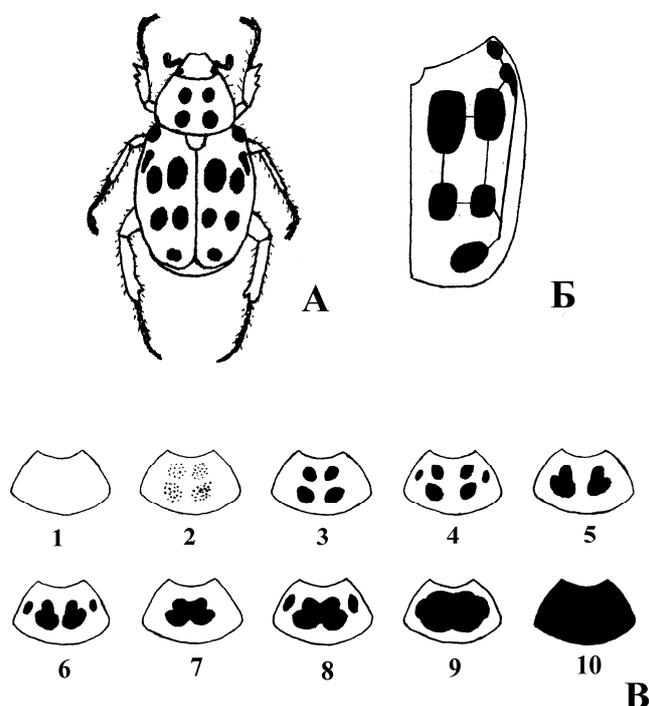


Рис. 1. Изменчивость гоплии золотистой:

А. общий вид имаго;

Б. схема расположения пятен и перевязей на надкрыльях;

В. изменчивость рисунка переднеспинки.

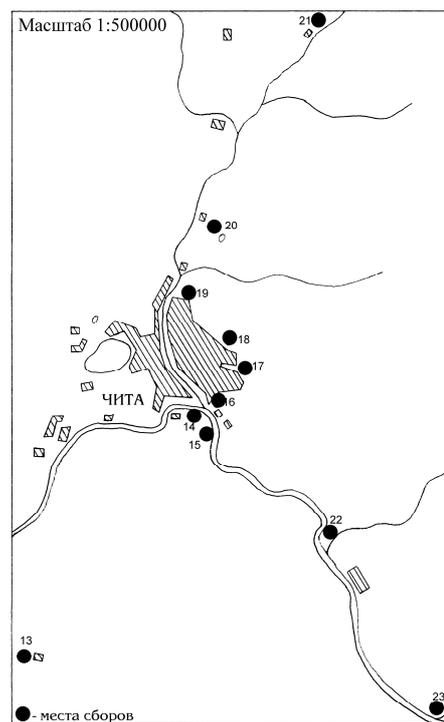


Рис. 2. Расположение мест сборов гоплии золотистой в окрестностях г. Читы.

Изменчивость гоплии золотистой рассматривалась по трём наиболее ярко выраженным полиморфным признакам, таким как окраска надкрылий (жёлтая (жёлто-бурая), зелёная (серо-зелёная), голубая, серая и коричневая), рисунки переднеспинки (10 морф) и надкрылий жуков.

Рисунок надкрылий формируется сложным набором пятен и перевязей (рис. 1). Число морф в данном случае может быть настолько велико, что полиморфизм по своим особенностям приближается к типу непрерывной изменчивости. В связи с затруднённой выделением отдельных морф производилось объединение их в группы со сходным числом меланистических элементов. В наиболее простом случае, согласно Медведеву (1952), возможно совершенное отсутствие рисунка на надкрыльях, которые оказываются полностью покрытыми светлыми чешуйками. Судя по имеющимся в нашем распоряжении и просмотренным музейным экземплярам, такие особи более характерны для крайней восточной (Приморье) и в меньшей степени западной части

ареала. В Восточной Сибири преобладают особи, характеризующиеся усилением и разнообразием тёмного рисунка надкрылий.

