

УДК 595.754: 575.17

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННО-ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ КЛОПА-КРУЖЕВНИЦЫ *Dictyla humuli* (Fabr.) (Heteroptera, Tingidae) В УСМАНСКОМ БОРУ (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ) В ТЕЧЕНИЕ 1999–2001 ГГ.

© 2004 г. О. А. Шерстнева*, В. Б. Голуб*, А. С. Баранов**

*Воронежский государственный университет
394623 Воронеж, Университетская пл., 1

**Институт биологии развития им. Кольцова РАН
117808 Москва, ул. Вавилова, 26

Поступила в редакцию 10.07.2003 г.

Ключевые слова: Heteroptera, Tingidae, временная динамика, признак, дискретные вариации, переднеспинка, надкрылья.

Анализ популяционно-фенетической структуры видов и ее пространственно-временной динамики представляет собой одно из важных направлений в исследованиях микроэволюционных процессов. Большое значение при этом имеет выбор модельного вида-объекта, подбор признаков и выделение их количественных и качественных вариаций. Частоты вариаций при этом будут отражать динамику фенотипических и генетических изменений, происходящих на популяционном уровне (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980). Однако, несмотря на актуальность данного направления, довольно мало работ, посвященных исследованию изменчивости популяций различных видов насекомых во времени. При этом для одних видов отмечается стабильность фенооблика популяций в течение исследуемого периода. К таким видам относятся восковик обыкновенный (Новоженков, 1977, 1989), усач изменчивый и пахита четырехпятнистая (Новоженков, 1980, 1989), майский хрущ (Новоженков, 1982), колорадский жук (Кохманюк, 1982), пенница обыкновенная (Новоженков, 1989). Специфика фенооблика и его стабильность характерны и для популяций таких бабочек, как лесная перламутровка, краеглазка, несмотря на их способность к перелетам (Новоженков, 1989). Для других видов насекомых характерны многолетние колебания фенооблика по годам, в частности у жуков-нарывников (Бакирова, 1985).

Для фенетических исследований представляется перспективным использование представителей своеобразного семейства растительноядных клопов-кружевниц (Heteroptera, Tingidae) с ячеистой структурой покровов, в изменчивости которой отчетливо выражена дискретность, легко учитываемая на основе числа ячеек. Ареал *Dictyla humuli* (Fabr.) охватывает практически всю Среднюю Европу и большую часть Южной, в Сибири доходит до р. Ангары; широко представлен в Закавказье, известен из Турции и Северного Ирана (Péricart, 1983; Péricart,

Golub, 1996; Golub, 1997). Вид заселяет сильно увлажненные биотопы (поймы рек, понижения и заболоченные участки в лесу, на опушках и в открытых местах), в которых живет на некоторых представителях семейства бурачниковых (Boraginaceae) (Bator, 1953; Пучков, 1974; Péricart, 1983). Основное кормовое растение для него в восточноевропейской лесостепи – окопник (*Symphytum officinale* L.). Вид характеризуется высокой численностью, малоподвижностью и привязанностью к определенным кормовым растениям.

Имаго *Dictyla humuli* довольно мелкие: длина тела составляет 3.1–3.8 мм. Диск переднеспинки в довольно крупной пунктировке, точки которой на заднем треугольном отростке переднеспинки переходят в ячейки (рис. 1). Боковые участки переднеспинки представляют собой ячеистые сильно расширенные ее края, завернутые на диск, – паранотумы. Вдоль переднеспинки проходят три невысоких пластинчатых кия. Задняя часть переднеспинки втянута в ячеистый треугольный отросток.

Ячеистые надкрылья разделены выступающими продольными жилками на поля. Наружное из них, костальное, на большей части длины преимущественно с одним рядом ячеек, в основании и вблизи вершины – с двумя. Одиночные ячейки 2-го ряда как проявление вариативности встречаются и в средней части поля. Располагающееся ближе к средней линии тела субкостальное поле на большей части длины с тремя продольными рядами ячеек. Ячеистое дискоидальное поле – самое внутреннее из анализируемых. Жилка, разделяющая субкостальное и дискоидальное поля ($R + M$) сильно выступает в виде кия. В двух участках, посередине длины и в месте слияния с кубитальной жилкой (Cu), она образует два заметных вздутия, каждое из которых окружено черноватым пятном. Поверхность темных пятен охватывает определенное количество ячеек, различающееся у разных особей.

