

УДК 595.762.12 : 591.615

**ДИНАМИКА ФЕНОТИПИЧЕСКОГО СОСТАВА  
И УРОВНЯ АСИММЕТРИИ ЧИСЛА ЯМОК НА НАДКРЫЛЬЯХ  
ИМАГО В ПОПУЛЯЦИИ *PTEROSTICHUS  
OBLONGOPUNCTATUS*  
(COLEOPTERA, SARABIDAE) НА РЕКРЕАЦИОННОЙ  
ТЕРРИТОРИИ**

*В. М. ЕМЕЦ*

В 1974—1982 гг. в дубраве на окраине Воронежа изучали динамику двух показателей (долей имаго двух фенотипических классов и уровней флуктуирующей асимметрии числа ямок на надкрыльях имаго двух фенотипических классов) популяции жужелицы *P. oblongopunctatus*. На территории, подвергаемой рекреационной нагрузке, показатели группировки *P. oblongopunctatus* претерпевали резкие изменения: произошел сдвиг соотношения фенотипических классов и резко повысился уровень асимметрии имаго. На малопосещаемой территории эти показатели были более или менее стабильны. Преобразования в группировке *P. oblongopunctatus* на рекреационной территории нельзя не считать ответом на изменения условий среды в результате интенсивной рекреационной нагрузки.

Цель данного исследования — выяснение закономерностей изменения двух показателей (долей имаго двух фенотипических классов и уровней флуктуирующей асимметрии числа ямок на надкрыльях имаго двух фенотипических классов) популяции жужелицы *Pterostichus oblongopunctatus* F. под влиянием рекреации.

Объектом исследования послужил *Pterostichus oblongopunctatus* F. — один из наиболее массовых и типичных для лесов видов жужелиц. Популяции этого вида характеризуются полиморфизмом имаго по важному таксономическому признаку — числу ямок на надкрыльях: в большинстве случаев (80—90%) на каждом надкрылье имеется 5 или 6 ямок, редко 4, 7, 8 и очень редко — 3, 9—12 ямок (Воег, 1968). Имаго *P. oblongopunctatus* можно сгруппировать в два фенотипических класса: «малоямчатые» (I фенотипический класс по нашей терминологии) — особи с 3—5 ямками на левом надкрылье и «многоямчатые» (II фенотипический класс по нашей терминологии) — особи с 6—12 ямками на левом надкрылье (Воег, 1968). Соотношение особей двух фенотипических классов характеризует состояние популяции *P. oblongopunctatus* (Воег, 1968). Доли имаго I и II фенотипических классов послужили первым внутривидовым показателем. В качестве второго внутривидового показателя был избран уровень флуктуирующей асимметрии числа ямок на левом и правом надкрыльях имаго двух фенотипических классов, так как возрастание уровня асимметрии билатерального признака отражает изменение состояния популяции, связанное с нарушением стабильности развития при изменении условий среды (Захаров, 1981).

Исследования проводили в 1974—1982 гг. в разнотравно-злаковой дубраве у водохранилища (северная окраина Воронежа) на 10 учетных площадках (0,2—0,3 га каждая) двух типов. Пять учетных площадок

первого типа располагались в непосредственной близости от водохранилища и подвергались рекреационной нагрузке (в 1974—1975 гг. —1—2 человеко-часов/га, в 1976—1979 гг. —2—3, в 1980—1982 гг. —4—6 человеко-часов/га); на этих площадках на протяжении 1974—1982 гг. происходила рекреационная дигрессия лесного фитоценоза от I до III стадии (Казанская, 1972). Пять учетных площадок второго типа, удаленные от площадок первого типа на расстояние около 0,5 км в глубь лесного массива, служили контролем (они относительно мало посещались людьми, и дигрессия фитоценоза на них не отмечена).

На каждой учетной площадке ежегодно (в мае — начале июня) отлавливали банками-ловушками около 200 имаго *P. oblongopunctatus*. У каждого пойманного жука регистрировали число ямок на левом и правом надкрыльях. Эти имаго представляли собой выборку, для которой определяли долю имаго I и II класса фенотипов и уровень асимметрии числа ямок на левом и правом надкрыльях ( $\sigma_d^2$ ) имаго разных фенотипических классов.  $\sigma_d^2$  рассчитывали по формуле (Захаров, 1981):

$$\sigma_d^2 = \frac{\sum \left( d_{l-r} - \frac{\sum d_{l-r}}{n} \right)^2}{n-1},$$

где  $d_{l-r}$  — различие в числе ямок на левом и правом надкрыльях у каждой особи,  $n$  — число проанализированных особей.