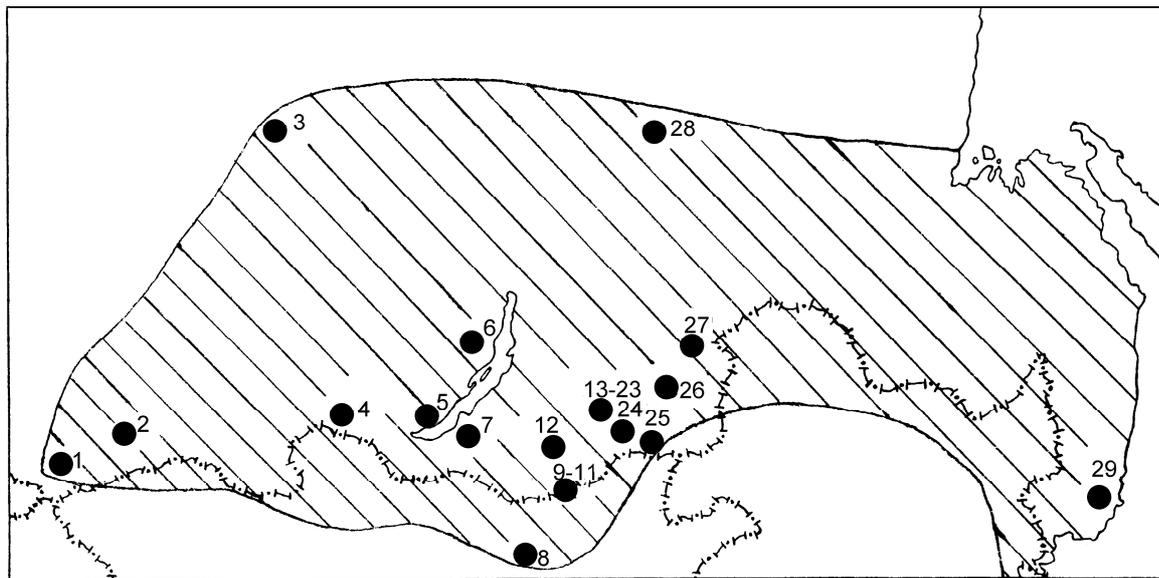


Рис. 3. Ареал и места сборов гоплии золотистой.

Основными биотопами вида являются луга, остепнённые южные склоны в понижениях и по руслам рек, редко агроценозы. Часто популяции бывают разделены лесными массивами, элементами рельефа и водоёмами. Это обуславливает наличие островных и ленточных популяционных ареалов. Невысокие лётные качества имаго также существенно ограничивают межпопуляционные контакты. Жуки обычно держатся группами, редко удаляются от мест выхода из куколок, питаются как листвой, так и генеративными органами травянистых растений и кустарников. Зачастую это те же растения, на корнях которых питаются личинки. Разовые полеты жуков редко превышают 10-20 метров. Данные особенности позволяют предполагать, что размеры популяций гоплии золотистой должны быть относительно невелики в сравнении с популяциями таких хорошо летающих жуков как рассматриваемые виды божьих коровок. В работе представлены результаты, полученные по материалам, собранным как в центральной части (Прибайкалье, Западное и Восточное Забайкалье), так и на периферии ареала. Вслед за Майром (1968) мы разграничиваем собственно краевые и периферические популяции, связанные с какой-нибудь естественной преградой. К первым можно отнести выборки гоплии золотистой, полученные с Алтая (1), Эвенкии (3), Якутии (28), Монголии (8), Южного Забайкалья (25), возможно, также выборку из Приморья (29). Наряду с географически удаленными друг от друга популяциями, рас-

считается группа из 11 выборок (13-23), собранных на небольшом удалении друг от друга (окрестности г. Читы). Расстояние между наиболее удаленными популяциями данной группы не превышает 60 км. Все выборки делались в сходных условиях, на полянах и участках сухих лугов в окружении смешанных и сосновых лесов в период дополнительного питания имаго. Такие участки приурочены, главным образом, к межгорным понижениям и долинам рек, разделенным облесенными сопками, что определяет их островной и ленточный характер. Учитывая данное обстоятельство, а также низкую способность жуков к полетам, а, следовательно, малые радиусы индивидуальной активности, можно предположить, что даже наиболее близкорасположенные популяции данной группы (например, 14 и 15, 17 и 18) в значительной степени изолированы друг от друга.

Далее в главе даётся характеристика фенооблика популяций других рассматриваемых видов.

По результатам проведенных исследований можно выделить заметное своеобразие фенооблика всех представленных видов. В одном случае полиморфный рисунок может определяться количеством и расположением как пятен, так и перевязей (коровка изменчивая, коровка великолепная, гоплия золотистая), либо преимущественно перевязей (адония степная, коровка поперечнопятнистая). Для ряда видов можно отметить, что на одной части ареала рисунок большинства особей в популяциях создаётся почти исключительно пятнами (европейские популяции коровки изменчивой и коровки глазчатой, забайкальские популяции усача изменчивого), в то время, как на другой части ареала может происходить усложнение рисунка за счет включения в него перевязей (восточноазиатские популяции коровки изменчивой и коровки глазчатой, европейские и западносибирские популяции усача изменчивого). Рисунки различных морф восковика перевязанного отличаются главным образом формой поперечных перевязей. Наконец, для ряда видов могут быть характерны дискретности иного порядка. Различные морфы коровки двуточечной и хармонии аксирисовой отличаются генетически детерминированными изменениями всего рисунка надкрылий в целом (Лусис, 1973; Komai, 1956), причем рисунок надкрылий каждой морфы не может быть подвергнут дальнейшему дроблению с целью выделения элементарных фенотипических вариаций и должен рассматриваться как неделимая дискретная единица (фен). Тем не менее, несмотря на внешнее несходство различных вариантов реализации видовых

фенофондов, все представленные виды характеризуются общей особенностью, проявляющейся в дискретности морф. Различия связаны главным образом с тем, что она может носить характер дискретности первого порядка (для коровки двуточечной, гармонии аксирисовой, гоплии золотистой (окраска надкрылий и рисунок переднепинки)), либо дискретности второго порядка для остальных видов, что позволяет рассматривать такие морфы не как отдельные феновариации, а в качестве комплекса фенотипов, формирующих рисунок. Подобные отличия не носят принципиального характера, так как не затрагивают генетические и физиологические основы формирования рисунка и не препятствуют сравнительному анализу популяционной изменчивости.

Глава 4. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИЯМИ ПОЛИМОРФНЫХ ВИДОВ.

