

УДК 595.762.47

М.Л. МИНЕЦ, В.В. ГРИЧИК

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФЕНЕТИЧЕСКИХ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ПОПУЛЯЦИЙ ЖУЖЕЛИЦЫ *CARABUS GRANULATUS* L. (COLEOPTERA, CARABIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ БЕЛАРУСИ*

Analysis of changeability of species on morphometrical description (pronotal length, pronotal width, elytral length, elytral width, ratio: pronotal length to the pronotal width, elytral length to the elytral width, elytral length to the pronotal width) and number of punctures on the first, second and third primary distance left elytrum has been carried out. Differences of phenofunds of the population of the north-west of Belarus from the rest of the country have been discovered. The population of beetles of the north-west of Belarus (National Park «Braslav lakes») have been phenetically isolated.

Фенетический подход к исследованию природных популяций является одним из наиболее перспективных методов в биохорологии. Этот подход позволяет выявить популяционную структуру вида, определить границы популяций и внутривидовых группировок организмов, детальное генетическое исследование которых по ряду очевидных причин невозможно [1, 2]. В настоящее время многие исследователи используют фенетический подход при анализе изменчивости различных видов насекомых [3-7].

Целью данной работы явилось изучение изменчивости имаго популяций жужелицы *Carabus granulatus* L разных регионов Беларуси по полиморфным признакам и некоторым морфометрическим показателям.

Материал и методика

Жужелица *Carabus granulatus* L. – трансъевразийский суббореальный мезогигрофильный вид, обитающий на болотах, заболоченных лугах, по берегам водоемов, иногда – на полях [8]. Обычен на всей территории Беларуси, хищник, жуки и личинки приносят пользу, уничтожая вредителей сельского и лесного хозяйства. В основу работы положены сборы 1997-2004 гг., проведенные в следующих регионах Беларуси:

- северо-западном (Друйское лесничество: Национальный парк «Браславские озера», июль - август 1999 г.);
- центральном (памятник природы республиканского значения «Дубрава»: окр. г. Минска, полевые сезоны 2003-2004 гг.; Негорельское лесничество: Минская обл., Столбцовский р-н, полевые сезоны 1997-1999 гг.);
- юго-западном (заказник «Званец»: Брестская обл., Дрогичинский р-н, окр. д. Повитье, май - июль 1999, 2004 гг. и окр. д. Новоселки, май - июль 2003 г.);
- южном (Озеранское лесничество: Национальный парк «Припятский», июль - октябрь 2000 г.);
- юго-восточном (Ченкинское лесничество: Гомельская обл., Гомельский р-н, июнь - август 2001 г.).

Сбор материала на территории заказника «Званец» осуществлялся в рамках международных проектов «Разработка планов управления ключе

* Авторы статьи - сотрудники кафедры общей экологии и методики преподавания биологии.

выми низинными болотами Полесья в целях сохранения биологического разнообразия» и «Реализация первоочередных мероприятий планов управления ключевыми низинными болотами Полесья». Жужелицы отлавливались модифицированным методом почвенных ловушек Барбера (ловушки с приманочной жидкостью следующего состава: яблочный уксус : пиво : вода – 1:1:4 соответственно) [9] и стандартным с использованием 4 % формалина в качестве наполнителя.

Мы исследовали изменчивость двух групп параметров: линейных размеров тела и скульптуры поверхности надкрылий. Изучение морфометрических показателей проводилось на основании стандартных общепринятых промеров тела для жесткокрылых [10, 11], из которых были исследованы: длина переднеспинки (А), ширина переднеспинки (В), длина надкрылий (С), ширина надкрылий (Д). Кроме того, вычислялись отношения: длины переднеспинки к ширине переднеспинки (А/В), длины надкрылий к ширине надкрылий (С/Д) и длины надкрылий к длине переднеспинки (С/А). Штангенциркулем с точностью до 0,1 мм измерены 672 особи (327 самцов, 345 самок). Для максимально объективного анализа изменчивости исследовались возможные отличия выборок, обусловленные годом сбора материала и биотопом.

Для выявления межпопуляционных границ использовали различия в частоте фенотипов. В связи с этим было произведено фенетическое исследование изменчивости жужелицы *C. granulatus*, которое заключалось в учете и анализе соотношения в выборках из разных популяций фенотипов - дискретных, видимых обычным глазом признаков. Предполагается, что такие дискретные вариации признаков могут служить маркерами генотипа [1]. Скульптура надкрылий - важнейший признак в диагностике рода *Carabus*. У *C. granulatus* скульптура надкрылий является гетеродинамной - первичные промежутки выше остальных и образуют ребра [12], промежутки между которыми интерпретировались как ямки, их учет и анализ соотношения был проведен для указанных выборок. Статистическая обработка данных проведена по общепринятой методике с использованием пакетов Microsoft Excel и Statistics 6.0.

