

Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Горные и равнинные популяции обыкновенной слепушонки (Южный Урал и Зауралье) // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 100–119.

Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Сравнительная характеристика трех популяций обыкновенной слепушонки (Южный Урал, Зауралье, Северный Казахстан) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 103–112.

Лукин Е.И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1940. 311 с.

Покровский А.В., Смирнов В.С., Шварц С.С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций // Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск, 1962. Вып. 29. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. С. 15–28.

Филиченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. Пг., 1923. 240 с.

Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦВЕТОМОРФ ГОПЛИИ ЗОЛОТИСТОЙ (*HOPLIA AUREOLA* PALL.), ОБИТАЮЩИХ НА РАЗНЫХ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЯХ В ГОРНЫХ РАЙОНАХ ЧИТИНСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Г. Васильев, Н.Л. Лобанова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург,
Россия

ВВЕДЕНИЕ

Различные структурно-функциональные группы животных, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность популяции, с позиций концепции эпигенетической изменчивости (Васильев, 1988) могут рассматриваться как проявление альтернативных путей развития, формирующих фенотипическое разнообразие популяции. Анализ эпигенетической изменчивости и, в частности, флуктуирующей асимметрии, характеризующей случайные процессы фенотипической реализации эпигенотипа, дает возможность рассмотрения различных аспектов группового развития и изучения на этой основе проявлений биоразнообразия на популяционном уровне (Захаров, Яблоков, 1985; Васильев, 1996).

Для этих целей в качестве модельных могут быть использованы некоторые полиморфные виды насекомых, характеризующиеся высокой изменчивостью признаков рисунка покровов в пределах всего видового ареала. К числу таких видов относится пластинчатоусый жук — гоплия золотистая (*Hoplia aureola* Pall.). Это малоподвижный, оседлый вид, жизненный цикл которого тесно связан с ближайшими кормовыми растениями. Личинки питаются корнями, а имаго — вегетативными и генера-

тивными частями зачастую тех же самых растений. Разовые полеты жуков редко превышают 10–20 метров (Корсун, 1994). Лишь небольшая часть имаго, как нам удалось установить, способна к относительно дальним перелетам более 200 м.

Цель работы заключалась в выявлении вероятных морфометрических и феногенетических различий между оседлой и способной к миграциям группировками гоплии золотистой в горных районах Читинской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собирали в горном урочище Студеное в Красночикойском районе Читинской области. Исследовали 280 имаго гоплии золотистой, отловленных в первой декаде июля 2001 года. Использовали 13 основных промеров головы, переднеспинки и надкрылий и 18 индексов. Измерения проводили на МБС-10 при увеличении 8 x 2 отдельно для правого и левого надкрылий, а в дальнейшем использовали средние значения этих показателей. Дополнительно рассчитывали показатель общей сложности рисунка покровов (сумму элементов — пятен и перемычек, проявившихся в его структуре), и показатель флуктуирующей асимметрии неметрических признаков F_{Anm} (Захаров, 1987; Markowski, 1993). Проводили многомерную статистическую обработку материала, включая использование методов дискриминантного и факторного анализа. При межгрупповых сравнениях по отдельным признакам применяли однофакторный дисперсионный анализ и его непараметрический аналог — метод Краскела-Уоллиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гоплия золотистая в районе исследования приурочена к трем видам кормовых растений: таволге иволистной, тмину обыкновенному, пятилистнику кустарниковому (курильскому чаю). Однако, наряду с «оседлыми» жуками, в изучаемой популяции нами отмечена фракция «летающих» имаго, способных к относительно дальним перелетам. Мы отловили 30 таких особей на удалении более 200 метров от ближайших кормовых растений.

Сравнение «летающих» и оседлых групп животных было проведено с помощью факторного анализа. Всего выявилось 9 факторов, из которых 6-й и 9-й оказались значимо связаны со способностью жуков к полету. Средние значения факторов, рассчитанные для «оседлых» и «летающих» жуков приведены на рисунке (рис. 1). Жуки, способные к относительно дальним перелетам, характеризуются особым комплексом морфологических признаков: у них несколько укорачивается и заостряется передний край головы, уменьшаются общие размеры тела, изменяются пропорции переднеспинки и удлиняется диагональ, характеризующая размеры надкрылий.

Непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа — тест Краскела-Уоллиса позволил выявить также значимые различия ($p = 0,038$) в уровне флуктуирующей асимметрии рисунка покровов F_{Anm} у жуков оседлой и мигрирующей частей популяции. Жуки «летающей» группы характеризуются существенно более низкой величиной F_{Anm} по сравнению с особями «оседлой» группы (рис. 2). Из работ М.В. Присного (1980), И.В. Батлуцкой (1993) известно,

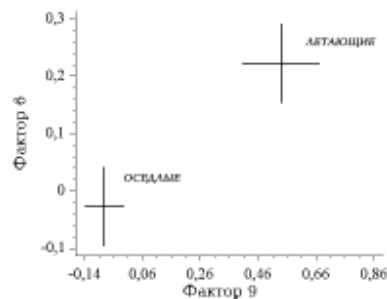


Рис. 1. Средние значения 6-го и 9-го факторов для фракций «оседлых» и «летающих» жуков (пояснения см. в тексте).

