

## СООТНОШЕНИЕ ПРОЦЕССОВ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ И СТАБИЛИЗАЦИИ В ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИЙ ОРГАНИЗМОВ (НА ПРИМЕРЕ *KLEIDOCERYS RESEDAE* PZ.; *HETEROPTERA, LYGAEIDAE*)

Б. В. Логвиновский, В. Б. Голуб, В. Д. Логвиновский

*Воронежский государственный университет*

Поступила в редакцию 17.06.2010 г.

**Аннотация.** Рассматриваются вероятные закономерности многолетней динамики популяционно-фенетической структуры группировки клопа *Kleidocerys resedae* Pz., ее возможная зависимость от абиотических факторов. Анализируется связь параллельно протекающих процессов динамики и стабилизации фенетической структуры исследуемой группировки.

**Ключевые слова:** *Kleidocerys resedae*, группировка, фенетическая структура, процессы динамики и стабилизации, абиотические факторы.

**Abstract.** The probable regularities of the longstanding dynamics of bug *Kleidocerys resedae* Pz. grouping population phenetic structure, its possible dependence on abiotic factors are considered. Connection between parallel dynamics and stabilization processes of the studied grouping phenetic structure is analyzed.

**Keywords:** *Kleidocerys resedae*, grouping, phenetic structure, dynamics and stabilization processes, abiotic factors.

Все микроэволюционные процессы протекают в совокупностях скрещивающихся и генетически перемешивающихся особей. Только в такой системе возможно образование множества различных генетических комбинаций, являющихся основой для эффективного действия естественного отбора. Однако скрещивания и происходящая вследствие этого нивелировка фенотипических различий между особями в популяции затрудняют эволюционную дифференцировку совокупностей особей на популяционном уровне [1].

Одним из важных направлений в исследованиях микроэволюционных процессов является анализ популяционно-фенетической структуры видов и ее пространственно-временной динамики. При этом частоты вариаций исследуемых признаков, отражают динамику фенотипических и генетических изменений, происходящих на популяционном уровне [2, 3].

В целом большинство последних исследований сосредоточено на равновесии между отбором и потоком генов в природных популяциях. Поток генов может ограничивать адаптивную дивергенцию, а дивергентный отбор — ограничивать поток генов. Фенотипическое разнообразие может находиться под прямым влиянием среды (т. е. быть

обязано фенотипической пластичности) в добавление к частичному генетическому влиянию. Пластичность может смягчать влияние отбора, позволяя особям быстро адаптироваться фенотипически к новым условиям, таким образом, замедляя адаптивную генетическую дивергенцию. С другой стороны, пластичность может способствовать будущей адаптивной дивергенции, позволяя популяциям приспособиться к новым условиям среды. Пластичность может способствовать потоку генов между режимами отбора, позволяя распространившимся особям адаптироваться к изменившимся условиям, или сильный поток генов может вызвать отбор на увеличенную пластичность [4].

Морфологические особенности почти всех видов в пределах видового ареала подвержены заметной изменчивости, в связи, с чем нередко выделяются подвиды как географические популяции. Исследование популяционных выборок, позволяет обнаружить и проявление внутрипопуляционной изменчивости, относящейся к разным особям и, в целом, ко всей анализируемой группировке во временном аспекте. Тем не менее, популяция, а тем более внутрипопуляционная группировка, сохраняют свой фенотипический облик в течение исторически длительного времени. Представляется актуальной проблема выяснения соотношения и взаимосвязи динамики популяционно-фенетической структуры разных морфологических при-

знаков и ее стабильности в связи с возможным влиянием абиотических факторов среды.

Так исследования О. А. Шерстневой, В. Б. Голуба и А. С. Баранова [5] показали, что снижение общего фенотипического разнообразия популяции *Dictyla humuli* (Fabr.) в Усманском бору (Воронежская область, 1999—2001 гг.) является результатом разнонаправленности изменчивости признаков за счет динамики и элиминации их вариаций. По их мнению, 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.

Последнее подтверждается рядом работ. Так, определенная связь вариаций элементов рисунка надкрылий с условиями среды выявлена у *Adalia bipunctata* [6]. Доказана основополагающая роль абиотических и антропогенных факторов в адаптиогенезе популяций колорадского жука, проявляющемуся в формировании фенотипических групп имаго с разными типами реакции на критические изменения среды [7]. Помимо этого, установлено статистически значимое различие между фенотипами имаго колорадского жука и проявления его резистентности к фосфорорганическим инсектицидам [3].

По мнению Н. Н. Иорданского [9] компенсаторные фенотипические модификации могут существенно уменьшить вредные последствия различных нарушений в системах организма, возникших по самым разным причинам.

