

ІСТОРИЯ ДОСЛІДЖЕННЯ ПОЛІМОРФІЗМУ ПОПУЛЯЦІЙ *TRICHIUS FASCIATUS* L. В ЯКОСТІ МОДЕЛЬНОГО ОБ'ЄКТУ ВИВЧЕННЯ МІКРОЕВОЛЮЦІЙНИХ ПРОЦЕСІВ

О. М. Слободян, А. Г. Сіренко

Кафедра біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника,
e-mail: bratlibo@yahoo.co.uk

Описано історію вивчення поліморфізму популяцій *Trichius fasciatus* Linnaeus, 1758 (*Scarabeidae*, *Coleoptera*, *Insecta*) – виду, що став одним із модельних об'єктів вивчення мікроеволюційних процесів.

Ключові слова: *Trichius*, популяція, мікроеволюція.

Slobodlan O. M., Strenko A. G. The history of research of polymorphism *Trichius fasciatus* Linnaeus, 1758 populations as model object for microevolution research. Was described the history of research of polymorphism *Trichius fasciatus* Linnaeus, 1758 (*Scarabeidae*, *Coleoptera*, *Insecta*) populations. This species is a model object for microevolution research.

Key words: *Trichius*, population, microevolution.

Перші відомості про дослідження популяцій виду *Восковика перев'язаного* - *Trichius fasciatus* Linnaeus, 1758 (*Scarabeidae*, *Coleoptera*, *Insecta*) знаходимо в роботах Богданова-Катькова Н. Н. (1913) [4] опублікованих в часи, коли популяційна біологія як наука тільки зароджувалась. В ХІХ ст. було описано багато форм цього видами які вважалися окремими морфами, варіаціями чи навіть підвидами. Зокрема вважалось, що одна із морфологічних аберацій яка зустрічається з більшою частотою в сибірських популяціях є оремою варіацією *Trichius fasciatus* var. *Sibiricus* Reitter, 1890. Виділяли також варіацію var. *pseudosibiricus* Schulze, 1910, що зустрічається в Європі та варіант var. *albohirtus* Reitter, 1890, що мають окрему область поширення. Богданов-Катьков Н. Н. в своїй роботі показав, що ці форми є ідентичними, зустрічаються з різною частотою в різних частинах ареалу. Проте автор ще був далекий від розуміння суті виявлених форм досліджуваного виду і вважав, що аберації по малюнку елітр цього виду можуть бути окремими таксономічними одиницями [4].

Інтерес до виду *Trichius fasciatus* L. як до об'єкту популяційних досліджень з'явився в 60-80-тих роках ХХ століття. Поліморфізм виду *Trichius fasciatus* L. досліджували Новоженев Ю.І. [21-45], Молодцов С. М. [18-20], Береговой В. Е. [3] на прикладі уральських популяцій. Зазначені автори розглядають цей вид в якості ідеальної, однієї з найбільш зручних моделей для дослідження фенетики популяцій, статевого диморфізму в популяціях, феногенетичної структури та динаміки популяцій. Жуки цього виду мають надзвичайно мінливий малюнок елітр. Відомі варіації малюнку описуються авторами як аберації, тобто як дискретна внутрішньо популяційна мінливість спадкового характеру [20]. Частоти певних типів малюнку в різних досліджених популяціях відрізняються, але протягом багатьох років лишаються постійними, що дозволяє говорити про збалансований поліморфізм в популяціях цього виду [28].

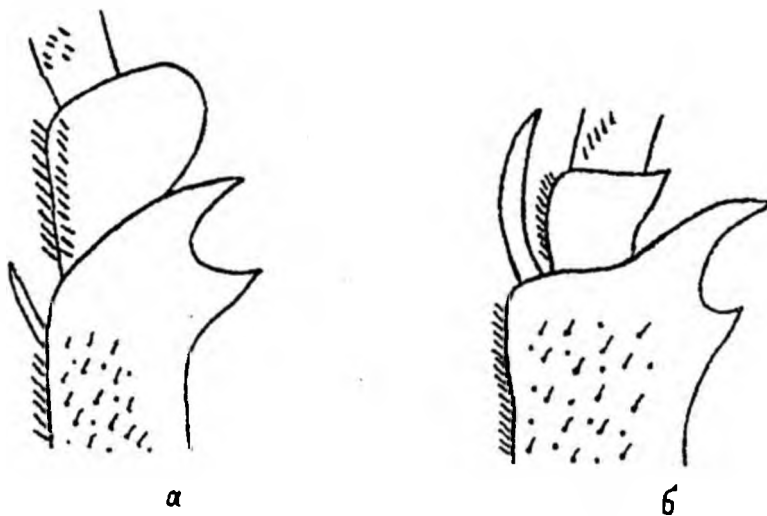


Рис. 1. *Trichius fasciatus* L., передня частина лапки самця (а) і самки (б) (по Медведєву, 1960 [1]).

