

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 адаптациогенезе 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.

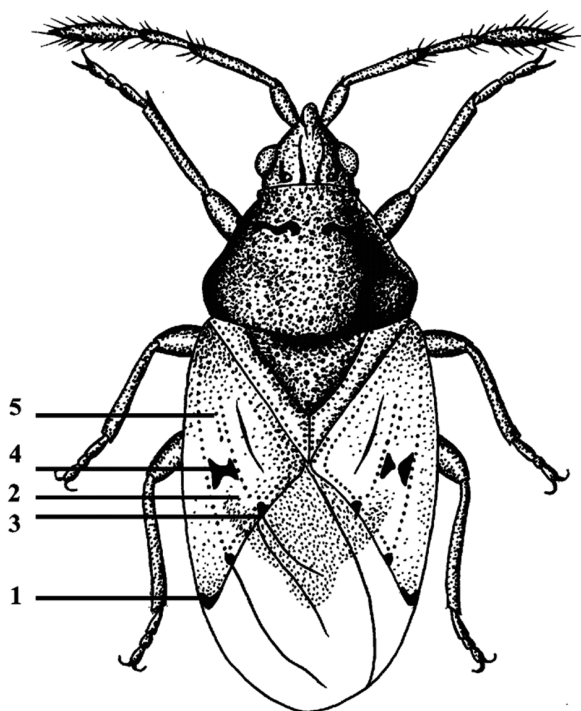


Рис. 1. Признаки, используемые для анализа распределения частот встречаемости дискретных вариаций (фенов) *Kleidocerys resedae* Pz.: 1 — форма пятна на вершине кориума; 2 — количество рядов точек пунктировки за пятнами (пятном) в центре кориума; 3 — форма и наличие пятна на границе кориума с перепоночкой;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

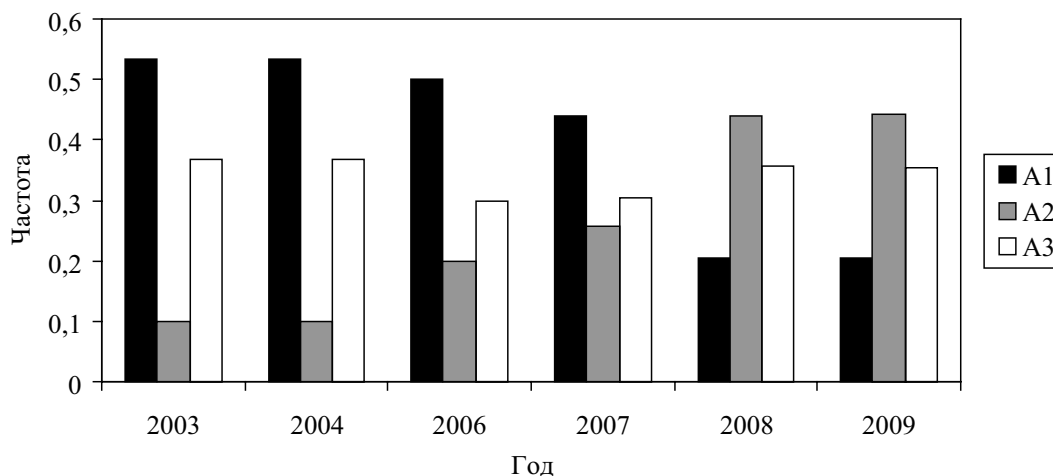


Рис. 2. Распределение частот вариаций признака *A* в выборках *Kleidocerys resedae* из Рамонского района Воронежской области. Условные обозначения: A_1 — округлое пятно, A_2 — пятно с прямым передним и выпуклым задним краем, A_3 — пятно с выемкой на переднем крае