Внимание исследователей к изучению географических различий внутривидового характера связано с важностью выяснения связей географических и экологических характеристик регионов с особенностями распределения внутривидовых признаков, что в свою очередь может способствовать установлению степени влияния отдельных эволюционных факторов на их формирование. Так как в данном случае объектом исследования являются популяции, содержащие хорошо определяемые морфы, мы имеем возможность попытаться выяснить связь между распределением морф и изменениями комплекса внешних условий, в чём и состоит особенность нашего подхода к изучению географической изменчивости. В главе рассматриваются экологические и географические особенности динамики структуры полиморфных популяций с использованием как соотношения встречаемости различных морф, так и изменения степени меланизованности надкрылий, выражающейся в различной встречаемости меланистических элементов рисунка.

Для гоплии золотистой характерно независимое изменение всех трёх признаков в пределах ареала, причём даже резкие изменения частот морф одного признака никак не сказываются на частотах морф других признаков. Не удалось обнаружить случаи проявления у данного вида географически протяжённой клинальной изменчивости.

В то же время отмечено некоторое увеличение доли жёлтоокрашенных и снижение доли голубых морф в более влажных регионах. Так, величина коэффициента корреляции (r) между таким фактором как количество дней с осадками 0,1 мм и более

и долей жёлтых жуков составила 0,64, $p < 0,0001$, долей голубых жуков – -0,59, $p < 0,001$.

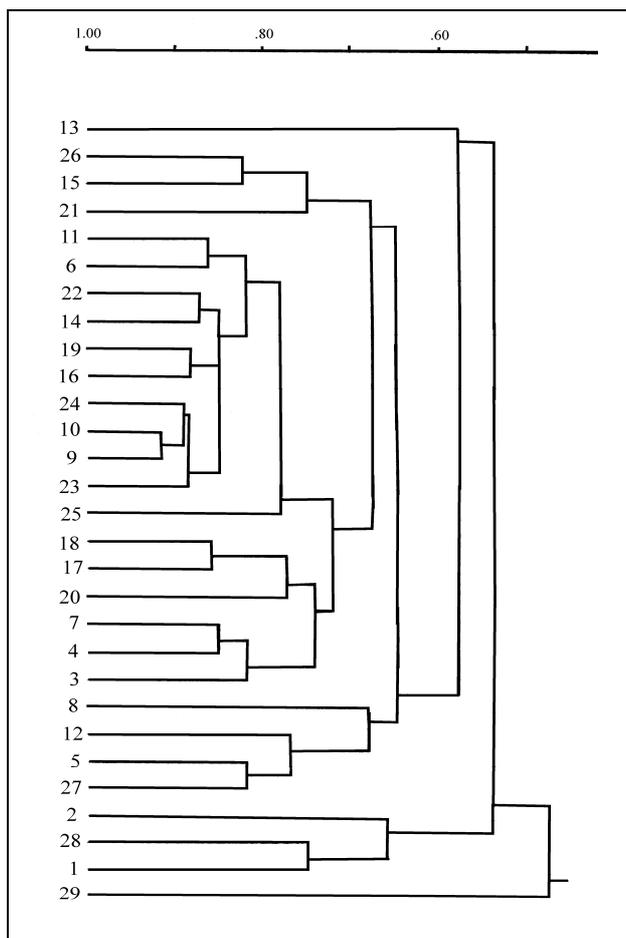


Рис. 4. Дендрограмма сходства популяций гоплии золотистой по трём признакам (нумерация выборок по рис. 2-3).

Все представленные виды кокцинелид демонстрируют значительное сходство между географически более близкими популяциями, даже взятыми из пунктов с резко различающимися экологическими условиями, и клинальность изменений в макрогеографическом масштабе. Так, восемь выборок адонии степной имеют тем большие отличия, чем значительнее они разделены географически (рис. 5). Значение коэффициента корреляции (r) фенетических и географических дистанций между всеми выборками составило 0,87, $p < 0,05$. Фенотипически наи-

более обособлена самая западная популяция 8, которая одновременно содержит самое большое количество светлоокрашенных морф. Кроме отличий в частотах отдельных морф можно отметить и неравноценность фенофона популяций. Так, в выборках из Якутии оказалась совершенно не представлена морфа 1, зато с высокой частотой отмечена морфа 4, не известная или редкая в других популяциях.

Таким образом, в группе рассматриваемых видов можно наблюдать разные варианты динамики частот морф между популяциями различных регионов. Крайним вариантом, по всей видимости, следует считать изменчивость в популяциях гоплии золотистой, для которой характерны как значительные перепады частот морф даже между географически близкими популяциями, так и примеры сходства частот отдельных признаков между популяциями из удаленных друг от друга точек. С другой стороны все рассмотренные виды кокцинелид демонстрируют значительное сходство между географически более близкими популяциями, даже взятыми из пунктов с резко различающимися экологическими условиями, и клинальность изменений в макрогеографическом масштабе. Такие виды как восковик перевязанный и усач изменчивый,

судя по всему, проявляют особенности, промежуточные между изменениями фенотипических структур вышеуказанных видов.