Таким образом, высокая фенотипическая пластичность организмов может способствовать закреплению крупных наследственных морфофункциональных изменений. Такие новоприобретения (наряду с более обычными малыми вариациями) могут служить элементарным эволюционным материалом, из которого под контролем естественного отбора формируются новые адаптации и новые типы организации. Доступные для данного вида организмов направления эволюционных преобразований ограничиваются возможностями как его генетической, так и фенотипической изменчивости [9].

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В статье приводятся результаты 6-летних исследований, выполненных с целью выявления

степени стабильности популяционно-фенетической структуры на примере группировки клопа *Kleidocerys resedae* Pz. и возможной ее зависимости от метеоусловий. Исследования проводились на основе выборок, сделанных в 2003, 2004 и в 2006—2009 гг. в Рамонском районе Воронежской области. Обследовалась группа деревьев (11 березы поникшей (*Betula pendula* Roth.) посадки 1964—1966 гг., произрастающих на плакоре у северной окраины поселка Всероссийского НИИ сахарной свеклы (N51°55.284' E39°17.866', 165,4 м над средним уровнем моря). Деревья имеют хорошо развитую крону, ежегодно плодоносят; травянистый покров под ними практически отсутствует — приблизительная величина проективного покрытия 1—2 балла (по шкале обилия растений Гульта-Друде). Почва — типичные черноземы с мощностью гумусового слоя около 90 см. Численность клопов *Kleidocerys resedae* обоих поколений на протяжении периода исследований стабильно высокая — 48—87 особей на 20 взмахов энтомологическим сачком стандартного размера. Доля самок в данной группировке на протяжении указанного периода колебалась от 46 до 52 %. Кошения сачком производились в нижней части кроны до высоты 3,7 м.

Для анализа распределения частот встречаемости дискретных вариаций (фенов) выявлено пять признаков (рис. 1) [10].

Первый признак (А) — форма пятна на вершине кориума. Признак имеет три вариации: округлое пятно; пятно с прямым передним и выпуклым задним краем; пятно с выемкой на переднем крае.

Второй признак (В) — количество рядов точек пунктировки за пятнами (пятном) в центре кориума. Признак имеет 2 вариации: три ряда точек пунктировки; четыре ряда точек пунктировки.

Третий признак (С) — форма и наличие пятна на границе кориума с перепоночкой. Выделены три вариации: пятно отсутствует; округлое пятно; вытянутое (вдоль задней границы кориума) пятно.

Четвертый признак (D) — наличие, количество и взаимное расположение темных пятен в центре кориума. Признак имеет пять вариаций: отсутствуют оба пятна; присутствует только внешнее пятно (внутреннее не выражено); присутствует только внутреннее пятно (внешнее не выражено); присутствуют два отдельных пятна; слившиеся пятна.

Пятый признак (E) — количество рядов точек пунктировки перед пятнами (пятном) в центре кориума. Признак имеет две вариации: один ряд точек пунктировки; два ряда точек пунктировки.

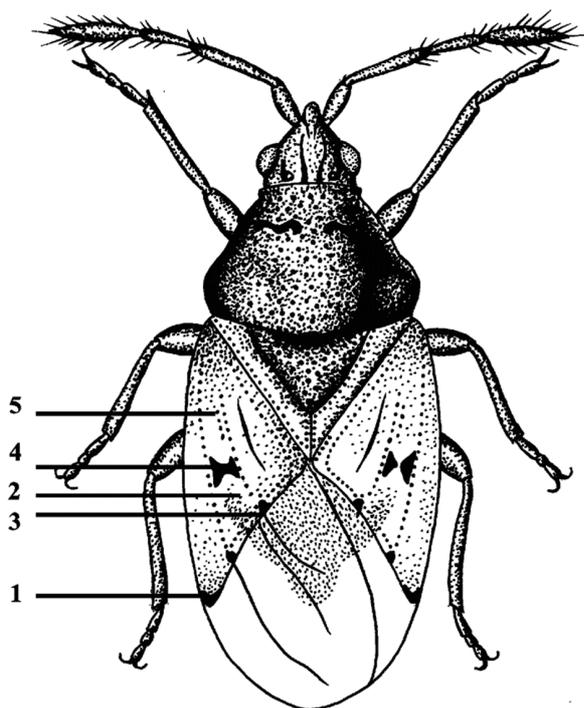


Рис. 1. Признаки, используемые для анализа распределения частот встречаемости дискретных вариаций (фенов) *Kleidocerys resedae* Pz.: 1 — форма пятна на вершине кориума; 2 — количество рядов точек пунктировки за пятнами (пятном) в центре кориума; 3 — форма и наличие пятна на границе кориума с перепоночкой; 4 — наличие, количество и взаимное расположение темных пятен в центре кориума; 5 — количество рядов точек пунктировки перед пятнами (пятном) в центре кориума