Морфологічно самці і самки *восковиків* відрізняються один від одного по першому членику передніх лапок: у самців він великий, довший від верхнього зубця гомілки і верхньої шпори. У самок він короткий,

зовні на вершині з зубцевидним відростком, коротший вершинного зубця гомілки і вершинної шпори (рис. 1). Крім того, у самок часто відсутні волоски на передньоспинці, самці і самки достовірно відрізняються наявністю світлих плям на передньоспинці і пігидії [28, 1]. Однією з модельних популяцій дослідниками була обрана популяція з околиць м. Верх-Нейвінськ (Свердловська обл., Росія).

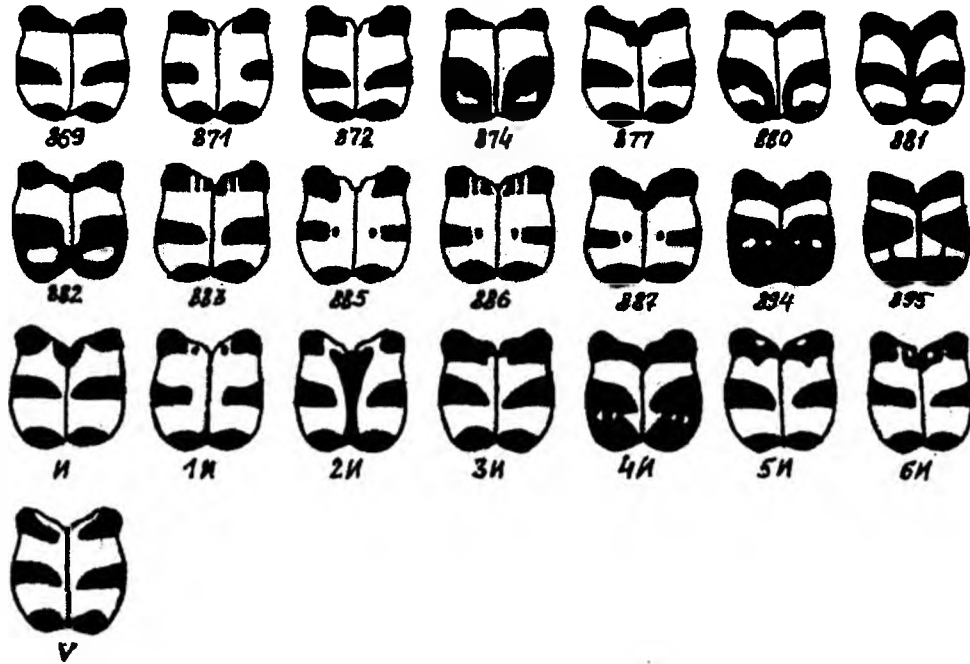


Рис. 2. *Trichius fasciatus* L., типи морфологічних аберацій, виявлених в досліджених популяціях Уралу та Сибіру (по Новожену, 1977 [28]).

У верхньо-нейвінській популяції дослідниками було виявлено 18 аберацій малюнку на елітрах *Trichius fasciatus* L. (рис. 2). Багато з них мали низьку відносну частоту зустрічі в популяції – менше 1 %. Лише 4 аберації були поширені в дослідженій популяції: 877, И, 869, 872. Серед самців найбільш типовою морфою була аберація 877 і коливалась з амплітудою не більше 10 % по відносній частоті зустрічі у період дослідження. Ця ж аберація переважала серед самок і складала більше 50 % відносної частоти зустрічі. Виявлено статистично вірогідну кореляцію поширення певних фенотипів у певної статі. Крім того, було виявлено, що деякі аберації, зокрема аберація V зустрічається виключно у самок. Автори прийшли до висновку, забарвлення елітр пов'язане з дублетом X-хромосоми (з врахуванням того факту, що у цього виду стать визначається статевими хромосомами по системі XX/X0). Автори прийшли до висновку, що збалансований поліморфізм підтримується не тільки в цілому на популяційному рівні, але зберігається окремо серед самок і серед самців. Крім абераційної мінливості у верхньо-нейвінській популяції встановлена і досліджена мінливість по загальному фону поля елітр, що варіює від світло-жовтого до темно-рудого. Автори виділили чотири фена по загальному фону елітр: темний, середній, світлий і бітональний (асиметричний прояв інтенсивності забарвлення на лівій і правій елітрах). Результати досліджень поширення цих фенів серед осіб різних статей не виявили статистично вірогідних відмінностей по частотах зустрічей цих фенів у особин різних статей [28]. Автори також дослідили мінливість по забарвленню волосків на передньоспинці, що варіював від білого до темно-рудого [38]. Аналіз виявив статистично вірогідну різницю між самцями і самками у дослідженій популяції по кольору волосків на передньоспинці. Серед самок не було особин з білими волосками, фен сірих волосків виявився рідкісним, рудий колір волосків явно переважав по частоті зустрічі порівняно з самцями [32]. Дослідження динаміки частот зустрічі фенів забарвлення фону елітр та забарвлення волосків на передньоспинці показали статистично вірогідну динаміку, тобто обидва види мінливості не мають відношення до збалансованого поліморфізму [19]. Ці факти свідчать зокрема про те, що аберації по наявності та формі чорних плям на елітрах є генетично детерміновані [28].