Результаты и их обсуждение

Во всех изученных выборках самки крупнее самцов практически по всем приведенным показателям ($P < 0,05$) (табл. 1), поэтому при сравнении выборок этого вида их разделяли по полу.

Поскольку сбором материала были охвачены полевые сезоны 1997-2001 гг., 2003 и 2004 гг., первоначально материал исследовался с целью выявления изменчивости возможных морфометрических отличий выборок в зависимости от года сбора. Анализ проведен на базе энтомологического материала из заказника «Званец» (1999, 2003, 2004 гг.). Выявлены достоверные отличия показателей В, С, Д (соответственно $P = 0,001$; $0,0005$; $0,0004$, Kruskal-Wallis ANOVAs) для выборок самцов (см. табл. 1). У самок зарегистрированы достоверные отличия лишь по показателю С ($P = 0,016$, Kruskal-Wallis ANOVAs). Для остальных изучаемых величин достоверных отличий выявлено не было. Затем сборы исследовались с целью установления возможных морфометрических отличий населения жужелицы *C. granulatus* различных биотопов. Анализировались полевые энтомологические сборы сосняка мшистого и ельника кисличного 1999 г. (этот факт исключает возможные различия, определяемые годом сбора материала), выполненные в НП «Браславские озера». Отмечены достоверные отличия выборок самцов и самок по показателю В (см. табл. 1, $P = 0,035$, $0,010$ Mann-Whitney U Test). Отсутствие статистически достоверных отличий остальных морфометрических показателей можно объяснить небольшим объемом выборок. Поскольку выборки из центральной части Беларуси («Дубрава» и Негорельское лесничество), несмотря на то, что материал собирался в течение нескольких полевых сезонов, малы, установлена возможность их объединения ($P > 0,05$, Mann-Whitney U Test). Аналогично и для выборок из НП «Припятский». Результаты морфометрии остальных выборок представлены отдельно как по годам исследования, так и по биотопу (см. табл. 1).

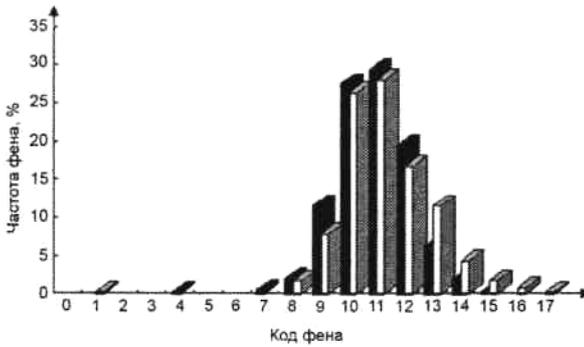


Рис. 1. Частоты фенотипов признака «число ямок второго первичного промежутка левого надкрылья» у самцов и самок *Carabus granulatus* L. (группа ЛН2)

Число ямок по обе стороны от шва надкрылий у жужелицы *C. granulatus*, как и у ранее изученных видов *C. hortensis* и *C. menetriesi* [13, 14], варьирует независимо друг от друга. В связи с этим отдельно регистрировалось количество ямок на первом, втором и третьем первичных промежутках левого и правого надкрылий (группы ЛН1, ЛН2, ЛН3, ПН1, ПН2, ПН3). По результатам учетов со-

ставлен каталог из 97 теоретически возможных фенотипов, из которых нами в изучаемых популяциях отмечены 58 фенотипов (59,8 %). Не были зарегистрированы 39 (40,2 %) фенотипов, отражающих редко встречаемое число ямок от 0 до 7 (рис. 1). На основании анализа выборок жужелицы *C. hortensis* L. нами установлено, что с увеличением объема выборки возрастает и число отмеченных фенотипов. Поэтому при увеличении объема выборок *C. granulatus* количество зарегистрированных фенотипов, несомненно, будет увеличиваться.

Так как сбор материала проводился в полевые сезоны ряда лет и исследованиями были охвачены различные биотопы, расположенные в разных регионах Беларуси, первоначально материал изучался с целью выявления изменчивости возможных отличий выборок по числу ямок на первом, втором и третьем первичных промежутках левого и правого надкрылий в зависимости от года, биотопа и места сбора материала. Выявлены ($P < 0,001$ Kruskal-Wallis ANOVAs) достоверные отличия населения самцов и самок жужелицы *C. granulatus* по числу ямок на первом, втором и третьем первичных промежутках левого и правого надкрылий из разных регионов, в то время как влияние двух других выделенных факторов статистически не подтвердилось.