Все выявленные вариации стабильно дискретны, что позволяет утверждать об адекватности заключений по динамике фенетической структуры группировок *Kleidocerys resedae*.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Установлено, что подавляющее большинство вариаций исследуемых признаков (*A*, *B*, *C* и *E*) присутствует во всех выборках (рис. 2—6) и, следовательно, признаки являются стабильными в структуре изучаемой популяции *Kleidocerys resedae* на протяжении всего периода исследований. При этом признаки *A*, *C* и *B* характеризуются большей амплитудой изменчивости, проявляющейся в смене доминирующих вариаций за период исследований. Максимальный диапазон изменчивости отмечен у вариации  $C_2$  (0,37) (рис. 4). Довольно высокая изменчивость свойственна вариациям  $A_2$  (0,34),  $A_1$  (0,33) (рис. 2),  $C_1$  (0,31) (рис. 4) и обеим вариациям признака *B* (0,31) (рис. 3). Минимальный диапазон изменчивости характерен для вариаций  $D_2$  (0,03) (рис. 5) и  $A_3$  (0,07) (рис. 2).

Наиболее же изменчивым оказался признак *D*: некоторые его вариации полностью отсутствовали в отдельные годы, причем элиминация двух-трех вариаций ( $D_1$ ,  $D_2$ , и  $D_3$ ) проявилась в последние четыре года исследований (рис. 6). Следует отметить, что именно в эти годы отмечены некоторые изменения в климатических условиях, выразившиеся, главным образом, в уменьшении объема осадков, выпавших в периоды яйцекладки и развития личинок (табл. 3).

Важным результатом проведенных исследований является тот факт, что многолетняя изменчивость большинства из анализируемых признаков на протяжении всего периода исследований характеризуется значительной независимостью (табл. 1, 2) и разнонаправленностью (рис. 2—6) в проявлениях частот вариаций.

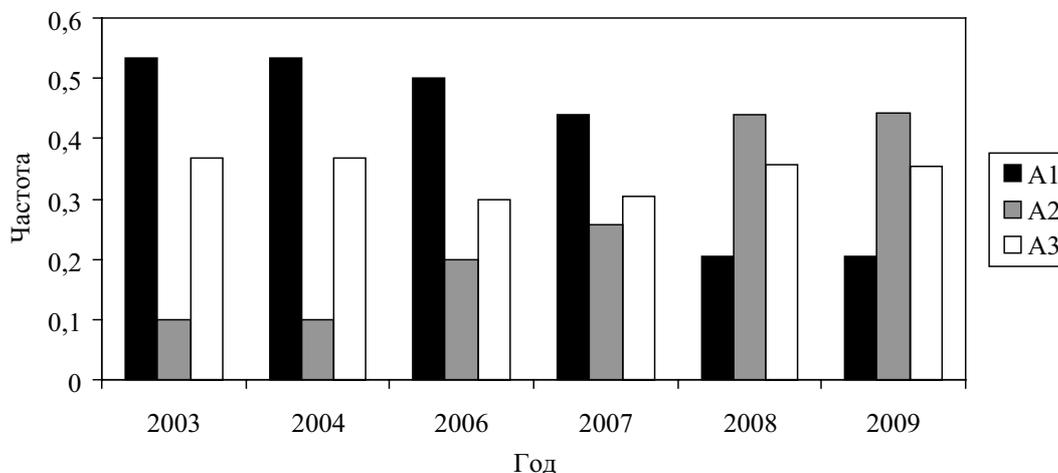


Рис. 2. Распределение частот вариаций признака *A* в выборках *Kleidocerys resedae* из Рамонского района Воронежской области. Условные обозначения:  $A_1$  — округлое пятно,  $A_2$  — пятно с прямым передним и выпуклым задним краем,  $A_3$  — пятно с выемкой на переднем крае