Trichius fasciatus L. виявився зручним об'єктом для дослідження проблеми географічної мінливості і популяційної структури виду. З метою вивчення географічної мінливості Новоженовим Ю. І. [34] проводив два розрізи ареалу цього виду. Розріз по довготі від Карпат до Камчатки і Сахаліну і широтний розріз – від лісотундри в районі Туру ханська до Барбінського лісостепу в Західних Саянах. З порівняльного аналізу двох десятків популяцій цього виду автор зробив такі висновки:

1. Популяції по периферії ареалу звичайно значно більш поліморфні і суттєво відмінні від центральних популяцій.
2. Сусідні популяції звичайно мають більш схожий фенообраз.
3. Всі популяції практично складаються з одних і тих же аберацій (морф), що зустрічаються з різною частотою.

4. Всі виявлені поліморфні ознаки змінюються в різних напрямках незалежно, інколи проявляючи деяку клінальність.

Географічно віддалені популяції мають різний фенообраз, хоча включають одні і ті ж морфи (аберації) [28].

Причина виникнення поліморфізму *Trichius fasciatus* L. остаточно не з'ясована, але вже зараз можна впевнено сказати, що вид *Trichius fasciatus* L. є хорошим модельним об'єктом для популяційної генетики та фенетики [19, 20, 27].

Поліморфізм карпатських популяцій *Trichius fasciatus* L. досі не досліджувався.

Мікроеволюційні процеси на рівні феногенетичного поліморфізму досліджувались на різних об'єктах. Найбільш дослідженим, класичним і популярним об'єктом в ХХ столітті був вид *Drosophila melanogaster*. Проте для вивчення природних популяцій і розширення спектру різних мікроеволюційних процесів в природних популяціях, в тому числі впливу міграційних процесів, ієрархічності внутрішньовидових груп, впливу антропогенного тиску в останні десятиліття пропонувались нові модельні об'єкти досліджень. Модельний об'єкт для таких досліджень повинен був задовольняти наступні вимоги: бути достатньо чисельним і займати великий ареал, бути здатним до міграційних процесів, бути поліморфним по ряду морфологічних ознак, мати достатньо ізольовані популяції [27]. Дослідження мікроеволюційних процесів проводили на дуже різних модельних об'єктах. Так, зокрема, Новоженев Ю. І. ці дослідження проводив на *травневому хрущі (Melolontha melolontha) (Scarabeidae, Coleoptera, Insecta)*; *странгалії чотирьохплямистій (Strangalia quadrifasciata) (Cerambycidae, Coleoptera, Insecta)*; *лісовій перламутрівій (Arginis paphia L.) (Nymphalidae, Lepidoptera, Insecta)* [34]. Лусіс (Лус) Я. Я. дослідження мікроеволюційних процесів проводив на жуках роду *Adalia (Coccinellidae, Coleoptera, Insecta)* [12-17]. Сергієвський С. О. досліджував поліморфізм літорального молюска *Littorina obscurata* L. [46-52]. Стегній В. Н. досліджував мікроеволюційні процеси як на фенетичному так і на хромосомному рівнях виду малярійний комар (*Anopheles messeae*) [цит. за 53]. Хоча двокрилих з роду анофелес використовували більше для дослідження хромосомного поліморфізму аніж для морфологічного [53]. З наземних молюсків використовувалась низка видів з близьких надродів *Helicoidea, Hygromioidea* – роботи Хохуткіна І. М. [цит. за 53], Єлькіна Ю. А. [цит. за 53] та інших авторів. Зюганов В. В. для досліджень мікроеволюційних процесів використовував рибу Колюшку трьохголку (*Gasterosteideus aculeatus*) [53]. Орлов Л. М. в якості модельного об'єкту феногенетичних досліджень пропонує непарного шовкопряда (*Ocneria dispar = Limantria dispar*) та сітчатокрилу комаху золотоочку [53]. Різні автори, зокрема, Абилкасимова Т. А., Багірова Ч. М. пропонують в якості модельних об'єктів для популяційних досліджень різні види жуків-наричників – досить слабо вивчено родину твердокрилих серед представників якої сильно виражений морфологічний поліморфізм [53]. Артемьева Е. А. пропонує в якості модельно них об'єктів популяційних досліджень метеликів з родини Синявців (Луцаєніди) серед яких є низка поліморфних видів. Балтуцька І. В. проводить дослідження популяцій клопа-солдатика вивчаючи в першу чергу флуктуючу асиметрію як показник стану популяцій, екосистем. У цього виду комах так само як і в колорадського жука сильно виражений асиметричний поліморфізм, що корелює з інтенсивністю дії низки факторів середовища. Одним із класичних об'єктів популяційних досліджень став колорадський жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say) – надзвичайно поліморфний вид, який перебуває під посиленням антропогенним тиском і мікроеволюційні процеси у якого відбуваються швидкими темпами на очах дослідників. За останні 100 років дослідження феногенетичного поліморфізму цього виду опубліковано величезну кількість робіт по дослідженню динаміки популяцій, адаптацій, виникнення форм стійких до дії інсектицидів та ін. [53]. Белишев Б. Ф. досліджував феногенетичний поліморфізм різних видів бабок (Odonata). Odonata для фенетичних досліджень популяцій пропонує використовувати також Захаров В. М. – зокрема він пропонує в якості моделі поліморфний вид *Sypetrum flaveolatum* [8-11]. Зручними і досить інформативними для феногенетичних досліджень виявились види жуків з родини Coccinellidae, зокрема такі як *Harmonia axyridis* Pall., *Adalia decempunctata* L., *Adalia bipunctata* L., *Adalia frigida* Schneider. Ці види завдяки роботам Добжанського Ф. Г. та Темофеева-Ресовського Н. В. стали класичними об'єктами популяційної біології. З листоїдів, крім колорадського жука в якості модельного об'єкту використовувались поліморфні види *Gonioctena viminalis* (L.), *Chrysolina vrians* L., *Entomoscelis adonilis* Pall., *Cryptocephalus signatus* Laich., *Cryptocephalus bicolor*. Роботи Данцига Е. М. по вивченню поліморфізму деяких видів кокцид (Homoptera, Coccoidea) дозволили уточнити систематику цієї таксономічної групи і звести деякі види до синонімів. Поліморфізм різних видів кокцидів вивчали також Крильцов А. І. та Нефедов Н. І. Ємець В. М. пропонує в якості модельного об'єкту поліморфний вид турунів *Pterostichus oblongopunctatus* F. Єрьоміна І. В. проводить дослідження поліморфних видів перетинчастокрилих з родини Vespidae. Крім цих видів використовувався для популяційних досліджень вид *Hoplia aureola* Pall. Макарик В. М. для популяційних досліджень використовував вид сітчастокрилих *Chrysopa intima* McL. Види сітчастокрилих для дослідження мікроеволюційних процесів пропонує використовувати також Орлов Л. М. Негрбов О. П. і співавтори пропонують в якості модельних об'єктів для феногенетичних популяційних досліджень поліморфний вид *Chrysops relictus* (Diptera, Tabanidae). Сафокін А. Ф. для популяційних досліджень використовував поліморфний вид листовійок *Archisps podana* Sc. Класичними стали також чисельні роботи по дослідженню поліморфізму бджіл з роду *Apis*, зокрема досліджені Скоріковим А. С. У багатьох роботах в якості моделі були взяті різні поліморфні види молюсків [53, 54]. В багатьох роботах для популяційних досліджень використовували різні види сирфід, зокрема з родів *Eristalis, Merodon, Spherophoria*. Серед хребетних відносно