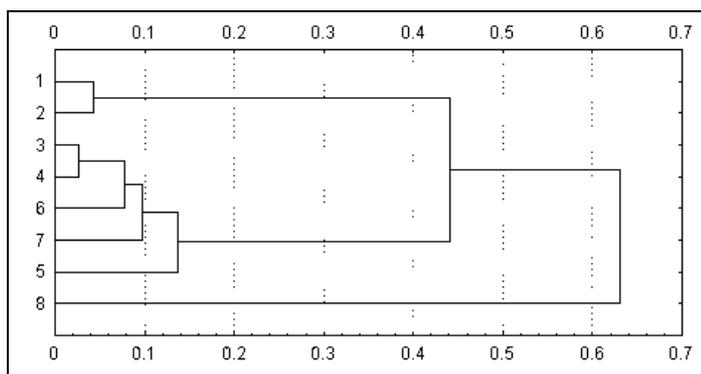


Рис. 5. Дендрограмма сходства популяций адоны степной. Места сборов: 1. Якутия, Новопокровское; 2. Якутия, Амга, р. Крестях; 3. Чит. обл., Чита, парк областной станции юннатов; 4. Чит. обл., Чита, Батарейная сопка; 5. Чит. обл., Могойтуйский р-н, с. Могойтуй; 6. Чит. обл., Ононский р-н, Нижний Цасучей; 7. Монголия, Центр. аймак, Сонгино; 8. Красноярск. край, Бунбуй.

Безусловно, что на формирование фенооблика популяций оказывает одновременное влияние комплекс различных эволюционных факторов. Можно предположить, однако, что приведённые выше примеры различных вариантов пространственной динамики фенотипической изменчивости по своему проявлению могут быть в значительной степени связаны с различиями в уровнях генных потоков между популяциями, проявляющимися через радиусы индивидуальной активности и размеры популяций различных видов. Так, голия золотистая характеризуется малой вагильностью и сравнительно небольшими размерами популяций, что связано с узкой приуроченностью жуков к луговым и луговостепным стациям, часто имеющим островной характер в пределах лесной и лесостепной зон Северной Азии. Этому способствует и полифагия личинок и имаго, снижающая конкуренцию за пищевые ресурсы и лишаящая жуков необходимости совершать перелеты в поисках пищи. В противоположность этому виды сем. *Coccinellidae* характеризуются высокой вагильностью, связанной с поисками пищи и мест для зимовки. Следовательно, стабилизация популяционных феноконплексов в данном случае должна идти при гораздо более высоких уровнях межпопуляционных контактов и проявляться в большей степени сходства между соседними популяциями. В связи с вышеизложенным следует предполагать, что пространственная неоднородность популяционной изменчивости может находиться под влиянием таких особенностей экологии насекомых, проявления которых определяют размеры популяций и степень обмена генетической информацией между ними.

Связь степени меланизованности покровов с географическим положением популяции изучалась через нахождение среднего арифметического взвешенного ряда (МН – показатель меланизованности надкрылий).

На большей части ареала гоплии золотистой популяции данного вида характеризуются какой-либо слабой зависимостью между их географическим расположением и степенью меланизованности надкрылий. Выборки из географически достаточно близких районов могут давать заметные различия величин МН. В то же время на некоторых участках ареала вида можно предполагать клинальность изменений степени меланизованности рисунка (рис. 6). Так, для группы забайкальских популяций характерно некоторое посветление рисунка надкрылий в более южных степных районах: Чита (9,5-12,1) – Тыргетуй (9,4) и Кыра (9,5-9,8) – Нижний Цасучей (8,1) – Монголия, р. Тола (8,0). Данная особенность, однако, не носит черты строгой закономерности. Наиболее светлоокрашенной оказалась приморская популяция из региона с самым влажным климатом.

Табл. 1. Значения коэффициентов корреляции (r) между величинами показателей меланизованности надкрылий (МН) и климатическими условиями обитания популяций различных видов: 1. *Adonia variegata* L.; 2. *Adonia amoena* Fald.; 3. *Propylaea quatuordecimpunctata* L.; 4. *Anatis ocellata* L.; 5. *Hoplia aureola* Pall.

* – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,005$; **** – $p < 0,001$.

ФАКТОР \ ВИД	1	2	3	4	5
Средняя температура воздуха (июль)	-0,51	-0,26	-0,33	-0,60	-0,16
Годовая амплитуда температуры воздуха	0,88****	0,79	0,62	0,44	0,18
Суммы температур воздуха за период с устойчивой температурой выше 10 ⁰ С	-0,38	-0,42	-0,36	-0,40	-0,15
Число дней в году со средней суточной температурой воздуха выше 0 ⁰ С	-0,70****	-0,67	-0,42	-0,61	-0,34
Число дней в году со средней суточной температурой воздуха выше 5 ⁰ С	-0,71****	-0,57	-0,62	-0,77	-0,61**
Число дней в году со средней суточной температурой воздуха выше 10 ⁰ С	-0,77****	-0,31	-0,59	-0,71	-0,67***
Число дней в году со средней суточной температурой воздуха выше 15 ⁰ С	-0,67****	0,52	-0,64	-0,73	-0,42*
Средняя длительность безморозного периода	-0,68****	-0,08	-0,54	-0,70	-0,21
Количество осадков в течение года	-0,13	-0,71	-0,69	-0,43	-0,37
Количество осадков в тёплый период	0,30	-0,68	0,09	0,00	-0,39*
Число дней с осадками 0,1 мм и более	-0,37	-0,19	-0,59	-0,95*	-0,11

В связи с тем, что в качестве основных факторов, способных влиять на степень меланизованности покровов жесткокрылых, рассматриваются температура и влажность (Dobzhansky, 1933), были подсчитаны корреляции между величинами показателей меланизованности надкрылий особей в ряде популяций и значениями некоторых климатических факторов. По мнению Ф. Добржанского меланизованность надкрылий увеличивается в направлении от жарких и сухих к более холодным и влажным местообитаниям. Для пяти различных видов, относящихся к двум различным семействам, изменчивость которых удобно описывать с помощью показателей

МН, были получены близкие результаты (табл. 1). Для двух видов, представленных наибольшим количеством выборок, отмечено наличие отрицательной корреляции между значениями МН и такими показателями как число дней в году с высокими средними суточными температурами воздуха. В подтверждение выводов Ф. Добржанского говорит и наличие значительной положительной корреляции между меланизацией надкрылий и годовой амплитудой температуры воздуха (для *A. variegata*). Виды, представленные меньшим числом выборок, характеризуются сходными показателями на более низких уровнях статистической значимости.