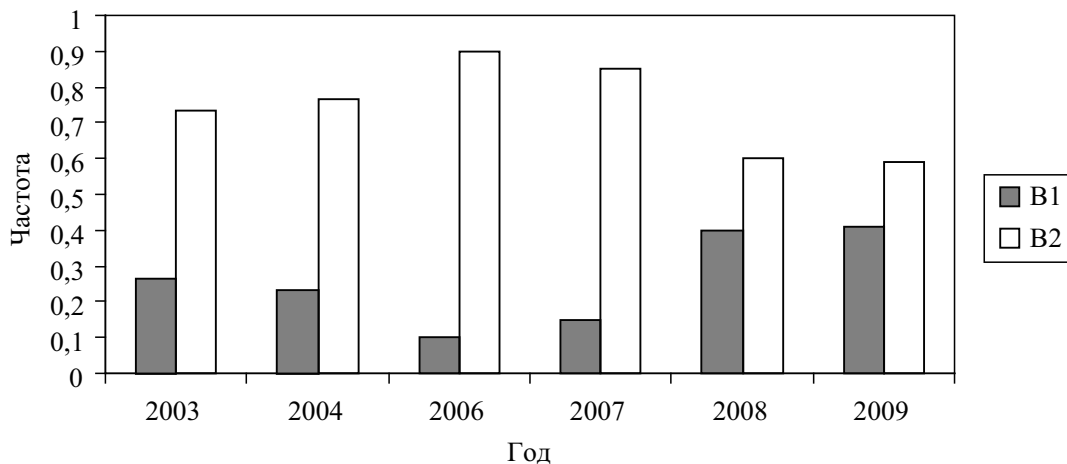


Рис. 3. Распределение частот вариаций признака B в выборках *Kleidocerys resedae* из Рамонского района Воронежской области. Условные обозначения: B_1 — три ряда точек пунктировки, B_2 — четыре ряда точек пунктировки

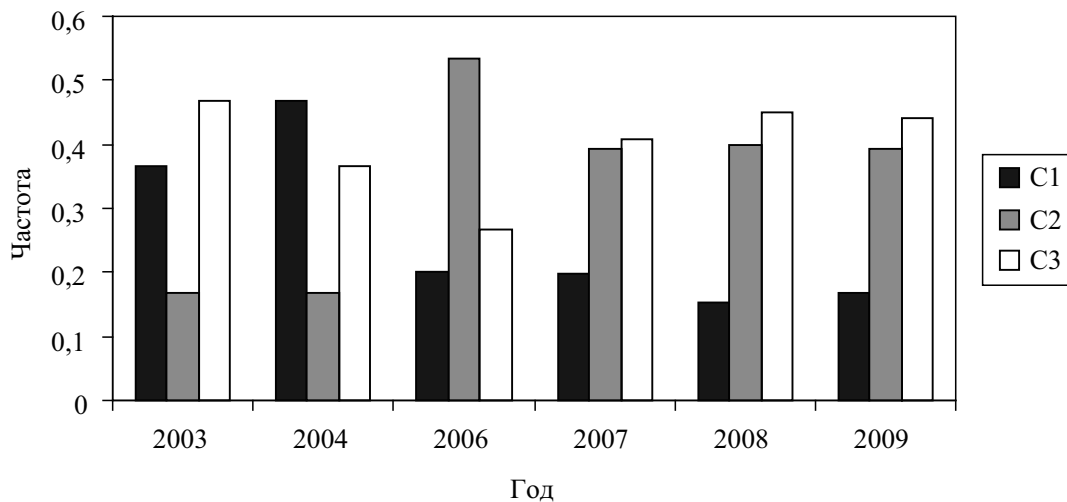


Рис. 4. Распределение частот вариаций признака C в выборках *Kleidocerys resedae* из Рамонского района Воронежской области. Условные обозначения: C_1 — пятно отсутствует, C_2 — округлое пятно, C_3 — вытянутое пятно (вдоль задней границы кориума)