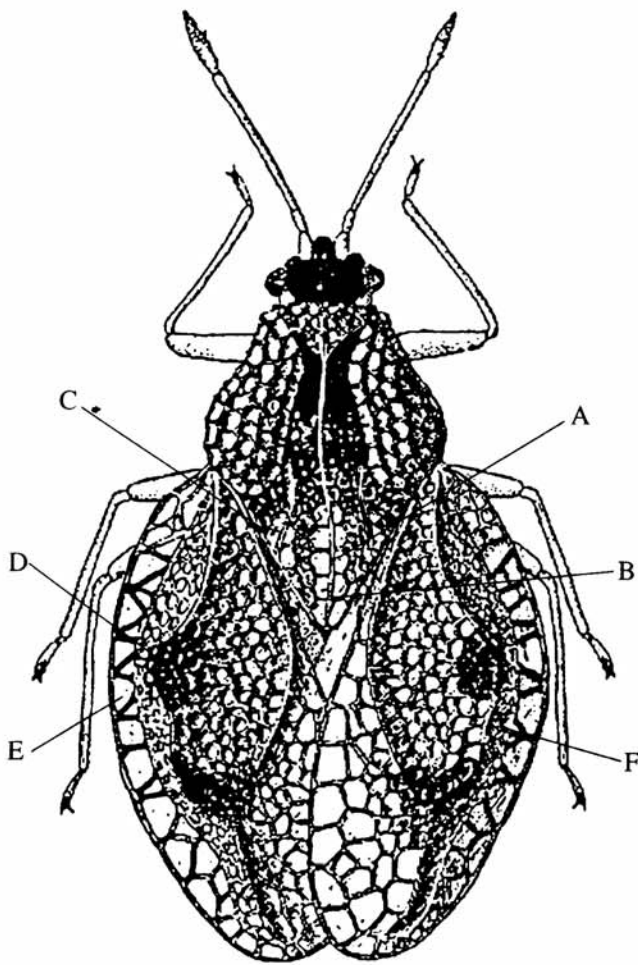


Рис. 1. Общий вид *Dictyla humuli* (по Péricart, 1983):
А – F – анализируемые морфологические признаки
(объяснение в тексте).

Для анализа популяционно-фенетической структуры *D. humuli* и ее временной динамики сбор выборок проводился в течение трех вегетационных периодов (1999 – 2001 гг.) из популяции, обитающей в Усманском бору (в 20 км к северо-северо-востоку от г. Воронежа). Материал собирали на листьях и соцветиях окопника (*Symphytum officinale*) ежегодно в одни и те же сроки – с 23 июня по 7 июля. Объем выборок составлял 150–200 особей. Из этого материала случайным образом отбирали не менее 35 экз.: 1999 г. – 50 особей, 2000 г. – 50 особей, 2001 г. – 35 особей. Выборки сравнивали по шести признакам и их дискретным

вариациям (см. рис. 1): признак А – количество ячеек вдоль срединного киля переднеспинки, на ее заднем отростке (A_1 – 5 ячеек; A_2 – 6 ячеек; A_3 – 7 ячеек); признак В – количество ячеек вдоль края заднего отростка переднеспинки (B_1 – 4 ячейки; B_2 – 5 ячеек; B_3 – 6 ячеек; B_4 – 7 ячеек); признак С – количество ячеек от бокового киля переднеспинки до базального угла завернутого паранотума, перпендикулярно к продольной оси тела (C_1 – 2 ячейки; C_2 – 3 ячейки); признак D – количество продольных рядов ячеек в субкостальном поле надкрылий в самом широком месте (D_1 – 3 ряда ячеек; D_2 – 3 ряда и 1 ячейка 4-го ряда); признак E – количество дополнительных ячеек, помимо одного ряда крупных ячеек, в костальном поле надкрылий (E_1 – 0 ячеек; E_2 – 1 ячейка; E_3 – 2 ячейки; E_4 – 3 ячейки; E_5 – 4 ячейки; E_6 – 5 ячеек; E_7 – 6 ячеек); признак F – количество ячеек в пределах переднего темного пятна надкрылий (F_1 – 4 ячейки; F_2 – 5 ячеек; F_3 – 6 ячеек; F_4 – 7 ячеек; F_5 – 8 ячеек; F_6 – 9 ячеек; F_7 – 10 ячеек; F_8 – 11 ячеек).

На имеющемся в нашем распоряжении материале были выделены в общей сложности 26 количественных вариаций. Каждый признак анализировали отдельно с использованием показателя внутривидового разнообразия μ , а для сравнения фенотипов популяции различных лет исследований рассчитывали среднее значение показателя для всех анализируемых признаков (Животовский, 1982).