В то же время в некоторых случаях показано наличие определённой отрицательной корреляции между усилением меланистического рисунка надкрылий жуков и годовой суммой осадков, а также числом дней в году с осадками не менее 0,1 мм. Таким образом, можно предполагать посветление рисунка надкрылий жуков в более влажных местообитаниях.

Глава 5. ОСОБЕННОСТИ ПОЛИМОРФИЗМА В ЦЕНТРЕ И НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА.

Проблема диапазонов фенотипической изменчивости является одной из важнейших в понимании факторов, определяющих закономерности формирования популяционной структуры, а также микроэволюционных процессов в целом. Известно, что виды, обладающие наибольшим внутривидовым разнообразием, в меньшей степени подвержены эволюционным изменениям (Северцов, 1990). Соответственно, в тех случаях, когда популяция в силу каких-то причин сохраняет лишь малую часть изменчивости, характерной в целом для вида, это может приводить к усилению микроэволюционных процессов вплоть до образования новых видов на базе периферических изолятов.

Сравнение выборок гоплии золотистой по величинам показателей внутривидового разнообразия Животовского (μ) позволяет отметить заметное снижение диапазонов фенотипической изменчивости популяций по направлению от центра к периферии ареала. Наиболее низкие значения показателей μ имели географически краевые популяции Алтая, Хакасии, устья Ангары, Эвенкии, Монголии, Забайкалья (Н. Цасучей), Якутии, Приморья. Данные популяции характеризовались низкими значениями μ для одного, двух или сразу трех из рассматривавшихся признаков.

Наибольшее разнообразие морф хармонии аксирисовой из рассматриваемых континентальных популяций ($\mu = 3,04$, $S_{\mu} = 0,206$) наблюдается в Восточном Забайкалье. В пределах материковых популяций изученной части ареала вида, он демонстрирует постепенное снижение фенотипического разнообразия, достигающего наименьшего значения как на западной, так и на северо-восточной периферии видового ареала. При этом популяции могут характеризоваться как преобладанием одной морфы (Дальний Восток) при снижении долей других, так и полной мономорфизацией фенотипа (Центральная и Западная Сибирь). Снижение диапазона изменчивости наблюдается и в периферических северных и южных популяциях Японских островов.

В периферических популяциях двуточечной коровки также наблюдается снижение диапазона изменчивости, даже если они расположены на значительном удалении от непосредственной границы ареала, где можно было бы предполагать влияние краевого эффекта. Данный вид проявляет высокий уровень изменчивости в популяциях центральной части ареала (Восточная и Южная Сибирь, Средняя Азия, Закавказье), резко снижающийся, однако, к периферии. В Европе обычны лишь три морфы двуточечной коровки (*bipunctata* (*typica*), *sexpustulata* и *quadrinaculata*). Сходный облик приобретают популяции этого вида и на Дальнем Востоке. Наиболее северные популяции Азии и Европы содержат преимущественно или исключительно одну морфу *frigida*, рассматриваемую иногда в ранге отдельного подвида или даже вида.

В главе дается характеристика изменений диапазонов внутривидового разнообразия других рассматриваемых видов. Описывается ряд примеров, когда на обширной территории видового ареала лишь сравнительно небольшой его участок занят полиморфными популяциями. Такие популяции обычно содержат переходные морфы между теми, которые характерны для групп мономорфных популяций, зачастую возводимых систематиками в ранг подвидов. В других случаях, вероятно, можно наблюдать следующую ступень обособления подвидов, связанную с исчезновением центральных полиморфных популяций и дизъюнкцией видового ареала.

Причины значительных различий в реализации диапазона популяционной изменчивости у разных видов лежат, вероятно, в специфике адаптивности как отдельных морф, так и всего полиморфного популяционного комплекса. В географически центральных популяциях часто наблюдается больший диапазон изменчивости, так как экологические условия в центре обычно характеризуются как «оптимум условий

существования». При этом в популяциях может реализоваться более высокий уровень полиморфности, способствующий лучшей специализации внутри самой популяции и более полному освоению ею экологической ниши (Cunha et al., 1950; Dobzhansky, 1951; Майр, 1968).

В краевых популяциях, вынужденных использовать сходные гомеостатические механизмы, процесс приспособления происходит в более жестких условиях среды. Зачастую в таких популяциях преобладающими становятся морфы, редкие на основной части видового ареала (Новоженков, 1977, 1979). Давление отбора в таком случае будет ослабевать, а в популяции устанавливается частотное равновесие в виде коадаптированных комплексов генов, существенно отличающихся от таковых на большей части ареала.

В связи с тем, что у полиморфных видов могут проявляться различные варианты отличий между центральными и периферическими популяциями, на рассмотренных примерах можно выделить несколько вероятных путей реализации популяционного разнообразия.