Таким образом, на рекреационной (площадки первого типа) и малопосещаемой (площадки второго типа) территориях анализировали ежегодно по пять выборок (проб) имаго *P. oblongopunctatus* общей численностью около 1000 особей (самцы и самки примерно в равном соотношении). Для каждой из этих территорий и каждого года исследований рассчитывали среднюю арифметическую и ошибку средней арифметической доли особей одного фенотипического класса в одной пробе (выборке), а также среднюю арифметическую и ошибку средней арифметической уровня асимметрии числа ямок на надкрыльях имаго одного фенотипического класса в одной пробе<sup>1</sup>. Полученные результаты обобщены в табл. 1 и 2.

В 1974—1976 гг. на рекреационной и малопосещаемой территориях были получены сходные ( $p > 0,05$ ) данные по доле имаго двух классов фенотипов *P. oblongopunctatus* (табл. 1). Фенотипическое сходство группировок *P. oblongopunctatus* на этих территориях, малая удаленность площадок первого типа от площадок второго типа и отсутствие видимых преград между ними (между площадками первого и второго типов мог существовать обмен особями), позволяют считать эти группировки частями одной популяции.

Обращают на себя внимание особенности многолетней динамики фенотипического состава внутривидовой группировки *P. oblongopunctatus* на рекреационной территории: в 1977—1979 гг. наблюдалось резкое ( $p < 0,05$ ) увеличение доли имаго I фенотипического класса (и соответствующее понижение доли имаго II фенотипического класса) и в 1980—1982 гг. стабилизация ее на уровне 1979 г. (годовые различия в доле имаго одного фенотипического класса в 1979—1982 гг. недостоверны при уровне значимости 0,05) (табл. 1). На малопосещаемой территории доля имаго I (II) фенотипического класса на протяжении 1974—1982 гг. существенно не изменялась (табл. 1).

<sup>1</sup> Сравнимые показатели не различаются у самцов и самок *P. oblongopunctatus*. Специальный статистический анализ показал, что распределение выборочных данных в большинстве случаев подчиняется нормальному закону, так что использование средней арифметической и ошибки средней арифметической оправдано. В тех случаях, когда распределение выборочных данных не является нормальным, традиционная статистическая обработка данных применена с целью обеспечения сравнимости результатов исследования.

Таблица 1

Многолетняя динамика долей имаго двух фенотипических классов в популяции жуужелицы *Pterostichus oblongopunctatus* на рекреационной и малопосещаемой территориях

Годы	Фенотипические классы имаго	Рекреационная территория		Малопосещаемая территория		Критерий достоверности различий, $t_d$
		n	$M \pm m$ (N = 5)	n	$M \pm m$ (N = 5)	
1974	I	267	0,26±0,02	211	0,22±0,03	1,1
	II	747	0,74±0,02	744	0,78±0,03	1,1
1975	I	283	0,28±0,02	266	0,26±0,01	0,9
	II	713	0,72±0,02	753	0,74±0,01	0,9
1976	I	233	0,23±0,03	239	0,24±0,02	0,3
	II	760	0,77±0,03	745	0,76±0,02	0,3
1977	I	387	0,38±0,01	212	0,21±0,03	5,4*
	II	638	0,62±0,01	792	0,79±0,03	5,4*
1978	I	453	0,47±0,02	272	0,27±0,02	7,1*
	II	511	0,53±0,02	730	0,73±0,02	7,1*
1979	I	570	0,57±0,03	256	0,25±0,02	8,9*
	II	429	0,43±0,03	768	0,75±0,02	8,9*
1980	I	556	0,55±0,02	210	0,22±0,01	15,0*
	II	452	0,45±0,02	747	0,78±0,01	15,0*
1981	I	507	0,53±0,01	295	0,29±0,03	7,6*
	II	449	0,47±0,01	714	0,71±0,03	7,6*
1982	I	559	0,57±0,02	235	0,23±0,02	12,1*
	II	423	0,43±0,02	788	0,77±0,02	12,1*

\* Уровень значимости  $p < 0,05$ .

Таблица 2

Многолетняя динамика уровней асимметрии числа ямок на надкрыльях имаго двух фенотипических классов в популяции жуужелицы *Pterostichus oblongopunctatus* на рекреационной (а) и малопосещаемой (б) территориях

Годы	Фенотипические классы имаго	$M_{\sigma} \pm m_{\sigma}$ (N = 5)		Критерий достоверности различий, $t_d$
		а	б	
1974	I	0,11±0,04	0,10±0,04	0,2
	II	0,10±0,02	0,09±0,02	0,4
1975	I	0,12±0,02	0,11±0,04	0,2
	II	0,08±0,01	0,10±0,03	0,6
1976	I	0,11±0,04	0,08±0,03	0,6
	II	0,10±0,02	0,09±0,03	0,3
1977	I	0,18±0,02	0,10±0,02	2,8*
	II	0,31±0,02	0,11±0,04	4,4*
1978	I	0,26±0,03	0,09±0,03	4,9*
	II	0,54±0,03	0,10±0,03	10,5*
1979	I	0,33±0,04	0,09±0,03	4,8*
	II	0,75±0,07	0,12±0,04	7,8*
1980	I	0,34±0,02	0,12±0,05	4,1*
	II	0,84±0,10	0,10±0,04	6,8*
1981	I	0,34±0,02	0,10±0,04	5,3*
	II	0,82±0,07	0,09±0,03	9,6*
1982	I	0,35±0,05	0,09±0,03	4,5*
	II	0,82±0,07	0,11±0,03	9,3*

\* Уровень значимости  $p < 0,05$ .