Таблица 2

Изменчивость популяций жужелицы *Carabus granulatus* L. по числу ямок на первом, втором и третьем первичных промежутках левого и правого надкрылий

Сравниваемые выборки, группа	Окр. г. Минска «Дубрава»	Окр. пос. Колосово Столбцовского р-на Минской обл.	Окр. д. Повитье, Новоселки, заказник «Званец» Дрогичинского р-на, Брестской обл.	Окр. д. Озвраны, НП «Припятский» Гомельской обл.	Окр. пос. Ченки Гомельской обл.	
	n = 83	n = 63	n = 249	n = 71	n = 83	
Показатель сходства группировок ($\pm S$); критерий идентичности группировок / / уровень значимости P						
Окр. оз. Сев. Волосово, НП «Браславские озера» Витебской обл.	ЛН1	0,941±0,044 20,26/0,01	0,927±0,050 19,72/0,05	0,966±0,027 19,48/0,05	0,939±0,045 18,12/0,05	0,968 10,85
	ЛН2	0,878±0,063 42,02/0,001	0,907±0,058 24,90/0,01	0,920±0,039 43,38/0,001	0,903±0,058 29,37/0,01	0,911±0,054 30,38/0,01
	ЛН3	0,914±0,054 30,51/0,001	0,967 6,24	0,948±0,034 30,14/0,001	0,933±0,050 21,93/0,01	0,932±0,048 24,48/0,01
	ПН1	0,931±0,047 23,42/0,01	0,976 5,50	0,977 14,28	0,982 5,75	0,978 6,96
	ПН2	0,947±0,038 16,09/0,05	0,976 6,70	0,991 5,87	0,975 7,62	0,966 10,94
	ПН3	0,951±0,044 19,31/0,001	0,934±0,054 20,63/0,01	0,968±0,027 20,64/0,01	0,930±0,055 25,24/0,01	0,966 12,13

Выборки имаго *C. granulatus* сравнивали с помощью показателя сходства популяций r и критерия идентичности I по формулам, предложенным Л.А. Животовским [15, 16]. Если величина I превышала табличное значение

χ^2 с заданным уровнем значимости и g достоверно отличалась от 1 (между выборками есть различия), вычисляли выборочную ошибку S_r [16]. Нами были проанализированы данные попарного сходства изучаемых выборок для выявления изменчивости пространственных группировок *C. granulatus* по числу ямок на первом, втором и третьем первичных промежутках левого и правого надкрылий как отдельно для самцов и самок, так и для объединенной выборки, но отдельно для каждой группы фенотипов. Итог анализа объединенной выборки (табл. 2) выявил достоверные отличия населения жуужелицы *C. granulatus* северо-запада Беларуси (НП «Браславские озера») от изученных популяций других регионов. С целью облегчения графического восприятия мы сгруппировали вариации признака на основании сумм частот вариантов: 1) от 0 до 9 ямок, 2) от 10 до 12 ямок, 3) от 13 до 16 ямок (рис. 2).

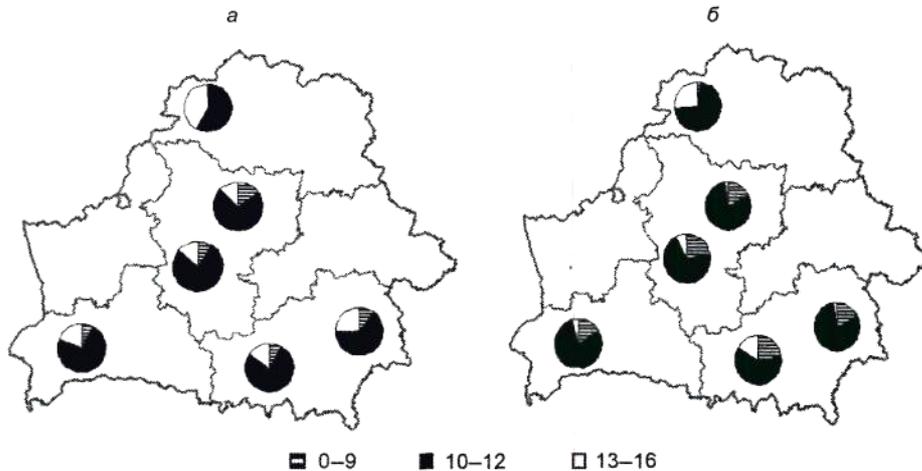


Рис. 2. Частота встречаемости признаков «число ямок первого первичного промежутка левого надкрылья» у самок (а) и «число ямок первого первичного промежутка левого надкрылья» у самцов (б) в популяциях жуужелицы *Carabus granulatus* L. Беларуси