1. Степень реализации фенофонда, то есть доля морф от всех известных, в различных популяциях вида находится примерно на одном уровне. Разные популяции отличаются соотношением частот морф, причем наибольшие отличия таких частот, придающие популяциям специфический фенооблик, будут наблюдаться на периферии видового ареала. Подобная структура характерна для таких видов как восковик перевязанный, адония степная. Сюда же следует отнести ряд популяций гоплии золотистой, сохраняющих высокий уровень реализации фенофонда при низких частотах встречаемости отдельных морф. Особенностью таких популяций должно быть возрастание величины показателя доли редких морф (h).

2. Уровень реализации фенофонда достаточно высок на большей части ареала, но заметно падает к его периферии из-за влияния «краевого эффекта». Примером снижения диапазона изменчивости для экологически краевых и изолированных популяций могут служить некоторые выборки гоплии золотистой.

3. Такие виды как хармония аксирисовая (материковые популяции), коровка поперечнопятнистая, коровка двуточечная демонстрируют постепенное снижение диапазона изменчивости не на узких участках периферии распространения вида, а на протяжении значительной части ареала. Подобное явление вероятнее всего следует

связывать со сменой адаптивности отдельных морф и популяции в целом, приводящей к формированию специфических фенотипических комплексов с клинальным изменением частот морф вплоть до полного их исчезновения.

4. Большая часть ареалов некоторых видов занята мономорфными или олигоморфными группами популяций, получающими обычно в систематике ранг подвида, которые имеют сравнительно небольшую по площади зону интерградации. В подобных случаях мы можем иметь дело как с первичной, вызванной градиентом условий среды, так и с вторичной интерградацией в месте контакта ранее изолированных групп популяций.

Изменения частот морф, как и исчезновение ряда морф в популяциях упомянутых видов, вызываются действием каких-либо экологических факторов, неравноценно влияющих на морфы, способные занимать различные субниши. В таком случае в популяции гомеостатические механизмы выражены не через изменение частот отдельных морф, а через потерю некоторых или большинства из них. Крайними вариантами такого процесса могут быть либо элиминация части полиморфных популяций и обособление морфологически и экологически различающихся форм, получающих подвидовой или видовой статус, либо обособление подвидов или видов на базе периферических изолятов. Примером этому могут служить систематические отношения внутри подрода *Euchromoria* Medv., к которому относится рассматриваемый вид гоплия золотистая. Подрод включает 12 видов (Медведев, 1952), однако лишь гоплия золотистая имеет широкую область распространения, соседствующую географически с гораздо более узкими ареалами других видов. Все остальные виды подрода, вероятно обособившиеся на основе изолированных краевых популяций предкового вида, отличаются мономорфностью или более низким уровнем изменчивости, не выходящей за пределы той, которая известна для гоплии золотистой. Можно предположить, что мы имеем дело с сохранением у данных видов части фенотипической изменчивости, свойственной предковому виду и в наибольшей степени сохранившейся у гоплии золотистой. При этом новые виды в результате меньших диапазонов популяционной изменчивости на периферии видového ареала имеют лишь часть фенофона, присущего предковому виду.

Таким образом, процессы мономорфизации могут не только захватывать собственно краевые популяции, но и распространяться на значительные части видových

ареалов. В силу того, что на значительных территориях невозможно предполагать одностороннее влияние генетико-автоматических процессов, такие случаи не могут быть объяснены иначе, как «вымыванием» из популяции менее адаптивных морф. Сохранение в различных частях ареала качественно иных морф или наборов морф способно при наличии изолирующих механизмов задать различные направления эволюции групп популяций. Завершающим этапом микроэволюционных процессов является образование новых видов, что можно наблюдать на примере узкоареальных видов подрода *Euchromoria*. Следовательно, можно говорить о том, что полиморфизм, не являясь собственно причиной эволюционных изменений, должен значительным образом влиять на их направление и вносить существенный вклад в специфику протекания видообразовательных процессов.

Глава 6. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА СПЕЦИФИКУ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ.

Представленные данные позволяют предполагать различную степень влияния на фенооблик популяций рассматриваемых видов таких элементарных эволюционных факторов как отбор, дрейф генов и изоляция.

Говоря об адаптивности фенотипической структуры популяций, необходимо учитывать, что влияние естественного отбора распространяется как на отдельные морфы, так и на весь полиморфный комплекс в целом. Исходя из концепции субниш (Cunha et al., 1950; Dobzhansky, 1951), можно утверждать, что отбор оказывает неравноценное влияние на различные морфы, оставляя лишь наиболее адаптивные. В то же время популяция, как структура более высокого порядка, обладающая качественно новыми эмерджентными свойствами, должна представлять собой не просто совокупность более или менее адаптивных фенотипов. Формирование популяционной структуры под влиянием сил отбора идет по пути образования коадаптированного фенотипического комплекса, в котором изменение частоты отдельной морфы может приводить к существенной перестройке всей популяционной системы. Подтверждением этому могут служить различия между азиатскими популяциями двуточечной коровки. Данный вид занимает достаточно широкую экологическую нишу, позволяющую ему обитать в весьма различных биотопах по всему ареалу. Такие особенности экологии вида как его высокая эвритопность и вагильность предполагают возможность сущест-

венного обмена генами между соседними популяциями, способного нивелировать межпопуляционные различия в случае отсутствия серьезного влияния иных факторов. Для большей части восточносибирских популяций (от Тувы до Восточного Забайкалья и Монголии) характерно отсутствие серьезных фенотипических различий. В то же время в центральной части подвидового ареала отмечены популяции с резкими отличиями в частотах одной из морф (Хилок). Это не может быть связано лишь с влиянием случайного дрейфа или миграции генов. Сходным образом, как в более западных (Западная Сибирь, Алтай), так и в более восточных (Приамурье, Приморье) районах отмечаются существенные различия в фенооблике популяций, приводящие к преобладанию 2-3 морф. Таким образом, влияние генного потока может нивелироваться низкой адаптивной ценностью мигрантов как в одном, так и в другом направлении. Такая же резкая граница известна и в зоне контакта европейского номинативного подвида со среднеазиатскими популяциями *A. bipunctata turanica* Lusia (Лусис, 1973).