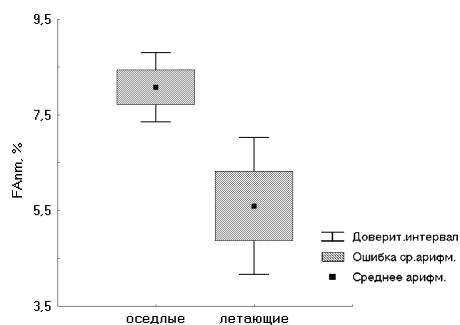


Рис. 2. Сравнение уровня флуктуирующей асимметрии (FAmm) у фракций «оседлых» и «летающих» жуков.

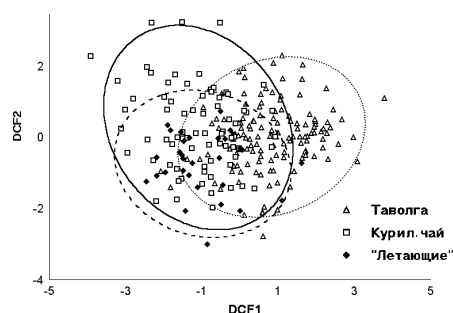


Рис. 3. Дискриминантный анализ формы и размеров тела жуков, принадлежащих фракциям "летающих" и "оседлых".

Последние были отловлены на пятилистнике и таволге.
DCF1-DCF2 - две первые дискриминантные канонические оси.

что существует связь элементов рисунка с иннервацией и строением прикрепляющихся пучков мышц. Можно поэтому предположить, что резкое снижение флуктуирующей асимметрии рисунка у летающих жуков, т.е. его симметризация, связаны с необходимостью согласованности работы их нервно-мышечного аппарата во время полета. С требованиями полета, вероятно, связаны и удлинение надкрылий, скорее всего характеризующее увеличение размеров крыльев, а также изменение пропорций головы и переднеспинки.

Мы решили попытаться установить вероятное происхождение фракции жуков, способных к относительно дальним перелетам, от той или иной группы оседлых особей с разных кормовых растений, т.е. выяснить, с какого кормового растения могли вылететь жуки.

Исходя из результатов дискриминантного анализа (рис. 3), можно предположить, что «летающая» фракция жуков происходит, по-видимому, в основном от группировки, населяющей пятилистник. Эллипсоид «летающей» фракции, как видно на графике, практически лежит в области варьирования жуков с курильского чая. Жуки этих двух групп характеризуются сходным комплексом морфометрических признаков: в первую очередь размерами и пропорциями головы, а также длиной надкрылий. Особям этих двух групп также свойственен более низкий уровень флуктуирующей асимметрии рисунка покровов. По первой дискриминантной функции, которая оказалась высоко значима ($p < 0,001$), проявляется своеобразие жуков «таволговой» группы. Доля межгрупповой дисперсии, приходящейся на первую ось, составляет 90%. Жуки с таволги в сравнении с «пятилистниковой» группой и фракцией жуков, способных к относительно дальним перелетам, характеризуются меньшей длиной головы, но большей её шириной, более короткими надкрыльями и высоким уровнем флуктуирующей асимметрии рисунка покровов. Различия между центроидами летающей группы и группы, взятой с пятилистника, практически не выражены, но обе эти группы статистически значительно отличаются от жуков, отловленных на таволге.

Таким образом, фракция жуков, способных к относительно дальним перелетам, отличается от оседлых особей по размерам и пропорциям тела, а также по уровню флуктуирующей асимметрии, что, по-видимому, связано с биомеханикой полета. На основе многомерного статистического анализа установлено, что жуки, способные к относительно дальним перелетам, развиваются главным образом на пятилистнике. В исследованной горной популяции гоплии золотистой фенотипическая специфика жуков двух внутривидовых групп особей: способных к относительно дальним перелетам (мигрирующих) и относительно оседлых, вероятно, имеет функциональную природу и носит адаптивный характер.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (№ 01-04-49571 и 02-04-96434).

ЛИТЕРАТУРА

- Батлуцкая И.В. Закономерности изменчивости меланизированных покровов полужесткокрылых.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1993. 16 с.
Васильев А.Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне.: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Екатеринбург, 1996. 40 с.

- Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отд. Международного Фонда «Биотест», 1993. 68 с.
- Захаров В.М., Яблоков А.В. Анализ морфологической изменчивости как метод оценки состояния природных популяций // Новые методы изучения почвенных животных в радиоэкологических исследованиях. М.: Наука, 1985. С. 176–185.
- Корсун О.В. Изменчивость и популяционная структура *Hoplia aureola* Pall. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Экология, 1994. Т.25, № 5. С. 372–379.
- Присный А.В. Морфологическая основа рисунка переднеспинки у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Зоол. ж., 1980. Т. 59, вып. 10. С. 1575–1577.
- Markowski J. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreollus* populations // Acta theriol., 1993. — V.38, Suppl.2.- P. 19–31.