Анализ популяционной динамики фенотипического разнообразия за трехлетний период (см. таблицу) показал, что произошло его значительное снижение. Различия между значениями показателя для временных выборок из каждых двух последовательных лет наблюдений (1999 и 2000, 2000 и 2001 гг.) оказались статистически достоверными ($t < 0.05$). При этом показатели фенетического разнообразия отдельных признаков также существенно различались. Вектор их изменения в разные годы колебался, находясь в зависимости от соотношения частот отдельных вариаций по каждому из признаков.

По признакам А и D отмечено синхронное снижение значения μ в 2000 г. по сравнению с 1999 г. и 2001 г. (см. таблицу). Причина снижения величины этого показателя с дальнейшим его подъемом для двух независимых признаков, скорее всего, кроется в цикличности колебаний частот самих вариаций, представляющих эти признаки. Так, частоты

Значение показателей фенетического разнообразия для шести признаков в выборках *Dictyla humuli* из Усманского бора ($\mu \pm S_\mu$)

Год	N	Признак						$\mu_{\text{ср}} \pm S_\mu$
		А	В	С	Д	Е	F	
1999	50	2.76 ± 0.081	2.79 ± 0.184	1.99 ± 0.014	1.61 ± 0.079	6.25 ± 0.217	5.81 ± 0.357	3.54 ± 0.115
2000	50	2.34 ± 0.124	2.59 ± 0.191	1.99 ± 0.014	1.54 ± 0.084	3.76 ± 0.349	6.86 ± 0.279	3.18 ± 0.128
2001	35	2.56 ± 0.106	2.59 ± 0.191	1.93 ± 0.037	1.90 ± 0.044	3.28 ± 0.349	4.41 ± 0.398	2.78 ± 0.151

вариаций признака А менялись следующим образом (рис. 2): частота вариации A_1 в 2000 г. снизилась по сравнению с 1999 г. с 0.45 почти до нуля, а в 2001 г. несколько возросла, достигнув, однако, значения всего лишь 0.11; частота вариации A_2 росла от года к году, достигнув в 2001 г. величины 0.69; частота вариации A_3 плавно снижалась от года к году.

Таким образом, в течение трех лет наблюдалось увеличение частоты встречаемости вариации со средним значением признака и почти полная элиминация вариации с одним из крайних (минимальным) значений.

Значение показателя μ по признаку В в 2000 г. по сравнению с 1999 г. несколько снизилось (с 2.79 до 2.59) и стабилизировалось на том же уровне в 2001 г. Как и в случае признаков А и D, проявилась тенденция к преимущественному росту частот вариаций со средним значением признака, с одновременным довольно сильным снижением крайнего варианта, но уже с максимальным его значением.

Фенетическое разнообразие по признаку С можно охарактеризовать как довольно стабильное: в течение двух первых лет оно было абсолютно одинаковым, а на 3-й год незначительно снизилось (на 0.06). При этом в 2001 г. наблюдался небольшой скачок частоты C_1 , т.е. проявилась тенденция к увеличению частоты вариации с меньшим значением признака.

Соотношение частот двух вариаций признака D изменялось в сторону слабого усиления различия между ними в 2000 г. по сравнению с 1999 г. и их относительного выравнивания в 2001 г.

Разнообразие по признаку Е за исследуемый период отчетливо снижалось, причем в 2000 г. почти в 2 раза по сравнению с 1999 г. Распределение частот вариаций в 1999 г. было очень близким к нормальному. Но уже в 2000 г. проявилась тенденция в сторону увеличения частоты вариаций признака с меньшим его значением, одновременным резким снижением частот с большим его значением и полной элиминацией двух вариаций с максимальным значением признака. В 2001 г. оказалась элиминированной еще одна вариация – также с максимальным значением признака. При этом частоты оставшихся в популяции вариаций несколько выровнялись (рис. 3). С морфологической точки зрения такое воздействие и нарушение нормального распределения частот признака Е привели за два года к увеличению в популяции особей с более узким костальным полем, так как дополнительные ячейки хотя бы слегка его расширяют.