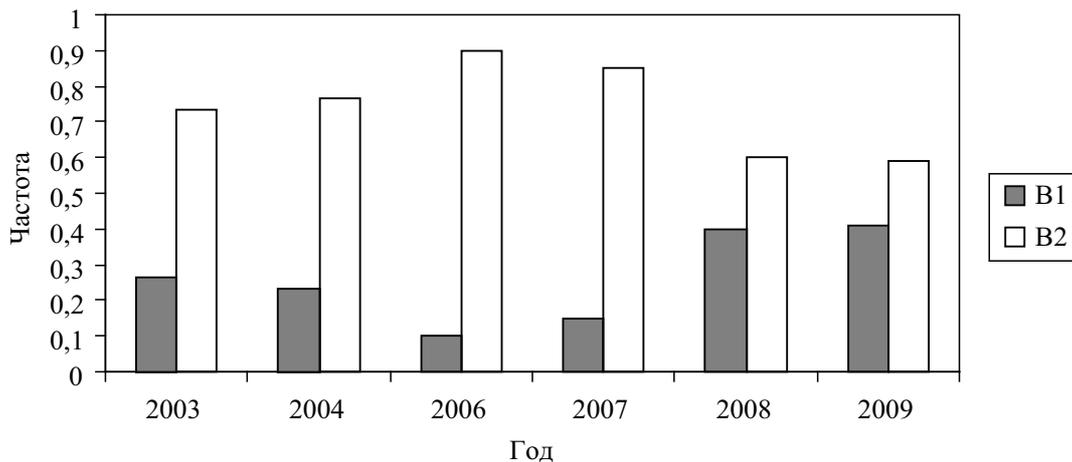


Рис. 3. Распределение частот вариаций признака  $B$  в выборках *Kleidocerys resedae* из Рамонского района Воронежской области. Условные обозначения:  $B_1$  — три ряда точек пунктировки,  $B_2$  — четыре ряда точек пунктировки

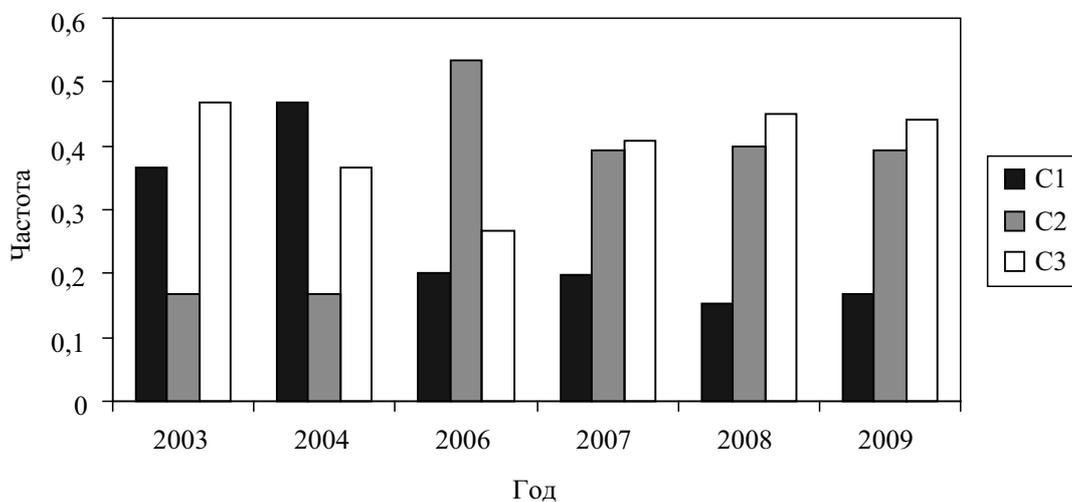


Рис. 4. Распределение частот вариаций признака  $C$  в выборках *Kleidocerys resedae* из Рамонского района Воронежской области. Условные обозначения:  $C_1$  — пятно отсутствует,  $C_2$  — округлое пятно,  $C_3$  — вытянутое пятно (вдоль задней границы кориума)

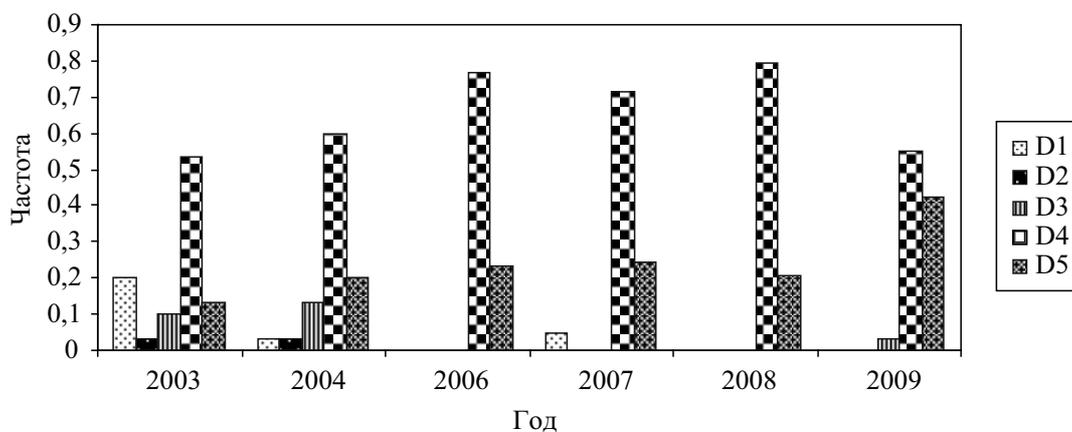


Рис. 5. Распределение частот вариаций признака  $D$  в выборках *Kleidocerys resedae* из Рамонского района Воронежской области. Условные обозначения:  $D_1$  — отсутствуют оба пятна,  $D_2$  — присутствует только внешнее пятно (внутреннее не выражено),  $D_3$  — присутствует только внутреннее пятно (внешнее не выражено),  $D_4$  — присутствуют два отдельных пятна,  $D_5$  — слившиеся пятна