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ ГОР ЕВРАЗИИ

Ю.Л. Вигоров

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

Данные зоологов (Большаков, 1972; Громов, Ербаева, 1995; Громов, Поляков, 1977; Млекопитающие Казахстана, 1978; и др.) о поведении горных грызунов (из родов *Alticola*, *Terricola*, *Chionomys*, *Sicista*) и широко распространенных видов, обитающих на низких высотах и в горах (красно-серая и узкочерепная полевки), весьма неполны и противоречивы (например, по суточной активности тьяншанской и красно-серой полевки). Из данных по 19 видам видно, что 47% из них (все *Alticola*, почти все *Chionomys*) предпочитают жить в россыпях камней и под скалами, 90% роют норы, 67% проявляют круглосуточную активность, 56% (больше, чем среди пустынных грызунов) запасают на зиму корма, лишь 29% (как и пустынные) склонны к колониальности, большинство оседлы и лишь серебристая полевка совершает локальные миграции. Опыты дополняют эти данные. Условия теста «открытого поля», имитирующие разные ситуации в природе, вскрыли качественное своеобразие скорости смены форм поведения и динамики мотиваций у горных видов и видовых форм (снеговой, памирской, арчевой и скальных полевки, тьяншанской мышовки) — более интенсивную активность в первую, ориентировочную фазу и более крутой переход к собственно исследовательскому поведению (Вигоров, 1980). Сопоставление экспериментальных данных с другими позволяет видеть следующие закономерности.

1. Экологическая индивидуальность видов Л.Г.Раменского — Г.Глизна или аналогичная закономерность, отражающая своеобразие изменчивости видов.

Приведем несколько примеров этой закономерности. В отличие от других представителей рода *Alticola*, серебристая полевка не роет нор, а лемминговидная полевка в Коряцком нагорье не делает запасов кормов (Портенко и др., 1963).

Характерные места обитания полевки Шелковникова, татранской и кустарниковой — горные широколиственные леса и альпийские луга, тогда как у дагестанской — остепненные засушливые участки высокогорий. По признакам ориентировочно-исследовательского поведения четче, чем по признакам оборонительного, проявляются небольшая, не обусловленная расстоянием изменчивость плоскочерепной полевки (выборки из Прибалхашья, гор Ерментау и Тувы), большие, чем видовые дистанции (серебристая — плоскочерепная), географические различия большеухой полевки (Алтай и Забайкалье) и еще более сильная дифференциация лемминговидных полевки (Анадырь, Певек, Тикси). Дифференциация поведения лесных полевки отличается от дифференциации скальных, географическая изменчивость наиболее выражена у красно-серой полевки, а тьяншанская полевка отличается поведением как от красной, так и рыжей полевки.

2. Гомологии. Ярко выраженная строительная деятельность плоскочерепной полевки (изготовление каменных стенок для защиты жилищ и сена) в слабой форме проявляется и у серебристой полевки. Все виды снеговых полевки проявляют преимущественно сумеречную активность, а представители рода *Alticola* — полифазную, круглосуточную. В тесте «открытого поля» большинству форм рода *Alticola* присуща бурная активность в первую, ориентировочную фазу и резкая смена ее исследовательским поведением (Вигоров, 1980).

3. Конвергенции. Выходец из древнего семейства Sminthidae (из позднего эоцена Азии, 54–35 млн. лет назад) тьяншанская мышовка предпочитает такие же биотопы на верхней границе леса и альпийских лугов и проявляет такую же сумеречную активность, что и возникшая около 0,43 млн. лет назад *Microtus gregalis*. Расхождение 11 экологических групп видов (лесных, степных, пустынных, синантропных и других) на графиках соотношений средних для группы значений признаков ориентировочно-исследовательского поведения оказалось меньшим, чем расхождение таксонов (родов и др.), а характеристики горных грызунов (7 видов) оказались близки характеристикам пустынных и полупустынных (5 и 11 видов).

4. Неравномерность темпов дифференциации разных систем признаков. Ее следствие — явление гетеробатмии — часто и хорошо видно при сравнении видов по поведению, экологическим и морфологическим признакам. В Туве серебристая полевка значительно дальше, чем плоскочерепная, проникает в степные равнинные биоценозы (Юдин и др., 1979), но разнообразие их питания, колониальный образ жизни и динамика активности за 6 мин. теста «открытого поля» у них схожи, а на дендрограмме, полученной в результате кластерного анализа 9 форм и видов скальных полевки по 4 признакам ориентировочно-исследовательского поведения, серебристая полевка близка плоскочерепной и обитателю горных тундр — лемминговидной полевке (близ Певека). Дифференциация горных полевки по признакам этого и оборонительного поведения не совпадает, как и с дифференциацией по внутренней структуре поведения. Интервалы корреляции (одна из характеристик автокорреляционных функций, рассчитываемых для второй, относительно стационарной, фазы собственно исследовательского поведения) у памирских полевки были почти такими же, что у копытных леммингов (9 и 10.5 сек) и меньше, чем у рыжих полевки (27.5 сек), хотя интенсивность активности