Подобные хорошо выраженные различия в фенотипической структуре могут быть объяснены лишь изменением системы коадаптированности морф, связанным с влиянием изменившихся внешних условий. Вероятно, одним из примеров влияния внешних условий на изменения фенотипической структуры популяций является клинальное увеличение меланизации надкрылий ряда видов жесткокрылых (*A. ocellata*, *A. variegata*, *A. amoena*, *H. aureola*), достигающее максимума в Восточном Забайкалье и Якутии. Таким образом, отбор оказывается ответственен за закрепление в популяциях определенных фенотипов, характеризующихся большей или меньшей меланизованностью покровов. Разнообразие же таких фенотипов может в определенной степени зависеть от случайных факторов, таких как генетический дрейф.

Влияние дрейфа генов на особенности формирования фенооблика популяций вероятно должно существенно отличаться у разных видов. Популяции кокцинеллид, обладающих высокой экологической пластичностью и способных к длительным активным перелетам, будут иметь сравнительно крупные размеры, что позволяет им быть в меньшей степени подверженным влиянию случайных колебаний частот. Сходство в частотах морф даже между значительно удаленными друг от друга популяциями разных видов коровок подтверждает незначительность влияния генетического дрейфа. В большей степени случайные изменения частот морф могут оказывать влияние на фенооблик популяций гоплии золотистой, для которых характерен низкий

уровень межпопуляционных обменов. Различия фенотипической структуры близко-расположенных популяций данного вида во многом могут объясняться влиянием генетического дрейфа, которое оказывается сильнее в условиях небольших популяций, подверженных значительным колебаниям численности.

Влияние географической изоляции в наибольшей степени должно быть выражено для популяций экологически менее пластичных и менее подвижных видов, а также периферических популяций, обитающих в наиболее нестабильных условиях. Особенности экологии гоплии золотистой позволяют предполагать существенную степень изолированности популяций данного вида. В качестве дополнительных изолирующих факторов могут выступать особенности рельефа, крупные реки, участки лесов и степей, не являющиеся препятствием для кокцинеллид и восковиков, но непреодолимые для плохо летающих гоплий. Данное положение подтверждается значительными отличиями фенооблика географически близких популяций и почти полным отсутствием клинальности изменений фенооблика популяций в пределах ареала.

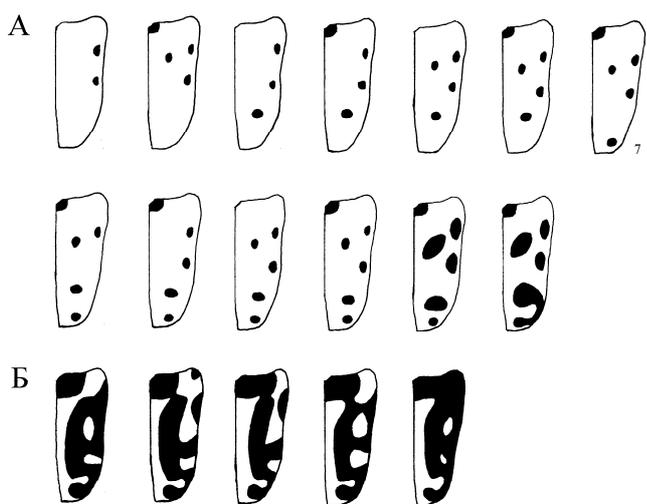


Рис. 7. Изменчивость рисунка надкрылий усача изменчивого в популяциях Восточного Забайкалья:

А. цикл *punctatus*;

Б. цикл *interrogationis* (под-гольцовый пояс, г. Сохондо).

Значение изоляции как фактора, определяющего фенотипическую структуру географически близких популяций относительно малоподвижных видов, может быть проиллюстрировано примером различий между популяциями усача изменчивого (Сохондинский заповедник). Горная популяция приурочена к берегам речек и озер, занятых тундровой и горнотаёжной растительностью (1880-2050 м над ур. моря) и представлена тёмноокрашенными особями (по Плавильщикову (1936) – цикл *interrogationis*), крайне редкими в других районах Восточного Забайкалья. Низинные популяции (1000-1150 м) занимают сырые луга в пределах лесостепи, практически не поднимаясь в нижний пояс тайги. Изменчивость здесь представлена исключительно

светлоокрашенными морфами, типичными для Восточной Сибири и Дальнего Востока (цикл *punctatus*). Вероятно, резкие экологические различия при малой вагильности полиморфных популяций явились причиной их и фенотипической дивергенции.