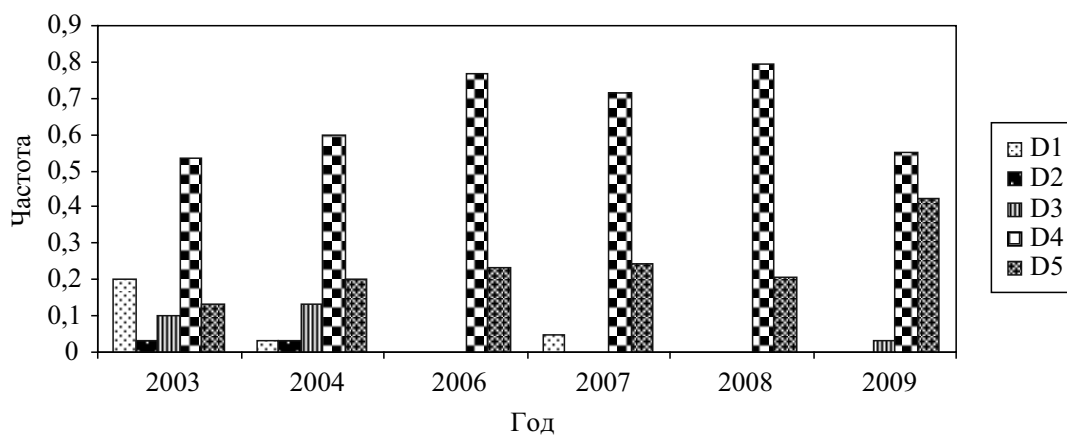


Рис. 5. Распределение частот вариаций признака D в выборках *Kleidocerys resedae* из Рамонского района Воронежской области. Условные обозначения: D_1 — отсутствуют оба пятна, D_2 — присутствует только внешнее пятно (внутреннее не выражено), D_3 — присутствует только внутреннее пятно (внешнее не выражено),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

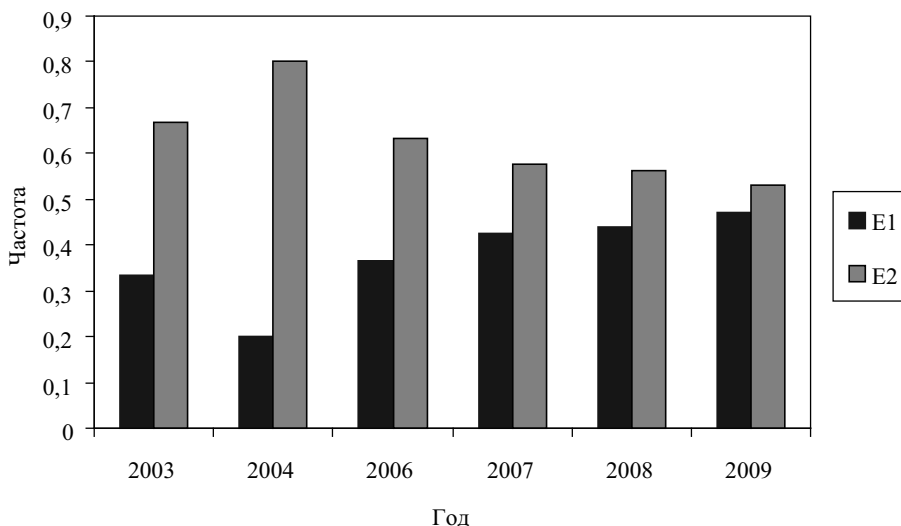


Рис. 6. Распределение частот вариаций признака E в выборках *Kleidocerys resedae* из Рамонского района Воронежской области. Условные обозначения: E₁ — один ряд точек пунктировки, E₂ — два ряда точек пунктировки

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 A₂ и уменьшению значений частоты вариации A₁.