Показатель μ признака F в 2000 г. по сравнению с 1999 г. возрос, а в 2001 г. снизился. В 1999 г. значительно преобладали частоты вариаций признака F с меньшим значением (рис. 4). Одна из вариаций (F_7) вообще отсутствовала. В 2000 г. отчетливо увеличилась доля вариаций со средним значением, и их распределение становится прак-

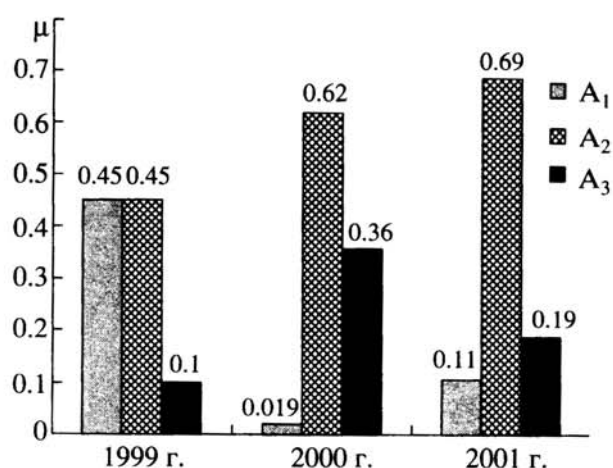


Рис. 2. Распределение частот вариаций по признаку А (количество ячеек переднеспинки на заднем отростке вдоль срединного кила). Вариации A_1 – A_3 соответствуют количеству ячеек от пяти до семи.

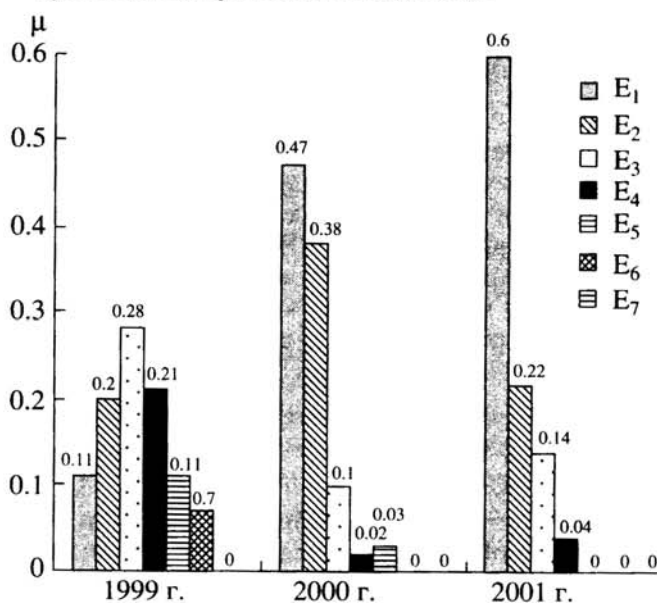


Рис. 3. Распределение частот вариаций по признаку Е (количество дополнительных мелких ячеек в костальном поле надкрылий, кроме одного ряда крупных ячеек). Вариации E_1 – E_7 соответствуют количеству ячеек от нуля до шести.

тически нормальным. Это привело к резкому снижению фенетического разнообразия. В 2001 г. по сравнению с 2000 г. произошел некоторый сдвиг кривой нормального распределения вновь в сторону увеличения доли вариаций с меньшим значением признака. При этом, как и в 1999 г., преобладающим и даже еще более выраженным по частоте стала вариация F_3 . В то же время оказались элиминированными сразу три вариации – F_6 , F_7 и F_8 .

Таким образом, сравнительный анализ популяционно-фенетической структуры *D. humuli* позволил определить некоторые общие черты трехлетней динамики фенотипического разнообразия различных выборок этого вида из Усманского бора. Наиболее вариабельными оказались признаки В, Е, F, причем по всем трем признакам наблюдалась

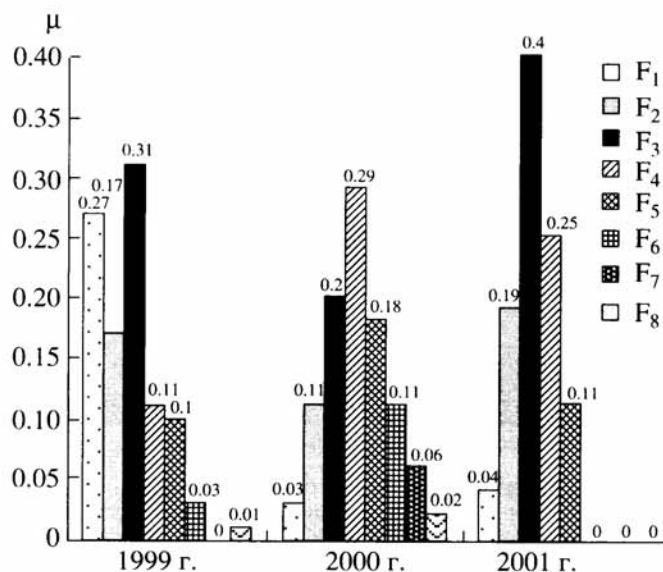


Рис. 4. Распределение частот вариаций по признаку F (количество ячеек в пределах переднего темного пятна надкрылий). Вариации F₁ – F₈ соответствуют количеству ячеек от 4 до 11.