Таким образом, в зависимости от особенностей экологии рассматриваемых видов они могут находиться под разнонаправленным действием ряда факторов. Если естественный отбор и генетический дрейф ответственны за уникальность генетической, а соответственно и фенотипической структуры популяции, то поток генов стремится унифицировать популяционный фенооблик. В тех случаях, когда особи – носители новых признаков способны коадаптироваться в имеющейся системе, они будут включаться отбором в состав фенотипического комплекса. Для подобных видов должна отмечаться большая сглаженность фенотипических различий между популяциями. В наибольшей степени такая особенность характерна для кокцинеллид, отличающихся сходством фенооблика соседних популяций на значительных участках ареалов за исключением сравнительно узких зон интерградации, в пределах которых можно наблюдать резкие изменения фенотипической структуры (разные подвиды коровки двуточечной). Таким образом, особенности экологии рассматриваемых видов накладывают заметный отпечаток на их подверженность действию тех или иных эволюционных факторов.

ВЫВОДЫ

1. Изучение модельных видов семейств *Coccinellidae*, *Scarabaeidae* и *Cerambycidae* показало, что различия между морфами рассматриваемых видов выражаются как через дискретные изменения рисунка в целом, так и за счёт особенностей его отдельных элементов (фенов) и могут служить адекватной основой для эволюционно-экологических и эколого-географических исследований.
2. Анализ различий между полиморфными популяциями изученных модельных видов показал, что наибольшей клинальностью изменений признаков в пределах ареалов характеризуются виды сем. *Coccinellidae*. Для них установлено наибольшее сходство фенотипической структуры географически близких популяций вне зависимости от различий в экологических условиях их обитания. Наиболее слабыми проявлениями географических закономерностей популяционной изменчивости среди рассматриваемых видов характеризуется гоплия золотистая. При срав-

нении популяций данного вида отмечены примеры как резких отличий между географически соседними популяциями, так и случаи значительного сходства в особенностях проявления полиморфных признаков между популяциями различных регионов.

3. Показано, что такие особенности экологии насекомых как размеры популяций и степень обмена генетической информацией между ними (способность к значительным перелётам, тип ареала, приспособленность к существованию в различных стациальных условиях) определяют пространственную неоднородность популяционной изменчивости рассматриваемых видов.
4. Обнаружены резкие различия в фенооблике среди полиморфных популяций, которые связываются с историческими особенностями формирования вида, такими как проникновение носителей определённых фенотипов из более северных районов, занятых мономорфными популяциями (коровка двуточечная) или особенности формирования послеледниковой фауны (усач изменчивый).
5. На большом изученном материале (с включением новых, ранее не рассматривавшихся видов) нами подтверждены выводы Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1933) о направлении вектора усиления меланизированности надкрылий в популяциях кокцинеллид в сторону Северо-Восточной Азии. Для ряда видов жесткокрылых показана связь между снижением температуры и влажности и усилением меланизации надкрылий особей в популяциях. Границы центра наибольшей меланизации окраски надкрылий кокцинеллид следует расширить за счёт включения в его пределы Восточного Забайкалья. Данное положение подтверждается высоким уровнем меланизированности надкрылий ряда видов кокцинеллид в популяциях указанного региона, соотносимым с таковым в популяциях более северных областей Азии, либо более высоким (коровка глазчатая).
6. Предложена методика определения степени меланизированности надкрылий особей в популяциях видов с мультивариационным типом изменчивости (показатель меланизированности надкрылий), которая позволяет характеризовать популяцию по степени преобладания в ней светлоокрашенных или тёмноокрашенных морф. Данная методика применима при изучении популяционной изменчивости любых видов жесткокрылых, рисунок надкрылий которых может рассматриваться в качестве совокупности дискретных элементов (фенов).

7. Разнообразие вариантов реализации фенотипа в центре и на периферии видовых ареалов основывается на разной степени выраженности процессов мономорфизации периферических популяций, начиная со снижения на периферии величин показателей внутривидового разнообразия при сохранении значений уровней реализации фенотипа. Крайние варианты таких процессов рассмотрены нами на примерах видов, сохраняющих полиморфные популяции переходного типа лишь в ограниченной зоне контакта между группами мономорфных популяций. Результатом такой дивергенции является образование узкоареальных видов на основе периферических изолятов, для которых характерна лишь небольшая часть популяционной изменчивости, свойственной предковому виду.

Материалы диссертации изложены в следующих работах:

1. Корсун О. В. Методические рекомендации к проведению занятий на учебно-полевой практике по теме: "Полиморфизм в природных популяциях пластинчатоусого жука гоплии золотистой" – Чита, 1992. – 16с.
2. Корсун О. В. Особенности полиморфизма и диапазон изменчивости в популяциях гоплии золотистой *Noplia aureola* Pall. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Тезисы докладов международного симпозиума "Энтомологические исследования в заповедниках степной зоны". – Харьков, 1993. – С. 26-27.
3. Корсун О. В. Полиморфизм в природных популяциях адонии степной *Adonia amoena* Fald. (Coleoptera, Coccinellidae) // Тезисы докладов международного симпозиума "Энтомологические исследования в заповедниках степной зоны". – Харьков, 1993. – С. 27-29.
4. Корсун О. В., Сердцев М. И. Популяционная структура полиморфных видов жесткокрылых // Тезисы научной конференции "География и экология Забайкалья". – Чита, 1994. – С. 124-127.
5. Корсун О. В. Изменчивость и популяционная структура *Noplia aureola* Pall. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Экология // 1994 – Т. 25, №5. – С. 372-379.
6. Корсун О. В. Пространственная динамика полиморфизма двуточечной коровки (*Adalia bipunctata fasciaturpunctata* Fald.) в популяциях Восточного Забайкалья // В сб. «Забайкалье: судьба провинции». – Чита, 1996. – С. 96-99.