Частоты большинства выделенных дискретных вариаций не обнаруживают сходства в своей динамике на протяжении 6 лет исследований. Тем не менее, вариации A₁ и B₁, B₂, A₁ и C₁, A₁ и E₁, E₂, A₂ и C₁, A₂ и E₁, E₂, A₃ и B₁, B₂, A₃ и C₂, C₃ и B₁, B₂, C₁ и E₁, E₂ 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	-0,856	0,856	0,739	-0,135	-0,481	-0,207	-0,679	-0,820	0,820
A ₂	0,649	-0,649	-0,776	0,5403	0,320	0,305	0,652	0,819	-0,819
A ₃	0,720	-0,720	0,483	-0,754	0,610	-0,582	-0,132	-0,323	0,323
B ₁			-0,204	-0,186	0,739	-0,279	0,386	0,382	-0,382
B ₂			0,2040	0,186	-0,739	0,279	-0,386	-0,382	0,382
C ₁						-0,523	-0,499	-0,899	0,899
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	0,734	0,734	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	0,809	0,809
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

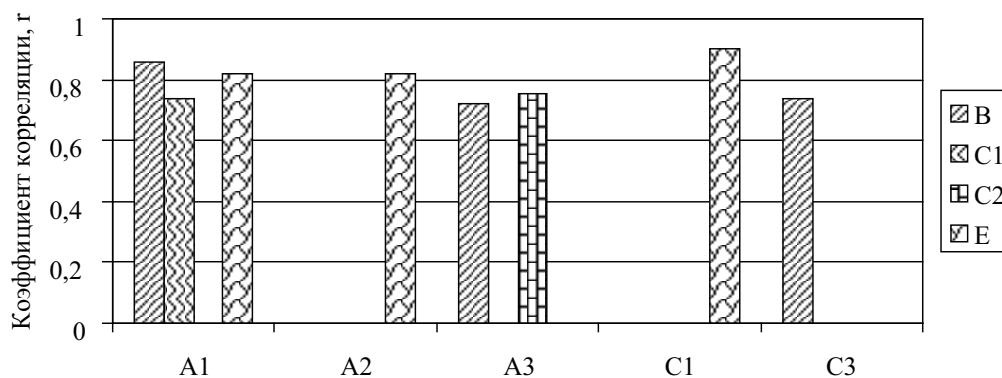


Рис. 7. Взаимосвязи вариаций анализируемых признаков в выборках *Kleidocerys resedae* Pz., сделанных в 2003—2009 гг. в Рамонском районе Воронежской области

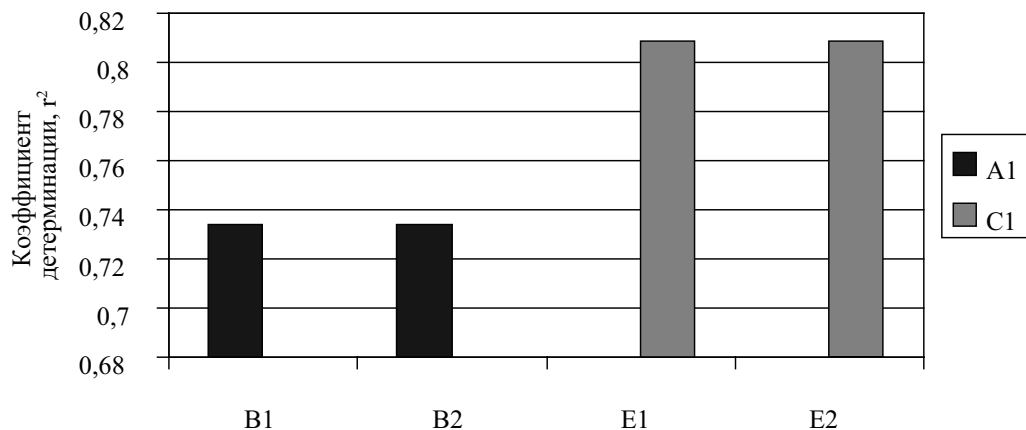


Рис. 8. Взаимосвязи вариаций анализируемых признаков в выборках *Kleidocerys resedae* Pz., сделанных в 2003—2009 гг. в Рамонском районе Воронежской области