придатними об'єктами для фенетичних досліджень для різних дослідників служили різні види ящірок, гризунів і навіть китоподібних [53].

Кожна із запропонованих моделей має свої переваги та свої недоліки. Так популяції колорадського жука не можна в повній мірі вважати природними популяціями – вважається, що це напівприродні популяції. Вид, який можна взяти в якості моделі для дослідження природних популяцій і мікроеволюційних процесів методами фенетики має задовольняти цілому ряду вимог: бути чисельним, поширеним, мати великий ареал, бути поліморфним по низці морфологічних ознак, інтенсивно розмножуватись, мати короткий цикл розвитку – швидко змінювати покоління. Цим вимогам найбільше відповідають багато видів двокрилих, зокрема з роду *Eristalis* та деякі види жуків в тому числі і досліджуваний в цій роботі вид *Trichius fasciatus* L.

В останні роки досліджень фенетичного поліморфізму природних популяцій тварин активно розвивався як в напрямку охоплення все нових і нових об'єктів, та і по шляху розробки основних теоретичних проблем [54]. Це виразилось як у збільшенні числа публікацій присвяченій цій проблемі, в тому числі і декількох спеціалізованих збірників присвячених проблемам фенетики і поліморфізму – як генетичного так і фенетичного [53]. Розвинулась ціла галузь – фенетика – наука, що використовує генетичні підходи і принципи на форми, генетичне вивчення яких є вкрай ускладнене або практично неможливе [266]. Предметом фенетики є внутрішньовидова мінливість, що вивчається на рівні дискретних альтернативних ознак – фенів. Методами фенетики є виокремлення в мінливості досліджуваних форм різноманітних фенів, кількісне і якісне вивчення фенів в популяціях і інших групах особин [54]. Метою фенетики є розробка питань мікроеволюції, теоретичної систематики, практичної біотехнології та інших проблем, що пов'язані з популяційними дослідженнями видів [53].