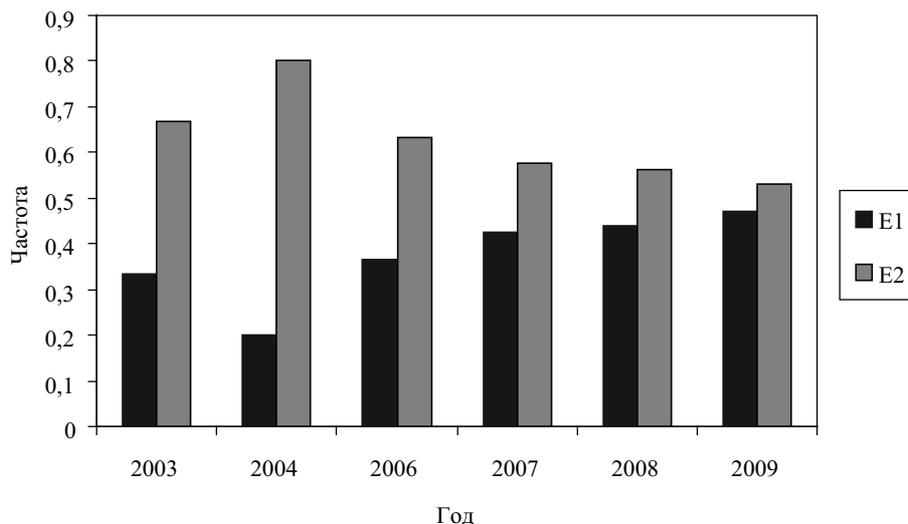


Рис. 6. Распределение частот вариаций признака *E* в выборках *Kleidocerys resedae* из Рамонского района Воронежской области. Условные обозначения:  $E_1$  — один ряд точек пунктировки,  $E_2$  — два ряда точек пунктировки

Многолетняя динамика частот встречаемости вариаций разных признаков модельного объекта свидетельствует о действии в популяции одновременно стабилизирующей и движущей форм отбора. На действие стабилизирующей формы отбора, обеспечивающей и устойчивость фенотипической структуры обследованной группировки, указывают тенденции к выравниванию уровней частот к концу периода исследований вариаций признаков *B* и *E* (рис. 3, 4). О действии движущей формы отбора свидетельствуют, очевидно, выявленные тенденции к увеличению значений частоты вариации  $A_2$  и уменьшению значений частоты вариации  $A_1$ .

Частоты большинства выделенных дискретных вариаций не обнаруживают сходства в своей динамике на протяжении 6 лет исследований. Тем не менее, вариации  $A_1$  и  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $A_1$  и  $C_1$ ,  $A_1$  и  $E_1$ ,  $E_2$ ,  $A_2$  и  $C_1$ ,  $A_2$  и  $E_1$ ,  $E_2$ ,  $A_3$  и  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $A_3$  и  $C_2$ ,  $C_3$  и  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $C_1$  и  $E_1$ ,  $E_2$  обладают сходным характером динамики и показывают сильную ( $r > 0,7$ ) корреляционную связь (табл. 1, 2, рис. 7, 8).

Однако 6-летний период исследований не обеспечивает подтверждения установленной корреляционной связи статистически значимой достоверностью.

Предпринята попытка выявить зависимость уровней частот вариаций от ряда метеорологиче-

Таблица 1

Коэффициенты корреляции ( $r$ ) между вариациями исследуемых признаков популяции *Kleidocerys resedae* Pz. (*Heteroptera*, *Lygaeidae*) в Рамонском районе Воронежской области (2003—2009 гг.)

Вариации признака, коэффициент корреляции ( $r$ )									
	$B_1$	$B_2$	$C_1$	$C_2$	$C_3$	$D_4$	$D_5$	$E_1$	$E_2$
$A_1$	<b>-0,856</b>	<b>0,856</b>	0,739	-0,135	-0,481	-0,207	-0,679	<b>-0,820</b>	<b>0,820</b>
$A_2$	0,649	-0,649	<b>-0,776</b>	0,5403	0,320	0,305	0,652	<b>0,819</b>	<b>-0,819</b>
$A_3$	<b>0,720</b>	<b>-0,720</b>	0,483	<b>-0,754</b>	0,610	-0,582	-0,132	-0,323	0,323
$B_1$			-0,204	-0,186	<b>0,739</b>	-0,279	0,386	0,382	-0,382
$B_2$			0,2040	0,186	<b>-0,739</b>	0,279	-0,386	-0,382	0,382
$C_1$						-0,523	-0,499	<b>-0,899</b>	<b>0,899</b>
$C_2$						0,690	0,441	0,654	-0,654
$C_3$						-0,430	0,023	0,321	-0,321
$D_4$								0,279	-0,279
$D_5$								0,560	-0,560

Таблица 2

Коэффициенты детерминации ( $r^2$ ) между вариациями исследуемых признаков популяции *Kleidocerys resedae* Pz. (Heteroptera, Lygaeidae) в Рамонском районе Воронежской области (2003—2009 гг.)