смена доминирующих вариаций. Высокие значения показателя внутривариационного разнообразия и значительные их колебания в течение трех лет отмечены для признаков E и F. Для признака B, несмотря на его вариабельность, характерны более низкие значения показателя μ , которые практически не изменялись в течение исследуемого периода.

Наиболее стабильными оказались вариации признаков A, C и D. Показатели их внутривариационного разнообразия в течение трех лет колебались незначительно.

Значение показателя среднего внутривариационного разнообразия в течение трех лет снижалось. Вероятно, наиболее сильное влияние на него оказало снижение показателя μ по признаку E в течение двух последних лет исследования (2000–2001).

В целом, как показали результаты исследования, снижение общего фенотипического разнообразия популяции во времени является результатом разнонаправленности изменчивости признаков за счет динамики и элиминации их вариаций. Одной из возможных причин, приведших к снижению фенотипического разнообразия популяции, могли стать засушливые погодные условия трех лет исследования, приведшие к элиминации и снижению частот тех фенотипов, которые

опосредованно связаны с жизненно важными характеристиками изучаемого объекта.

Работа выполнена частично (В.Б. Голуб, О.А. Шерстнева) при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 02-04-49920) и Министерства образования Российской Федерации (грант № E00-6.0-33).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакирова Ч.М. Половая и хронографическая изменчивость окраски надкрыльев у жуков-нарывников Киргизии // Фенетика популяций. Мат-лы III Всесоюз. совещ. (Саратов, 7–8 февраля 1985). М., 1985. С. 126.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1982. С. 38–44.

Кохманюк Ф.С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotorsa decemlineata* Say.) в пределах ареала // Фенетика популяций. М., 1982. С. 233–243.

Новоженков Ю.И. Географическая изменчивость сбалансированного полиморфизма (на примере восковица обыкновенного (*Trichius fasciatus* L.)) // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. № 5. С. 709–724.

Новоженков Ю.И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых // Журн. общ. биол. 1980. Т. 55. № 5. С. 668–679.

Новоженков Ю.И. Географическая изменчивость и популяционная структура вида // Фенетика популяций. М., 1982. С. 78–90.

Новоженков Ю.И. Хронографическая изменчивость популяций // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 2. С. 171–183.

Пучков В.Г. Тингиды // Фауна Украины. 1974. Т. 21. Вип. 4. С. 131–304.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973. 278 с.

Яблоков А.В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 136 с.

Bator E. A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera. VIII. London, 1953. 682 p.

Golub V.B. Lacebugs of the genus *Dictyla* Stål of the Central and East Palaearctic (Heteroptera, Tingidae) // Zoosystematica Rossica. 1997. V. 6. №. 1–2. P. 193–212.

Péricart J. Hemipteres Tingidae euro-mediterranéens // Faune de France. 1983. V. 69. 620 p.

Péricart J., Golub V.B. Superfamily Tingoidea Laporte, 1832 // B. Aukema, Chr. Rieger. Eds. Catalogue of the Heteroptera of Palaearctic Region. V. 2. Cimicimorpha 1. Wageningen, 1996. P. 3–83.

Сдано в набор 09.03.2004 г.

Подписано к печати 19.05.2004 г.

Формат бумаги 60 × 88¹/₈

Офсетная печать

Усл. печ. л. 10.0

Усл. кр.-отг. 10.4 тыс.

Уч.-изд. л. 9.8

Бум. л. 5.0

Тираж 990 экз.

Зак. 8564

Свидетельство о регистрации № 0110271 от 08.02.93 г. в Министерстве печати и информации Российской Федерации
Учредители: Российская академия наук, Уральское отделение РАН

Адрес издателя: 117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

Оригинал-макет подготовлен МАИК "Наука/Интерпериодика"

Отпечатано в ППП "Типография "Наука", 121099, Москва, Шубинский пер., 6