Оскільки внутрішньовидова мінливість торкається будь-яких проявів життєдіяльності – від молекулярного до еколого-етологічного, то, відповідно, фени можуть бути найрізноманітніші і торкатися як будови будь-яких біологічних структур, так і їх функціонування. Межа між популяційною морфологією і фенетикою досить умовна [53]. Фенетичними можна вважати всі роботи, в яких дослідник оперує з частотами дискретних ознак, до якого б розділу популяційної біології не відносились би ці ознаки [54].

Поняття «фен» є одним із центральних в фенетиці. Згідно рішення Першої Всесоюзної наради по фенетиці (1976 р.) фен визначають як дискретну альтернативну просту ознаку, що відображає особливості даного генотипу [53].

З давно відомого в класичній генетиці принципу плейотропії в дії генів (Plate, 1910) слідує, що один ген виявляє дію на фенотипічний прояв не одного, а багатьох фенів [цит. за 53]. Один із синонімів плейотропії – поліфенія – був давно запропонований В. Геккером (Hecker, 1825). В той же час давно було ясно, що на кожну ознаку може впливати не один, а кілька чи навіть багато окремих генів. Отже, невірно було б вважати кожний фен однозначно і жорстко зв'язаним з визначеним геном: не виключенням, а правилом є той факт, що кожен фен маркує присутність одного з алелей декількох різних генів. Ця обставина, безсумнівно, робить фени не вузькими, а достатньо широкими маркерами генотипу: присутність того чи іншого фена повинно свідчити не про присутність якогось певного алеля єдиного гена, а про присутність одного з алелей декількох генів. Програючи в точності маркування, фени виграють в широті охоплення генотипу. Це важливо, особливо, якщо врахувати, що генотип у вищих тварин включає кілька десятків тисяч генів: врахування одного, десятка або двадцяти генів мало що дає для аналізу популяційної специфіки. Але аналіз кількох сотень генів буде значно репрезентативні ший: якщо один фен зв'язаний з одним або двома десятками генів, то, вивчивши частоту сотні фенів в популяції, ми зможемо сподіватись врахувати відхилення в будові кількох тисяч генів. В цілому можна сказати, що небезпека поліфенії, що послабляє точність генетичного маркування фенами на рівні онтогенезу, перетворюється в перевагу фенетичного підходу на рівні генофонду популяції [53].

На шляху реалізації спадкової інформації від гена до фена для фенетики є і інші складності, крім поліфенії. Мова йде про явище, яке можна назвати «онтогенетичним шумом»: виникнення псевдо фенів, або «несправжніх» фенів, тобто таких дискретних ознак фенотипу які не можуть маркувати даний фенотип. Така завжди існуюча, деяка невизначеність у виявленні істинних фенів – це та «ціна», яку доводиться платити при відмові від вивчення кожної ознаки генетично, з застосуванням методів схрещування в низці поколінь. Але перебільшувати значення цієї невизначеності, рівня «онтогенетичного шуму» в реалізації певних фенів, не слід. Складність взаємодії зовнішніх факторів в процесі онтогенезу настільки велика, що самі фактори ці повинні бути якимось чином «броунізовані», тобто вести себе, подібно частинкам при броунівському русі, і взаємно нівелювати явище. Ця теза в свій час була доведена Т. Сйоволдом (Sjøvold, 1977) [цит. за 53] від протилежного: якщо б це було інакше, ніякого стабільного розвитку, який спостерігається з покоління в покоління у кожного виду живих істот (і в результаті якого у людини реалізуються навіть пігментні плями на тих же частинах тіла, особливості жестів і тембру голосу, що і в батьків), ніколи не спостерігалось би [53, 54].

Самому поняттю «фен», враховуючи чисельні дискусії з цього питання зараз дають таке визначення: Фени – це будь-які дискретні, альтернативні варіації ознак і властивостей індивідуумів, які на всьому матеріалі досліджень не діляться без втрати якостей; фени відображають певні риси генетичної конституції даної особини, а своєю частотою – генетичну структуру групи [53].

Серед актуальних шляхів досліджень в цій області можна виділити наступні: поглиблення поняття фена, розробка принципів схем пошуку і обліку ознак типу фенів в різноманітних групах організмів, типологізація фенів, виділення фенів різного масштабу по відношенню до маркованих цими фенами груп особин, експериментальне дослідження фенів на добре вивчених генетично і зручних для онтологічного

дослідження груп організмів. Останній напрям досліджень можна умовно назвати експериментальною фенетикою [53].

При аналізі даних географії постає завдання виділення якісних границь в розподілі концентрацій того чи іншого фена. Наприклад, концентрація фена коливається від 0 до 80 %. Постає питання: чи вважати різницю між 10 і 20 або між 50 і 70 % суттєвою чи ні? Відповідь на це запитання можна отримати, співставивши всі виявлені частоти даного фена у всіх популяціях [53].