Поскольку исследовались шесть дискретных признаков отдельно как для самцов, так и для самок жуужелицы *C. granulatus*, то следующим этапом анализа было определение сходства популяций по совокупности признаков как среднего арифметического показателей сходств по определенным признакам отдельно для самцов и самок [16]. С помощью данного метода нами выявлены достоверные высокозначимые отличия выборки самок жуужелицы *C. granulatus* северо-запада (НП «Браславские озера») Беларуси от других изучаемых выборок ($I_{\phi} = 101,60; 108,88; 118,59; 85,37; 106,08$ соответственно, $P < 0,001$): центральной («Дубрава» и окр. пос. Колосово), юго-западной (заказник «Званец»), юго-восточной (окр. пос. Ченки) и южной (НП «Припятский»). Однако выборки самцов по обобщенной совокупности признаков ЛН1 - ЛН2 - ЛН3 - ПН1 - ПН2 - ПН3 достоверно неотличимы. Далее выявлялись достоверные отличия объединенной выборки самцов и самок изучаемых популяций. Обнаружены отличия популяции жуужелицы *C. granulatus* северо-запада (НП «Браславские озера») Беларуси от изучаемых выборок: центральной («Дубрава» и окр. пос. Колосово), юго-западной (заказник «Званец»), юго-восточной (окр. пос. Ченки) и южной (НП «Припятский»). Общий критерий идентичности равен 151,61; 83,70; 133,78; 95,74; 108,02 соответственно при $P < 0,01$ для выборок Друйского и Негорельского лесничеств, при $P < 0,001$ - для остальных. Известно, что популяции внутри любого вида могут отличаться по частоте аллелей, что выражается в различной концентрации фенотипов. Поэтому выявленный уровень различий сравниваемых выборок указанных регионов позволяет предполагать существование их значительной генетической разобщенности и соответственно популяционной самостоятельности.

На основании изложенного можно сделать некоторые выводы.

1. У особей обоих полов *Carabus granulatus* существуют межгодовые морфометрические отличия. Год сбора в большей степени влияет на морфометрические параметры, чем на относительные индексы морфометрических промеров самцов и самок, что может объясняться более существенным влиянием различных природных факторов на абсолютные размеры тела и его частей, чем на пропорции.

2. Обнаружены достоверные отличия фенетической структуры популяций жужелицы *C. granulatus* северо-запада Беларуси от популяций остальных территорий. Данный факт позволяет аргументировать биохорологическую обособленность популяции жужелицы *C. granulatus* НП «Браславские озера». Это может быть связано с поздним освобождением территории Белорусского Поозерья от ледника, а также молодостью экосистемы, сформировавшейся в голоцене, по сравнению с южной частью Беларуси.

1. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М., 1985. С. 131.

2. Яблоков А.В. Популяционная биология: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М., 1987. С. 237.

3. Захаров И.А., Сергиевский С.О. // Генетика. 1983. Т. 19. № 7. С. 1144.

4. Корсун О.В. // Экология. 1994. Т. 25. № 5. С. 372.

5. Кохманюк Ф.С. // Фенетика популяций. М., 1982. С. 233.

6. Негроров О.П., Шишлова Ю.В., Маслова О.О. // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. химия, биология. 2001. № 2. С. 124.

7. Шерстнева О.А., Голуб В.Б., Баранов А. С. // Экология. 2004. С. 317.

8. Александрович О. Р. // Фауна и экология жесткокрылых Беларуси. Мн., 1991. С. 43.

9. Минец Р.Л. // Вестн. БГУ. Сер. 2. 2000. № 2. С. 56.

10. Новоженев Ю.И. // Зоол. журн. 1978. Т. 57. Вып. 6. С. 857.

11. Минец Р.Л. // Разнообразие животного мира Беларуси: итоги изучения и перспективы сохранения: Материалы междунар. науч. конф., Минск, 28-30 нояб. 2001 г. Мн., 2001. С. 107.

12. Шиленков В.Г. Жужелицы рода *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) Южной Сибири. Иркутск, 1996. С. 14.

13. Минец Р.Л. // Вестн. БГУ. Сер. 2. 2003. № 3. С. 57.

14. Минец М.Л., Гричик В. В. // Там же. 2005. № 2. С. 60.

15. Животовский Л.А. // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 15. №4. С. 587.

16. Он же // Фенетика популяций. М., 1982. С. 42.

Поступила в редакцию 04.01.07.

Маргарита Леонидовна Минец - ассистент кафедры.

Василий Витальевич Гричик - кандидат биологических наук, заведующий кафедрой.