Вариации признака, коэффициент детерминации ( $r^2$ )									
	$B_1$	$B_2$	$C_1$	$C_2$	$C_3$	$D_4$	$D_5$	$E_1$	$E_2$
$A_1$	<b>0,734</b>	<b>0,734</b>	0,546	0,018	0,231	0,043	0,461	0,672	0,672
$A_2$	0,421	0,4213	0,603	0,292	0,103	0,093	0,425	0,671	0,671
$A_3$	0,518	0,518	0,234	0,569	0,373	0,338	0,018	0,105	0,105
$B_1$			0,042	0,035	0,546	0,078	0,149	0,146	0,146
$B_2$			0,042	0,035	0,078	0,078	0,149	0,146	0,146
$C_1$						0,274	0,249	<b>0,809</b>	<b>0,809</b>
$C_2$						0,476	0,195	0,428	0,428
$C_3$						0,185	0,001	0,103	0,103
$D_4$								0,078	0,078
$D_5$								0,313	0,313

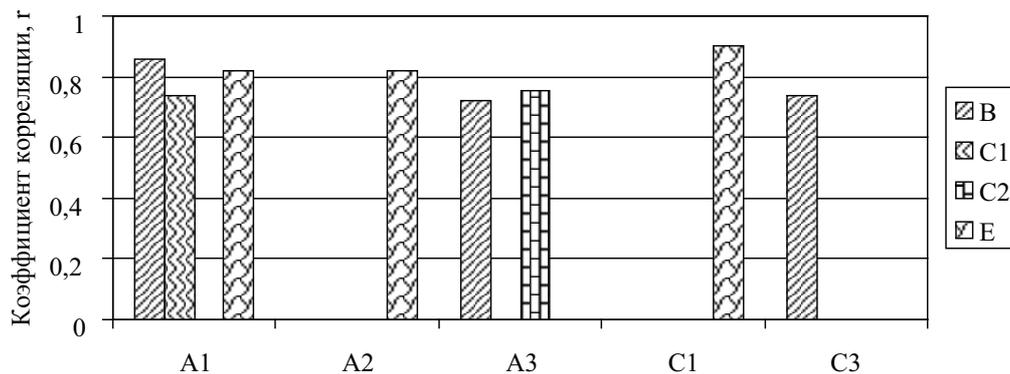


Рис. 7. Взаимосвязи вариаций анализируемых признаков в выборках *Kleidocerys resedae* Pz., сделанных в 2003—2009 гг. в Рамонском районе Воронежской области

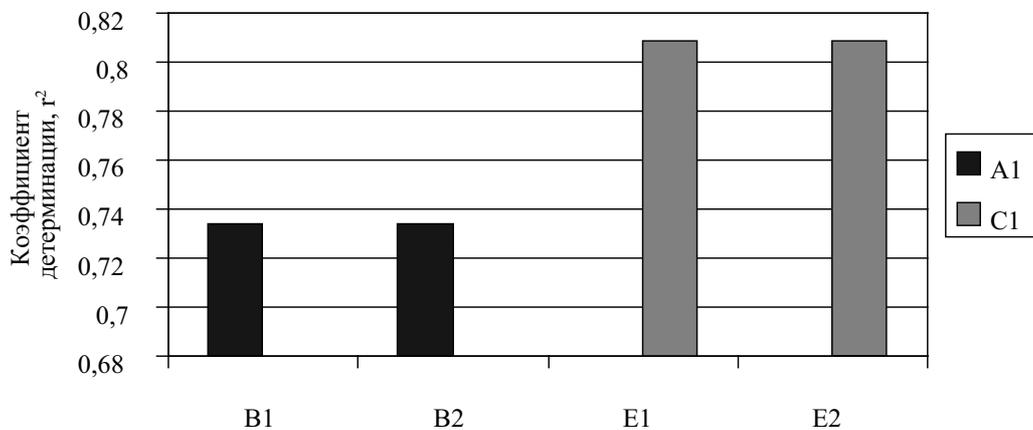


Рис. 8. Взаимосвязи вариаций анализируемых признаков в выборках *Kleidocerys resedae* Pz., сделанных в 2003—2009 гг. в Рамонском районе Воронежской области

Таблица 3

Осадки (в мм), выпавшие в районе исследований (по данным реперной метеостанции Всероссийского НИИ сахарной свеклы Рамонского района Воронежской области) в течение периода откладки яиц и развития личинок *Kleidocerys resedae* (исследования 2003—2009 гг.)