Починаючи з перших етапів розвитку фенетики виявлення структури популяції розглядається як важливий напрямок фенетичних досліджень. Проблема структурованості популяцій тісно пов'язана з проблемою визначення популяційних границь. У найпростішому випадку, при порівнянні двох або більше популяційних вибірок із віддалених одна від одної частин видового ареалу, можна (по ступеню спорідненості в частотах ознак) визначити, чи відносяться вони до однієї спільної сукупності (популяції) чи ні. Якщо вони відрізняються достатньо стійко і статистично вірогідно, то висновок про популяційну самостійність очевидний. При цьому межа між популяціями повинна проходити десь точками популяційних вибірок і точніше визначена бути не може. Зовсім інша справа, якщо дослідження проводились на суцільно заселеній видом ділянці, де багато дрібних і найдрібніших груп виявляються ізольованими одна від одної здоланими індивідуально мікробіотопами, тобто відстанню [53].

Знаючи середній радіус індивідуальної активності, можна розрахувати при першому наближенні можливу ступінь ізоляції будь-якої дрібної групи особин від будь-якої іншої такої ж групи [54]. Але такі розрахунки не мають особливого біологічного сенсу, якщо не порівнювати реально існуючі в природі дрібні групи. Можливість виділення таких дрібних груп типу демів дає фенетичний підхід. Після картографічного розподілу окремих рідкісних фенів у всіх досліджених випадках у дослідників виникала можливість виділення їх певних концентрацій, тобто виділення певних природних груп особин. При дослідженні багатьох фенів межі таких груп часто співпадають, показуючи тим самим межі цих дрібних угруповань [53].

Порівняння великого числа таких дрібних угруповань у прудкої ящірки в свій час здійснив Яблоков А. В., що дозволило виділити кілька рівнів ізоляції груп. Якщо прийняти, що ступінь ізоляції відповідає ступеню обміну генетичним матеріалом, то виявляється можливим виділити кілька рівнів інтеграції видового населення. По відношенню до прудкої ящірки було виявлено як мінімум 5 рівнів ієрархії [53, 54].

При аналізі цих даних у дослідників виникали питання: який з цих рівнів інтеграції можна вважати істинним популяційним рівнем? Де внутрішньо-, а де між популяційні відмінності? Однозначної відповіді на ці питання поки що немає. Яблоков лише вказує, що популяційний рівень повинен бути не нижче четвертого в його схемі [54]. Це заключення Яблоков робить виходячи з характеристики популяції як елементарної популяційної одиниці: популяція повинна мати власну популяційну долю, бути потенційно безсмертною і мати інтегрований генофонд [53]. Виходячи з цього, популяцією може бути така група особин, яка протягом великого числа поколінь існує як відносно ізольована генетична система. На 3-му рівні інтеграції за Яблоковим групи особин занадто малі, щоб бути застрахованими від випадкових змін чисельності. Крім того, на цьому рівні інтеграції ще порівняно великий рівень обміну: малоймовірно, щоб рівень обміну в 3-4 % може не дозволити функціонувати стійкій генетичній системі [53].

Стадія бурхливого розвитку, яку переживає зараз фенетика популяцій як погранична біологічна дисципліна, визначає як можливість існування широких надій (пов'язаних з проникненням фенетики у все більше число областей популяційної біології і аналізом все більшого числа конкретних популяційних завдань), так і можливість існування в різній ступені вираженого скептицизму. І те і інше неминуче і необхідне в розвитку науки. Сучасна біосфера швидко змінюється під впливом людини, і в цій динамічній системі методи фенетики дозволяють робити оцінку стану сучасних природних популяцій [53].

Висновки

Trichius fasciatus L. є перспективним видом для вивчення низки проблем популяційної біології, перспективним модельним об'єктом для вивчення мікроеволюційних процесів.

Література

1. Бей-Биенко Г.Я. (ред.) Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Т.2. Жесткокрылые. – М. – 1970. – 668 с.
2. Береговой В. Е. Проблема подвидов и популяции полиморфных видов // Журнал общей биологии. – 1967. – т.28. – с. 50 – 67.
3. Береговой В. Е., Новожилов Ю. И. Элементарные популяции у полиморфных видов и их границы // Экологические адаптации животных. – М.: Наука. – 1976. – с. 124 – 134.
4. Богдановъ-Катьковъ Н. Н. Замѣтка о нѣкоторыхъ формахъ *Trichius fasciatus* L. (Coleoptera, Scarabeidae) // Русск. Энтом. Обозр. – 1913. – т.13, № 3-4. – с. 470 - 471.
5. Лус Я. Я. О наследовании окраски и рисунка у божьих коровок *Adalia bipunctata* L. и *Adalia decempunctata* L. // Изв. Бюро ген. – 1928. – Т.6. – С. 89-163.
6. Лус Я. Я. Анализ явления доминирования при наследовании рисунка элитры и переднеспинки у *Adalia bipunctata* L. // Труды лаб. ген. – 1932. – Т.9. – С.135-162.
7. Захаров И. А. Взаимодействие антропогенных и природных факторов в развитии городского меланизма в популяциях *Adalia bipunctata* L. Восточной Европы // Генетика. – 1990. – Т.26, в. 11. – С. 1932-1941.