Прослеживается сходство динамики фенотипического состава группировок *P. oblongopunctatus* с динамикой уровня асимметрии числа ямок на надкрыльях имаго (ср. табл. 1 и 2). Так, сходные по фенооблику группировки *P. oblongopunctatus* на рекреационной (1974—1976 гг.) и малопосещаемой (1974—1982 гг.) территориях характеризовались сходным уровнем асимметрии имаго. У группировки *P. oblongopunctatus* на рекреационной территории изменение фенотипического состава в

1977—1979 гг. сопровождалось увеличением уровня асимметрии имаго, и период последующей стабилизации фенотипического состава (1979—1982 гг.) совпал с периодом стабилизации асимметрии имаго на новом, более высоком уровне.

Важно отметить, что I и II фенотипические классы имаго *P. oblongopunctatus* в 1974—1976 гг. на рекреационной территории и в 1974—1982 гг. на малопосещаемой территории были сходны ( $p > 0,05$ ) по уровню асимметрии, тогда как в 1977—1982 гг. на рекреационной территории уровень асимметрии у имаго I фенотипического класса был значительно ( $p < 0,05$ ) ниже, чем у имаго II фенотипического класса (табл. 2).

Таким образом, у части популяции *P. oblongopunctatus* под влиянием рекреационной нагрузки коренным образом изменились два показателя. Сдвиг соотношения имаго двух фенотипических классов, по-видимому, свидетельствует об изменении генотипической структуры группировки *P. oblongopunctatus* на рекреационной территории. Преобразования в этой группировке нельзя не считать ответом на изменения условий среды в результате интенсивной рекреационной нагрузки. Установлена корреляция увеличения доли «малоямчатых» (I фенотипический класс) жуков *P. oblongopunctatus* с уменьшением влажности лесной подстилки в период развития личинок (май — август предыдущего года) (Boer, 1968). Тонкая лесная подстилка характеризуется особенно неустойчивым (зависимым от количества осадков) и зачастую неблагоприятным для развития личинок *P. oblongopunctatus* режимом влажности (Boer, 1968). Интенсивная рекреационная нагрузка, несомненно, ухудшает режим влажности почвы в лесном биоценозе, ведет к утончению лесной подстилки (Казанская, 1972).

Таким образом, изменения фенотипического состава и уровня асимметрии имаго в популяции жука-щелкунца *P. oblongopunctatus* могут служить показателями неблагоприятных условий существования популяции данного вида.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Захаров В. М., 1981. Асимметрия морфологических структур животных как показатель незначительных изменений состояния среды.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 4. Л.: Гидрометеониздат, 59—66.
- Казанская Н. С., 1972. Изучение рекреационной дигрессии естественных группировок растительности.— Изв. АН СССР, сер. геогр., 1, 52—59.
- Boer P. J. den, 1968. Fluctuations in morph frequency in catches of the ground-beetle *Pterostichus oblongopunctatus* F. and its ecological significance.— *Belmontia*, 13, 2, 1—20.

Воронежский заповедник  
(станция Графская Воронежской обл.)

Поступила в редакцию  
3 января 1983 г.

#### DYNAMICS OF PHENOTYPICAL COMPOSITION AND LEVEL OF ASYMMETRY OF THE NUMBER OF FOSSAE ON ELYTRONS OF IMAGO IN A POPULATION OF *PTEROSTICHUS OBLONGOPUNCTATUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) ON RECREATION TERRITORY

V. M. EMETZ

Voronezh State Reserve (Grafskaja, Voronezh District)

#### Summary

The dynamics of imago fractions of two phenotypical classes and levels of asymmetry of the number of fossae on elytrons of imago were studied in a population of *P. oblongopunctatus* in an oak forest in the suburbs of Voronezh during 1974—1982. In a group of *P. oblongopunctatus* on the recreation territory, a shift in the ratio of phenotypical classes took place and the level of asymmetry of imago increased whereas these indices remained more or less stable on the little frequented territory. The transformations in the group of *P. oblongopunctatus* are considered as a response to changes of environmental conditions due to intensive recreation pressure.