Год	Объем осадков (мм)			
	Май	Июнь	Июль	Сумма
2003	9,7	98,8	15	<b>123,5</b>
2004	70,6	40,3	77,1	<b>188</b>
2005	120,4	118,9	37,9	<b>277,2</b>
2006	47,3	124,1	84,1	<b>255,5</b>
2007	24,5	85,3	100,9	<b>210,7</b>
2008	55	23,3	78,8	<b>157,1</b>
2009	47	70,5	29,5	<b>147</b>

ских факторов. Рассматривались различные возможные варианты зависимости частот вариаций: от температуры, суммы эффективных температур, относительной влажности воздуха и объема выпавших осадков (отмеченных в течение вегетационного периода, всего года, периода откладки яиц и развития личинок, а также их среднегодовых значений). Однако только вариация  $C_3$  показала сильную ( $r=0,83$ ,  $r^2=0,69$ ) корреляционную, статистически недостоверную, связь с уменьшением объема осадков, выпадавших за периоды яйцекладки и развития личинок (рис. 9, 10).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, характер и амплитуда изменчивости анализируемых признаков находятся под генетическим контролем популяции и не обнаруживают прямой зависимости от климатических факторов. Аутогенная изменчивость разных морфологических признаков имеет разновекторную направленность и подвержена действию одновременно двух

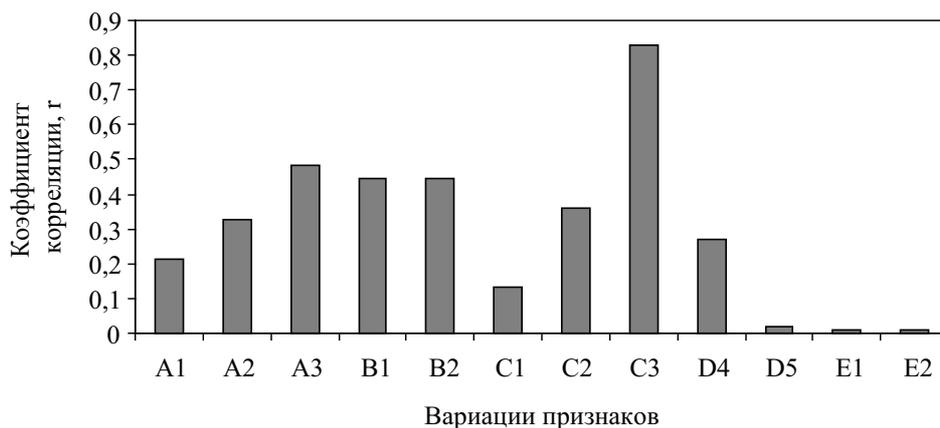


Рис. 9. Связи вариаций анализируемых признаков ( $r$ ) в выборках *Kleidocerys resedae* Pz., сделанных в 2003—2009 гг. в Рамонском районе Воронежской области, с объемом осадков, выпадавших за периоды яйцекладки и развития личинок

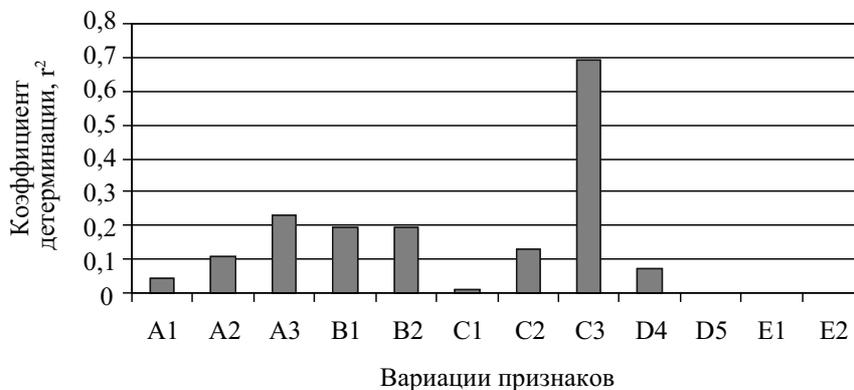


Рис. 10. Связи вариаций анализируемых признаков ( $r^2$ ) в выборках *Kleidocerys resedae* Pz., сделанных в 2003—2009 гг. в Рамонском районе Воронежской области, с объемом осадков, выпадавших за периоды яйцекладки и развития личинок

форм отбора — стабилизирующей и движущей. Сочетание этих двух механизмов, очевидно, и обеспечивает стабильность всей структуры популяции в течение длительного периода времени, что соответствует имеющимся в литературе данным, в том числе и по другим группам насекомых [11—13].

С другой стороны, результаты исследований свидетельствуют в пользу концепции, что отправной точкой видообразования является повышенная фенотипическая пластичность вида [4, 9, 14].