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	123,5
2004	70,6	40,3	77,1	188
2005	120,4	118,9	37,9	277,2
2006	47,3	124,1	84,1	255,5
2007	24,5	85,3	100,9	210,7
2008	55	23,3	78,8	157,1
2009	47	70,5	29,5	147

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 C₃ 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

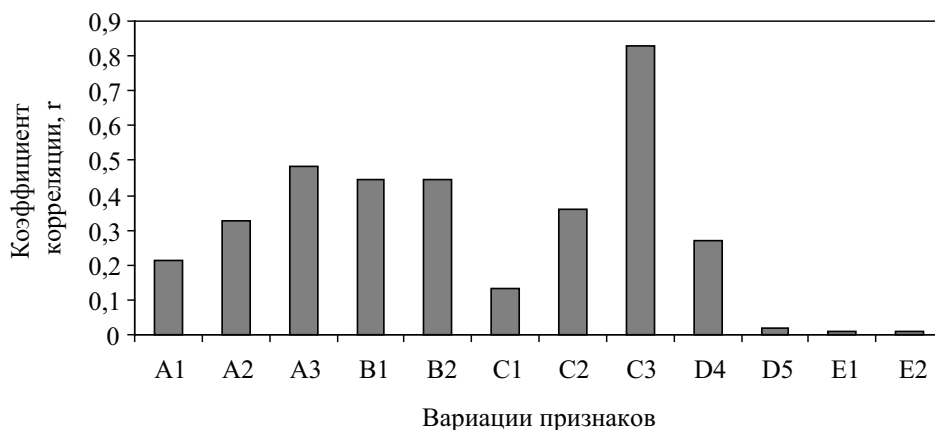


Рис. 9. Связи вариаций анализируемых признаков (r) в выборках *Kleidocerys resedae* Pz., сделанных в 2003—2009 гг. в Рамонском районе Воронежской области, с объемом осадков, выпадавших за периоды яйцекладки и развития личинок

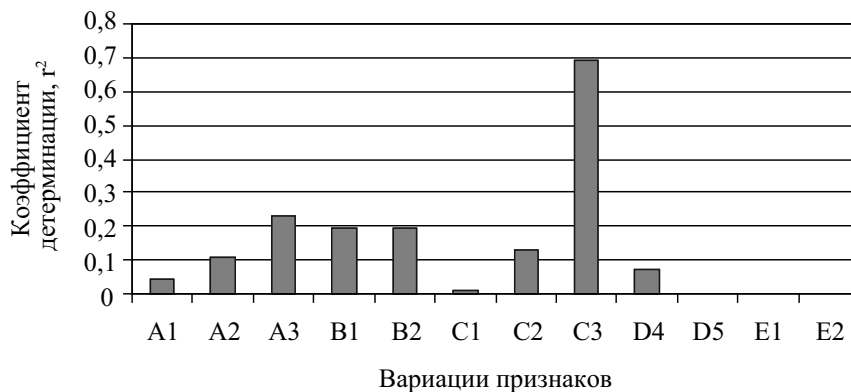


Рис. 10. Связи вариаций анализируемых признаков (r^2) в выборках *Kleidocerys resedae* Pz., сделанных в 2003—2009 гг. в Рамонском районе Воронежской области, с объемом осадков, выпадавших за периоды яйцекладки и развития личинок

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. Скуфьина 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: ecologvi@mail.ru

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

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

Logvinovsky Boris V. — Ph.D. student, Voronezh State University; e-mail: ecologvi@mail.ru

Golub Victor B. — professor, doct. biol. sciences, Voronezh State University; e-mail: v.golub@inbox.ru

Logvinovsky Vadim D. — reader, cand. biol. sciences, Voronezh State University; e-mail: ecologvi@mail.ru