8. *Захаров И. А.* Изучение популяций двухточечной коровки Европейской части СССР и Закавказья в связи с анализом факторов, вызывающих накопление черных форм (меланизация) // Фенетика природных популяций. Материалы IV Всесоюзного совещания. – М. – 1990. – с. 91-92.
9. *Захаров И. А., Сегриевский С. О.* Изучение изменений в составе популяций *Adalia bipunctata* в городе Ленинграде и прогородах // Генетика. – 1978. – Т.14, в.2. – С. 281-284.
10. *Захаров И. А., Сегриевский С. О.* Изучение генетического полиморфизма популяций двухточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. Ленинградской области. Сообщение 1. Сезонная динамика полиморфизма // Генетика. – 1980. – Т.16, в.2. – С. 270-275.
11. *Захаров И. А., Сегриевский С. О.* Изучение генетического полиморфизма популяций двухточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. Ленинградской области. Сообщение 3. Состав популяций пригородов и области // Генетика. – 1983. – Т.19, в.7. – С. 1144-1151.
12. *Лус Я. Я.* Некоторые закономерности размножения популяций *Adalia bipunctata* L. Гетерозиготность популяций по леталем // Докл. АН СССР. – 1947. – Т.57, в.8. – С. 825-828.
13. *Лус Я. Я.* Некоторые закономерности размножения популяций *Adalia bipunctata* L. Бессамцовые линии в популяциях // Докл. АН СССР. – 1947. – Т.57, в.9. – С. 951-954.
14. *Лусис Я. Я.* О биологическом значении полиморфизма окраски у двухточечной коровки - *Adalia bipunctata* L. // *Latvijas Entomologs*. – 1961. – Т.4. – С. 1-21.
15. *Лусис Я. Я.* Таксономические отношения и географическое распространение форм жуков рода *Adalia Mulsant* // Проблемы генетики и эволюции. – Рига, 1973. – В.1. – С. 5-128.
16. *Лусис Я. Я.* О систематическом положении *Adalia frigida* Schneider (Coleoptera, Coccinellidae) // Генетико-селекционные исследования в Латв. ССР. Тезисы докладов конф. – Рига, Зинатне, 1976. – С. 3-6.
17. *Лусис Я. Я.* О возрастании доли черных доминантных форм в популяциях божьих коровок *Adalia bipunctata* L. // Изв. АН Латв. ССР. – 1987. – Т.9. – С.81-89.
18. *Молодцов С. М.* Экология и внутривидовая изменчивость восковика обыкновенного (Scarabaeidae, Coleoptera) на примере Верх-Нейвинской популяции (Средний Урал) // Экология. - 1995. - N 5. - С.390 - 394.
19. *Молодцов С. М.* Связь полиморфизма с размерами тела у жесткокрылых // Успехи энтомологии на Урале / Ин-т экологии растений и животных УрО РАН; УрГУ. – Екатеринбург. - 1997. - С.189.
20. *Молодцов С. М.* Особенности полового диморфизма у восковика обыкновенного *Trichius fasciatus* L. (Coleoptera, Scarabeidae) // Энтомологическое обозрение. – 1998. – т. 77, № 2. – с. 280 – 288.
21. *Новоженков Ю. И.* Популяционная структура вида и массовые размножения животных // Журнал общей биологии. – 1966. – т.27, в.1. – с. 48 – 57.
22. *Новоженков Ю. И.* Об адаптивности природных популяций восточного майского хруща // Зоологический журнал. – 1967. – т.46, в.1. – с.73 – 82.
23. *Новоженков Ю. И.* Роль пространственной и временной изоляции в дифференциации природных популяций // Труды Института экол. раст. И животных. – 1969. – в. 71. – с. 37 – 44.
24. *Новоженков Ю. И.* Соотношение полов – специфический параметр элементарной природной популяции // Журнал общей биологии. – 1971. – т.32, №1. – с. 37 – 44.
25. *Новоженков Ю. И.* Популяция – наименьшая хорогенетическая единица эволюции // Зоологические проблемы Сибири. – Новосибирск: Наука. – 1972. – с. 67 – 79.
26. *Новоженков Ю. И.* Популяция – элементарная хорогенетическая единица эволюции, ее изменчивость и границы: Дисс. на соиск. уч. Ст. доктора биол. наук. – Свердловск, 1972. – 405 с.
27. *Новоженков Ю. И.* Изучение популяционной структуры вида у насекомых с помощью полиморфизма // Исследование продуктивности вида в ареале. – Вильнюс. – 1975. – с. 87 – 105.
28. *Новоженков Ю. И.* Географическая изменчивость сбалансированного полиморфизма на примере восковика обыкновенного (*Trichius fasciatus* L.) // Журнал общей биологии. – 1977. – т.38, №5. – с. 709 – 723.
29. *Новоженков Ю. И.* Коэффициенты вариации размеров майских жуков как популяционный параметр // Зоологический журнал. – 1978. – т.57, в.6. – с. 857 – 866.
30. *Новоженков Ю. И.* Феногеография стабильного полиморфизма // Физиологическая и популяционная экология животных. – Саратов, 1978. – В. 5(7). – с. 45-49.
31. *Новоженков Ю. И.* Полиморфизм и видообразование // Журнал общей биологии. – 1978. – т.40, №1. – с. 17 – 34.
32. *Новоженков Ю. И.* Полиморфизм и непривычная изменчивость в популяциях насекомых // Журн. общ. биол. – 1980. – Т. 41., в. 5. – С. 668-679.
33. *Новоженков Ю. И.* Размеры природных популяций насекомых // фауна Урала и Европейского Севера. – 1981. – С. 83 – 102.
34. *Новоженков Ю. И.* Географическая изменчивость и популяционная структура вида // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – с. 78 – 90.
35. *Новоженков Ю. И.* Адаптивность мультивариационного полиморфизма // Тез. докл. IV всес. общ-тва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. – Кишинев: Штиинца, 1982. – с. 178-179.