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Яблоков А. В. Эволюционное учение : Учеб. для биол. спец. вузов / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. — 6-е изд., испр. — М. : Высш. шк., 2006. — 310 с.

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

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

4. Crispo E. Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow / E. Crispo // J. Evol. Biol. — 2008. — V. 21, N 6. — P. 1460—1469.

5. Шерстнева О. А. Динамика популяционно-фенетической структуры клопа-кружевницы *Dictyla humuli* (Fabr.) (Heteroptera, Tingidae) в Усманском бору (Воронежская область) в течение 1999—2001 гг. / О. А. Шерстнева, В. Б. Голуб, А. С. Баранов // Экология. — 2004. — № 4. — С. 317—320.

6. Захаров И. А. Популяционная генетика кокцинеллид: старые и новые проблемы / И. А. Захаров, А. В. Блехман // Эволюция, экология, биоразнообразие : матер. конф. памяти И. И. Воронцова, г. Москва, 26—27 декабря 2000 г. — М., 2001. — С. 134—156.

7. Калинина К. В. Биоэкологическое обоснование защиты картофеля от колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) в условиях южной части северо-западного региона России : автореф. дис. ... канд. биол. наук / К. В. Калинина. — 2007. — 24 с.

8. Беньковская Г. В. Генетическая основа и фенотипические проявления резистентности колорадского жука к фосфорорганическим инсектицидам / Г. В. Беньковская, М. Б. Удалов, Э. К. Хуснутдинова // Генетика. — 2008. — Т. 44, № 5. — С. 638—644.

9. Иорданский Н. Н. Фенотипическая пластичность организмов и эволюция / Н. Н. Иорданский // Журн. общ. биол. — 2009. — Т. 70, № 1. — С. 3—9.

10. Логвиновский Б. В. Фенетическое разнообразие *Kleidocerys resedae* Pz. (Heteroptera, Lygaeidae) в окрестностях г. Воронежа / Б. В. Логвиновский // Современные проблемы биоразнообразия : матер. Междунар. науч. конф., посвященной 100-летию рождения профессора К. В. Скуфына и 90-летию основания кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных, г. Воронеж, 12—13 ноября 2008 г. — Воронеж : ИПЦ ВГУ, 2009. — С. 201—207.

11. Артемьева Е. А. Внутривидовая дифференциация как механизм устойчивости вида на примере голубянки *Polymmatius icarus* Rott (Lepidoptera: Lycaenidae) / Е. А. Артемьева // Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем : матер. 8 Международной научной экологической конференции, г. Белгород, 27—29 сентября 2004 г. — Белгород, 2004. — С. 5—6.

12. Голуб В. Б. Различия в уровне стабильности развития в группировке особей *Dictyla humuli* (Fabr.) (Heteroptera, Tingidae) до и после зимовки / В. Б. Голуб, О. А. Шерстнева // Вопросы естествознания : межвуз. сб. науч. работ, вып. 11. — Липецк, 2003. — С. 10—11.

13. Емец В. М. Устойчивость фенотипического разнообразия имаго в популяции жука-жужелицы ямчаточечной на территории Воронежского заповедника / В. М. Емец // Зоологические исследования в заповедниках Центрального Черноземья : труды Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России, вып. 2. — Тула, 2001. — С. 161—169.

14. Артемьева Е. А. Фенотипическое разнообразие популяций как составляющая эколого-ценотической стратегии вида / Е. А. Артемьева / Теоретические проблемы экологии и эволюции // 4 Любимцевские чтения, г. Тольятти, 4—6 апреля 2005 г. : матер. конф. — Тольятти, 2005. — С. 59—63.

---

Логвиновский Борис Вадимович — аспирант, Воронежский государственный университет; тел.: (4732) 208796, e-mail: [ecology@mail.ru](mailto:ecology@mail.ru)

Голуб Виктор Борисович — профессор, докт. биол. наук, Воронежский государственный университет; тел.: (4732) 208796; e-mail: [v.golub@inbox.ru](mailto:v.golub@inbox.ru)

Логвиновский Вадим Дмитриевич — доцент, канд. биол. наук, Воронежский государственный университет; тел.: (4732) 208796; e-mail: [ecology@mail.ru](mailto:ecology@mail.ru)

*Logvinovsky Boris V.* — Ph.D. student, Voronezh State University; e-mail: [ecology@mail.ru](mailto:ecology@mail.ru)

*Golub Victor B.* — professor, doct. biol. sciences, Voronezh State University; e-mail: [v.golub@inbox.ru](mailto:v.golub@inbox.ru)

*Logvinovsky Vadim D.* — reader, cand. biol. sciences, Voronezh State University; e-mail: [ecology@mail.ru](mailto:ecology@mail.ru)