36. Новоженев Ю. И. Полиморфизм и его эволюционное значение // Природа. - 1983. - №3. - с. 50-58.
37. Новоженев Ю. И. Полиморфизм и гомеостазис природных популяций // Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях: Информ. материалы / Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР. – Свердловск. - 1987. - С.67 - 68.
38. Новоженев Ю. И. Полиморфизм и адаптивность популяции // Фауна и экология насекомых Урала: Сб.науч.тр. / УрГУ им. А.М.Горького. - Свердловск: Изд-во УрГУ. - 1987. - С.3 - 15.
39. Новоженев Ю. И. Полиморфизм и микроэволюция // Онтогенез, эволюция, биосфера. – М.: Наука, 1989. – С. 144-156.
40. Новоженев Ю. И. Хронографическая изменчивость популяций // Журнал общей биологии. – 1989. – Т. 50, в.2. – С. 171-183.
41. Новоженев Ю. И. Основные итоги изучения полиморфизма у насекомых // Успехи энтомологии на Урале / Ин-т экологии растений и животных УрО РАН; УрГУ. – Екатеринбург. - 1997. - С.148 - 152.
42. Новоженев Ю. И., Береговой В. Е., Хохуткин И. М. Обнаружение границ популяций у полиморфных видов по частоте встречаемости форм // Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука, 1973. - т. 3. – с. 252 – 260.
43. Новоженев Ю. И., Коробицын Н. М. Аберативная изменчивость в природных популяциях насекомых // Журнал общей биологии. – 1972. – т.32, №3. – с. 315 – 324.
44. Новоженев Ю. И., Юдов В. А. Связь полиморфизма с соотношениями полов в популяции // Фенетика природных популяций. – М., 1990. – с. 206 – 207.
45. Новоженев Ю. И., Юдов В. А. Стационарное изучение полиморфных насекомых в Ильменском государственном заповеднике // Энтомологические исследования в Ильменском государственном заповеднике. – Миасс, 1994. – С. 6-24.
46. Сергиевский С. О. Фенотипическая структура континуальных популяций // Фенетика популяций. – М.: Наука. – 1982. – с. 104 – 111.
47. Сергиевский С. О. Парapatрическая дифференциация популяций // Журнал общей биологии. – 1983. – Т.44, в. 4. – С. 491-500.
48. Сергиевский С. О. Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма // Журнал общей биологии. – 1985. – Т.46, в. 4. – С. 491-502.
49. Сергиевский С. О. Комплексный анализ адаптивности полиморфизма (на примере брюхоного моллюска *Littorina obtusata* L. // Журнал общей биологии. – 1987. – Т.48, в. 5. – С. 675-686.
50. Сергиевский С. О., Захаров И. А. Экологическая генетика популяций *Adalia bipunctata*: концепция «жесткого» и «гибкого» полиморфизма // Исследования по генетике. – 1981. – В. 9. – С.112-129.
51. Сергиевский С. О., Захаров И. А. Изучение генетического полиморфизма популяций двухточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. Ленинградской области. Сообщение 2. Состав популяций города Ленинграда // Генетика. – 1983. – Т.19, в.4. – С. – 634-641.
52. Сергиевский С. О., Захаров И. А. Реакция популяций на стрессовое воздействие: концепция двуступенчатого реагирования // Онтогенез, эволюция, биосфера. – М.: Наука, 1989. – С. 157-173.
53. Яблоков А. В. (ред.) Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – 294 с.
54. Яблоков А. В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.

Статья поступила до редакції 26.05.2008 р.; принята до друку 02.06.2008 р.

Сіренко А. Г. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.

Слободян О. М. – аспірантка кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.

Рецензент: доцент, кандидат біологічних наук Случик В.М., доцент кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника