

На правах рукописи

БУТЬКО Елена Викторовна

**ЭКОЛОГИЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
КОКЦИНЕЛЛИД (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)
В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ**

Специальность
03.00.16 - экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Улан-Удэ
2005

Работа выполнена в Бурятском государственном университете

Научные руководители: доктор биологических наук, профессор
Доржиев Цыдыпжап Заятуевич
кандидат биологических наук, доцент
Корсун Олег Валерьевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Плешанов Андрей Сергеевич
кандидат биологических наук
Хобракова Лариса Цыренжаповна

Ведущая организация: Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Защита состоится 25 мая 2005 г. в 13.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.022.03. по защите диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук при Бурятском государственном университете по адресу: 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24 а.
Факс: (301-2) 21-05-88; E-mail: alenabutko@mail.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Бурятского государственного университета.

Автореферат разослан « 21 » апреля 2005 года

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Н.А. Шорноева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Жуки семейства кокциnellиды, или божьи коровки (*Coleoptera, Coccinellidae*) выступают классическими объектами популяционных исследований на основе фенетических и эволюционно-экологических подходов (Dobzhansky, 1924, 1933; Timofeeff-Ressovsky, 1940; Лусис, 1961, 1973; Komai et al., 1969; Воронцов, Блехман, 1986; Сергиевский, Захаров, 1981, 1989; Яблоков, Ларина, 1985). Этому способствуют их широкое распространение, массовая встречаемость и характерный полиморфизм по окраске и рисунку покровов. В настоящем исследовании основное внимание уделено изучению экологической специфики популяций массовых видов кокциnellид на территории Восточного Забайкалья. Разнообразие ландшафтов, уникальное сочетание высотной поясности и широтной зональности в условиях Восточного Забайкалья позволяет на модельных видах рассматривать механизмы становления и поддержания популяционной структуры на основе изучения динамики их фенотипической изменчивости в пространственном и временном аспектах. Особую важность приобретают исследования случаев резких колебаний частот встречаемости отдельных морф, которые могут служить показателем протекания в популяциях активных микроэволюционных процессов.

Большинство кокциnellид ведут хищный образ жизни, эффективно уничтожая многих вредителей растений, и широко используются в биологической борьбе с ними. Выявление доминантных видов кокциnellид, изучение особенностей их биотопического распределения имеет большое значение для выяснения роли этих видов в биоценозах и возможности их хозяйственного использования. Во многих регионах, в особенности на Дальнем Востоке (Кузнецов, 1993) и Урале (Тюмасева, 1997), фауна и экология кокциnellид изучены достаточно полно. Для отдельных районов Сибири, в том числе в Забайкалье кокциnellиды не являлись предметом специального исследования. Составлены лишь первичные фаунистические списки отдельных районов региона исследования.

Цель работы состояла в выявлении фауны, особенностей экологии и внутривидовой фенотипической изменчивости кокциnellид в условиях Восточного Забайкалья.

Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Выявить видовой состав и провести зоогеографический анализ фауны кокциnellид Восточного Забайкалья.
2. Изучить особенности биотопического распределения, трофических связей и фенологии жизненных циклов кокциnellид в районе исследования.
3. Установить специфику пространственно-временной и половой структуры популяций массовых видов кокциnellид.
4. Изучить фенотипическую структуру популяций полиморфных видов кокциnellид и ее географическую изменчивость на территории Восточного

Забайкалья, а также оценить взаимоотношения внутри политипического комплекса *Adalia bipunctata – frigida*.

Научная новизна. Настоящее исследование является первой комплексной эколого-фаунистической работой по кокцинеллидам Забайкалья. Впервые составлен наиболее полный фаунистический список кокцинеллид Восточного Забайкалья, включающий 43 вида. Установлено высокое таксономическое и зоогеографическое разнообразие фауны. Для территории Сибири впервые приводятся 2 восточно-азиатских вида (*Hyperaspis amurensis* Ws., *Propylea japonica* Thunb.).

Выявлены особенности организации населения кокцинеллид в условиях региона исследования. Определена специфика пространственно-временной и половой структуры популяций массовых видов с учетом экологии их сезонного развития.

Описаны новые структурные элементы рисунка надкрылий 6 полиморфных видов кокцинеллид, что в значительной степени расширяет диапазон их изменчивости. Выявлена пороговая природа проявления отдельных пятен и перемычек рисунка, что позволяет рассматривать их как фены.

Впервые детально проанализированы эколого-географические особенности фенотипической структуры популяций ряда видов кокцинеллид в пределах Забайкалья как географически центральной области их ареалов.

Установлена тенденция повышения внутривидового разнообразия *Harmonia axyridis* Pall. в биотопах переходной зоны тайги и степи как адаптивная реакция на разнообразие условий обитания.

На основе изучения экологии и динамики фенотипической структуры забайкальских популяций подвида *Adalia bipunctata fasciatopunctata* L., предлагается рассматривать таксономически спорную форму *frigida* как отдельную экологическую расу данного подвида.

Практическая значимость. Сведения по биологии и экологии хищных видов кокцинеллид могут быть полезными при разработке и проведении комплекса мероприятий по биологической защите растений от вредителей на территории исследования.

Коровка зернистая (*Oenopia conglobata* L.) предложена и апробирована в качестве удобного модельного вида для изучения внутривидовой фенотипической изменчивости. Варианты (фены и морфы) рисунка покровов могут быть использованы для анализа биологического разнообразия на популяционном уровне.

Результаты работы используются при проведении учебно-полевых практик по генетике и зоологии беспозвоночных на естественно-географическом факультете Забайкальского государственного педагогического университета (ЗабГПУ).

Апробация работы. Основные результаты исследований были представлены на первом региональном Молодежном Семинаре «Байкал и мы: от понимания к сотрудничеству» (г. Чита, 2001 г.), 6-ой Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (г. Пущино,

2002 г.), региональной конференции «Наука и преподавание дисциплин естественного цикла в образовательных учреждениях» (г. Улан-Удэ, 2002 г.), VI Всероссийском популяционном семинаре «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (г. Нижний Тагил, 2002 г.), региональной научно-практической конференции «Структура и функционирование экосистем Байкальской Сибири» (г. Улан-Удэ, 2002 г.), VII международной молодежной научной конференции «Молодежь Забайкалья: интеллект и здоровье» (г. Чита, 2003 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 185 страницах, содержит 23 таблицы, 35 рисунков. Список литературы включает 200 работ, в том числе 41 на иностранных языках. Коллекция жуков хранится на кафедре зоологии ЗабГПУ.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ КОКЦИНЕЛЛИД В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В главе проанализирована литература, посвященная фауне и экологии кокциnellид исследуемой территории. Представлены основные данные популяционно-генетических и фенетических исследований кокциnellид.

Первые сведения по распространению отдельных видов кокциnellид в пределах Забайкалья приводятся в работе Г.Г. Якобсона по фауне жесткокрылых России (Якобсон, 1913). Специальных работ по фауне и экологии кокциnellид Восточного Забайкалья представлено не было, отдельные сведения содержатся лишь в фаунистических сводках по соседним регионам (Томилова, Плешанов, 1977; Кузнецов, 1993). За последнее десятилетие для некоторых районов Читинской области приводятся систематические списки видов кокциnellид с элементами эколого-фаунистических характеристик (Корсун, 1994, 2003; Корсун и др., 2000, 2002; Дубатолов и др., 2004).

Первые описания изменчивости окраски и рисунка надкрылий у кокциnellид появились в начале XX века (Якобсон, 1900). Закономерности изменений фенотипической структуры популяций, наследственная и физиологическая их основы наиболее полно изучены для двух полиморфных видов коровок: *Adalia bipunctata* (Dobzhansky, 1924; Лусис, 1928, 1961, 1973, 1976; Timofeeff-Ressovsky, 1940; Тимофеев-Ресовский, Свиричев, 1966; Creed, 1974, 1975; Scali, Creed, 1975; Сергиевский, Захаров, 1981, 1983, 1989; Захаров, Сергиевский, 1983; Захаров, 1990, 1992, 1997) и *Harmonia axyridis* (Dobzhansky, 1924, 1933; Komai et al., 1950; Tan, 1946, 1949; Hosino, 1940; Komai, Hosino, 1951; Komai, 1956; Komai et al., 1969; Воронцов, 1983; Воронцов, Блехман, 1986; Холин, 1988, 1990). Особенности фенотипической структуры популяций полиморфных видов кокциnellид, закономерности макро- и мик-

рогеографической динамики их фенотипа раскрыты на значительной части видовых ареалов. Сравнительно небольшое количество работ посвящено изучению фенотипической структуры высокополиморфных сибирских популяций кокцинелл. (Лусис, 1973; Захаров, 1997; Корсун, 1999; Доржу, 2002). Описаны региональные исследования эколого-географических особенностей динамики фенотипической структуры популяций рассматриваемых видов кокцинелл (Корсун, 1993, 1994, 1996, 1999, 2000).

Глава 2. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На основе литературных данных (Фадеева, 1961; Дулепова, 1993, 1996; Дегтев, 1993 и др.) приводятся описания природных условий исследуемого региона. Исследования проводились на территории Читинской области, которая в современных административных границах принимается в данной работе под названием Восточное Забайкалье. Представлена краткая характеристика географического расположения, рельефа, климата, растительности региона.

В основу настоящей работы положены результаты обработки материала, собранного автором в различных географических точках Восточного Забайкалья за период с 2001 по 2004 гг. Помимо собственных сборов использовались коллекционные материалы кафедры зоологии ЗабГПУ (Чита) и Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Улан-Удэ). В качестве материала для изучения внутривидовой изменчивости в природных популяциях района исследования рассматриваются выборки 6 видов кокцинелл (*Adonia variegata*, *A. amoena*, *Anatis ocellata*, *Adalia bipunctata*, *Oenopia conglobata*, *Harmonia axyridis*). Выбор объектов исследования обусловлен их массовой встречаемостью на территории Восточного Забайкалья и способностью образовывать локальные скопления в определенные периоды жизни, что облегчало сбор материала и позволяло получать репрезентативные выборки в течение полевого сезона. Во всех случаях рассматривалась изменчивость рисунка надкрылий, кроме того, для вида *Oenopia conglobata* впервые описана изменчивость полиморфных признаков как надкрылий, так и переднеспинки. В данной работе пятна и перемишки принято считать пороговыми признаками рисунка надкрылий, а фенами – их наличие или отсутствие (Васильев, 1988).

При проведении сборов применялись общепринятые методики: кошение энтомологическим сачком, отряхивание жуков с растений. Основным методом выборки насекомых являлся ручной сбор. При разведении кокцинелл в лаборатории была использована методика, предложенная Межересом (Majerus, Kearns, 1989; Majerus et al., 1989), с некоторыми модификациями (Захаров, 1995). Кормом служила тля (*Rhopalosiphum padi*, *Acyrtosiphon caraganae*), собираемая в природе.

В общей сложности за период исследования просмотрено и определено свыше 30 тыс. экз. 43 видов кокцинелл. Проанализировано 122 выборки 6 полиморфных видов кокцинелл, включающих 15664 экз. жуков. При определении кокцинелл использовались отечественные и зарубежные литера-

турные источники (Заславский, 1965; Кузнецов, 1993, Савойская, 1983; Bie-iawski, 1984; Jablokoff-Khnzorian, 1982). Правильность определения была проверена и уточнена к.б.н, доцентом О.В. Корсуном. Систематический порядок родов и видов кокцинееллид принят по каталогу В.Н. Кузнецова (1993).

Достоверность различий по составу фаун двух сравниваемых регионов оценивалась по F – критерию Фишера (Зайцев, 1991). Коэффициент фаунистического сходства рассчитан по формуле Жаккара (Наумов, 1964). Для сравнения фенондов популяций использовались математические методы, предложенные Л.А. Животовским (1980, 1982). Дендрограммы сходства популяций построены с помощью кластерного анализа методом невзвешенного среднего – UPGMA, на основе расчета величин расстояния $1 - \gamma$ (γ – коэффициент сходства). При сравнении состава некоторых популяций, а также соотношения полов с теоретически ожидаемым, использовался критерий χ^2 (Зайцев, 1991). Для определения диапазона изменчивости в популяциях некоторых видов использовались показатели внутривидового разнообразия (среднее число фенотипов) и доли редких морф (Животовский, 1980). Для видов, характеризующихся мультивариационным типом изменчивости, определялся показатель, характеризующий относительную меланизированность надкрылий жуков (МН) – величина средних взвешенных значений от числа дискретных элементов рисунка (Корсун, 1999).

Глава 3. ЭКОЛОГО–ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОКЦИНЕЛЛИД ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

3.1. Фаунистический состав кокцинееллид

Фаунистический состав кокцинееллид Восточного Забайкалья характеризуется высоким таксономическим разнообразием: 43 вида из 26 родов, относящихся к 8 трибам 5 подсемейств. Впервые для Восточного Забайкалья и для Сибири в целом приводятся 2 восточно-азиатских вида: *Hyperaspis amurensis*, *Propylaea japonica*. Фауна кокцинееллид Восточного Забайкалья демонстрирует достоверное сходство по видовому составу (по доле общих видов) с фаунами сопредельных областей (Прибайкальем: $F = 2,01$; $v(1) = 1$ и $v(2) = 94$; $p > 0,05$ и Якутией: $F = 0,03$; $v(1) = 1$ и $v(2) = 85$; $p > 0,05$). В дальнейшем видовой список может быть несколько расширен, вероятно, за счет новых находок в малоисследованных районах, а также за счет видов, которые в данное время находятся на стадии определения (трибы *Scymnini* – 4 вида и *Coccinellini* – 1 вид).

3.2. Зоогеографический анализ кокцидофауны

На территории Восточного Забайкалья отмечается преобладание видов кокцинееллид бореального комплекса (86,1 %), имеющих голарктический, транспалеарктический и транссибирский типы ареалов. Большую часть фауны (76,8 %) составляют виды с широкими ареалами, с преобладанием транспалеарктических (22 вида, 51,2 %) форм. Многие транспалеаркты и голаркты отличаются высокой численностью, часто доминируют в отдельных биоце-

нозах и встречаются во всех ландшафтно-географических зонах Восточного Забайкалья. Однако первые более характерны для лугово-степных биоценозов, в то время как голаркты представлены в большей степени видами лесного комплекса.

Группа с транссибирским распространением беднее в видовом и количественном отношении – всего 4 вида (9,1 %), из них 1 – лугово-степной, 1 – лугово-болотный и 2 – лесных. Группа с восточно- (5 видов, 11,3 %) и центрально-азиатским распространением (1 вид, 2,3 %) объединяет редкие и малочисленные виды, которые встречаются в Восточном Забайкалье на северо-западной периферии своих ареалов (*Hyperaspis amurensis*, *Aiolocaria hexaspilota*, *Oenopia bissexnotata*, *Exochomus mongol*, *Propylaea japonica*, *Anisosticta terminassiani*). В связи с этим максимальное видовое разнообразие кокциnellид характерно для юго-восточных районов региона исследования. Наличие в фауне видов последней группы определяет ее уникальность и свидетельствует о тесных связях с уссурийской и маньчжуро-китайской фаунами. Эндемичные виды кокциnellид в Восточном Забайкалье неизвестны.

3.3. Экологические особенности кокциnellид Восточного Забайкалья

3.3.1. Биотопическое распределение кокциnellид

Распределение кокциnellид по биотопам, прежде всего, связано с пищевой специализацией видов, а также с приуроченностью к определенным экологическим условиям региона.

По признаку обитания кокциnellид на разных жизненных формах растений в условиях Восточного Забайкалья нами выделено 4 фитобионтные группы: хортобионты (21,0 %), хортотамнобионты (25,6 %), дендротамнобионты (13,9 %), дендротамнохортобионты (39,5 %). Преобладание последней группы свидетельствует о широкой экологической пластичности значительного числа видов, которые в равной степени обитают как на древесно-кустарниковой, так и на травянистой растительности.

По отношению к фактору увлажненности мы выделяем 5 экологических групп: гигрофилы (11,6 %), мезофилы (39,5 %), ксерофилы (9,3 %), мезоксерофилы (20,9 %), гигромезофилы (7,1 %), ксеромезофилы (11,6 %). Господство в составе фауны видов мезоксерофилов и мезофилов, составляющих в сумме 61,3 % от всей фауны, вероятно, связано с биотопическим предпочтением соответствующих растительных сообществ, в которых чаще всего наблюдается массовое развитие жертв-тлей.

Изучен видовой состав и численность особей кокциnellид в господствующих биотопах региона (табл.1). Для понимания закономерностей биотопического распределения кокциnellид оценивалась специфичность каждого биотопа как процент видов, встречающихся только здесь (табл. 1). Оценивалась степень фаунистического сходства населения кокциnellид изученных биотопов (табл. 2).

Величина и специфичность биотопических группировок кокциnellид
Восточного Забайкалья

№	Типы биотопов	Общее число видов (%)	Специфичность группировки (%)
1	Пойменные ивняки-черемушники (ПИЧ)	33 (76,7)	6,1
2	Сырые луга и болота (СЛБ)	9 (20,9)	33,3
3	Сухие луга и степи (СЛС)	30 (69,8)	10,0
4	Хвойные леса (ХЛ)	13 (30,2)	0,0
5	Смешанные леса (СЛ)	17 (39,5)	0,0
6	Антропогенные (АБ)	32 (74,4)	0,0

Самыми бедными по видовому составу и численности оказались сырые луга и болота, представленные высокоспецифичной гигрофильной фауной кокциnellид. Для увлажненных местообитаний отмечено отсутствие, либо незначительные показатели фаунистического сходства с другими биотопами (табл. 2). Наибольшее видовое и количественное разнообразие кокциnellид отмечено для наименее специфичных биотопов (1, 3, 6), между которыми наблюдается высокая степень общности по видовому составу. Особенно высока численность и видовое разнообразие кокциnellид в данных типах биотопах поздней весной и в начале лета в период размножения. Причем «привлекательными» видами растений для коровок здесь являются черемуха уединенная (*Padus avium*) и крапива коноплевая (*Urtica cannabina*), в сообществах которых складываются благоприятные микроклиматические условия и наблюдается максимальная концентрация колоний тлей. Кроме того, фауна данных типов биотопов включает виды разной экологической специализации (степные, лесные и гигрофильные формы).

Группировка видов, обитающих в хвойных и смешанных лесах, не богата по числу видов и их обилию. Она относительно обособлена по видовому составу, главным образом, за счет типично лесных видов.

Таблица 2

Коэффициенты фаунистического сходства (по Жаккару) населения кокциnellид исследованных биотопов Восточного Забайкалья

Типы биотопов	ПИЧ	СЛБ	СЛС	ХЛ	СЛ	АБ
ПИЧ	1	0,14	0,58	0,35	0,52	0,81
СЛБ	-	1	0,05	0,00	0,00	0,14
СЛС	-	-	1	0,34	0,37	0,77
ХЛ	-	-	-	1	0,36	0,41
СЛ	-	-	-	-	1	0,43
АБ	-	-	-	-	-	1

Примечание: сокращенные названия биотопов см. в табл. 1.

Таким образом, по видовому и численному сходству нами выделены 3 группировки кокцидокомплексов из 6 рассмотренных биотопов. При этом, среди растительных формаций Восточного Забайкалья в равной степени доминантными по видовому разнообразию кокциnellид являются пойменные

ивняки-черемушники, антропогенные биотопы и сухие луга и степи (встречено в среднем 73,6 % всех видов). К субдоминантным по числу видов относятся лесные формации, в которых встречено не более 50,0 % всех видов кокцинеллид. Фауна сырых лугов и болот наиболее обособлена, включает чуть более 20,0 % всех видов. В целом можно отметить, что по мере возрастания увлажнения биотопов и затененности местообитания видовое разнообразие и численность кокцинеллид снижается.

Результаты анализа биотопического распределения видов и положения занимаемого ими в количественной структуре комплексов позволили дать сравнительную оценку экологической валентности кокцинеллид Восточного Забайкалья. Виды распределены на 4 группы:

1. Облигатно эвритопные виды – встречающиеся в подавляющем большинстве рассматриваемых растительных ассоциаций и доминирующие во многих из них (*Adonia variegata*, *Adalia bipunctata*, *Harmonia axyridis*, *Coccinella transversoguttata*).

2. Факультативно эвритопные виды – встречающиеся во многих (не менее трех из шести) и доминирующие в одной или двух изученных растительных ассоциациях (*Scymnus ferrugatus*, *Coccinella magnifica*, *C. trifasciata*, *Propylea quatuordecimpunctata*, *Adonia amoena*, *Calvia quatuordecimguttata* (*duodecimmaculata*), *Hippodamia tredecimpunctata*, *Coccinula quatuordecimpustulata*, *Psyllobora vigintiduopunctata*).

3. Олиготопные виды – встречающиеся, часто единично, в немногих (менее четырех из шести) изучавшихся биотопах и редко доминирующие хотя бы в одном из них (*Scymnus frontalis*, *Chilocorus renipustulatus*, *Exochomus quadripustulatus*, *Stethorus punctillum*, *Nephus redtenbacheri*, *Hyperaspis erythrocephala*, *Exochomus mongol*, *Anisosticta bitriangularis*, *Coccinella septempunctata*, *C. hieroglyphica mannerheimi*, *C. nivicola*, *Oenopia bissexnotata*, *O. conglobata*, *Anatis ocellata*, *Myrrha octodecimguttata*, *Myzia oblongoguttata*, *M. gebleri*, *Halyzia sedecimguttata*, *Vibidia duodecimguttata*, *Aiolocaria hexaspilota*).

4. Стенотопные виды – встречающиеся обычно или редко в биотопах с однотипной растительностью и не встречающиеся в других (*Hyperaspis amurensis*, *Hippodamia septemmaculata*, *Coccidula rufa*, *Anisosticta terminassiani*, *A. sibirica*, *Coccinella undecimpunctata*, *Calvia decemguttata*, *Tytthaspis sedecimpunctata*, *Subcoccinella vigintiquatuorpunctata*, *Propylea japonica*).

Таким образом, виды, специфически приуроченные к обитанию в определенных биотопах, принадлежащие к 4-й группе, вероятно, могут быть признаны качественными индикаторами состояния биоценозов. Так, например, *Coccidula rufa*, *Anisosticta terminassiani* и *Hippodamia septemmaculata* могут выступать индикаторами степени увлажненности степных ландшафтов региона исследования.

3.3.2. Спектр трофических групп кокциnellид

Изучение трофических отношений видов кокциnellид Восточного Забайкалья на основе анализа собственных данных и литературных сведений (Савойская, 1983; Кузнецов, 1993), позволило выявить 6 типов трофической специализации, которые объединяются в две основные экологические группы – растительноядные и хищные, или энтомофаги. Растительноядные кокциnellиды включают филлофагов (*Subcoccinella vigintiquatuorpunctata*) и мицетофагов (*Psyllobora vigintiduopunctata*, *Vibidia duodecimguttata*, *Halyzia sedecimguttata*, *Tytthaspis sedecimpunctata*). Остальные 38 (88,4 %) видов – хищники, которые в зависимости от систематической принадлежности объектов питания подразделяются на афидофагов (30 видов, 69,8 %), кокцидофагов (6 видов, 13,9 %), миксоэнтомофагов (1 вид, 2,3 %), акарифагов (1 вид, 2,3 %).

3.3.3. Фенология жизненных циклов массовых видов кокциnellид

В условиях района исследований активный период лета имаго кокциnellид обычно длится с конца мая по вторую декаду сентября. Массовый выход большинства видов приходится на вторую и третью декады мая. Большинство видов кокциnellид Восточного Забайкалья оказались моноциклическими. Смена двух поколений за лето отмечена для 3 доминирующих видов (*Adonia variegata*, *Adalia bipunctata*, *Harmonia axyridis*), имеющих соответственно два пика активности размножения: весеннее-ранне-летний и средне-летний. Выход жуков нового поколения сильно растянут и длится до конца августа. В условиях района исследования молодые жуки данных видов отрождаются со второй декады июня. Второе поколение коровок появляется в конце июля – начале августа, тем самым на зимовку уходят жуки различных возрастов. В то же время для перечисленных видов в Западной Сибири и на Севере России наблюдается одна генерация, а в Казахстане и Средней Азии отмечается три поколения за сезон (Савойская, 1983).

В лабораторных условиях и непосредственно в природе нами проведены наблюдения за развитием 4 доминирующих хищных видов кокциnellид (*Adalia bipunctata*, *Harmonia axyridis*, *Adonia variegata*, *Coccinella transversoguttata*). Первые яйцекладки кокциnellид отмечались во второй декаде мая, в массе – в конце этого месяца – начале июня, что коррелировало с массовым развитием тлей. Для Прибайкалья (Томилова, Плешанов, 1977), начало спаривания и первые яйцекладки кокциnellид отмечались по срокам почти на месяц позже (I декада июня).

В лабораторных условиях при питании *Rhopalosiphum padi* L. (обыкновенная черемуховая тля) плодовитость самок варьировала от 58 яиц (*A. bipunctata*) до 90 яиц (*H. axyridis*) в течение суток. Продолжительность развития преимагинальных стадий коровок определяется температурными условиями и наличием пищи (для личинок). Оптимальной для развития исследуемых видов коровок является температура +24–25°C, при которой продолжительность развития одной генерации составляет от 21 до 27 дней. На стадию яйца прихо-

дится 4–5 дней, личинки – 9–14, куколки – 5–7. Высокая температура +28–30°C сокращает срок развития поколения на 4–7 дней, но при этом регистрировалась повышенная смертность всех преимагинальных стадий (более 50 %). Данный факт неоднократно отмечался в литературе для многих видов кокциnellид (Савойская, 1983, Кузнецов, Пантюхов, 1988; Кузнецов, 1993). При недостатке корма снижалась плодовитость самок и продлевался срок развития личиночной стадии.

Для Восточного Забайкалья известно формирование поливидовых зимовочных скоплений коровок гипсотактического и синантропного типов. У таких видов в период с конца августа до конца сентября отмечаются массовые миграции к местам зимовок. Подобные скопления способны образовывать 4 вида коровок, в которых наиболее многочисленны *Harmonia axyridis* и *Adalia bipunctata* (за три года осенних сборов доля их составила в среднем соответственно 70 % и 20 %). Видам *Oenopia conglobata* и *Aiolocaria hexaspilota* приходится небольшая доля (в среднем соответственно 9 % и 1 %).

Глава 4. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ МАССОВЫХ ВИДОВ КОКЦИНЕЛЛИД ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

4.1. Пространственно-временная структура популяций массовых видов

Пространственная структура локальных поселений кокциnellид носит агрегированный характер и обусловлена их кормовыми предпочтениями, а именно, распределением тлей, повреждающих те или иные виды растений. Общая картина количественных и качественных изменений популяционной структуры массовых видов кокциnellид во времени для каждого конкретного биотопа сложна, что связано с постоянной сменой местообитаний коровок в течение сезона в поисках мигрирующих тлей.

Особенности расселения 10 доминирующих видов кокциnellид, рассмотренные нами в биотопах г. Читы и его окрестностей, были строго связаны с фенологией тлей. В начале лета (май – начало I декады июня) массовые виды кокциnellид приурочены к кустарниковой и древесной растительности (черемуха, ивы, облепиха) в приречных зарослях и городских лесопарковых насаждениях. На травянистых растениях коровки в это время встречаются очень редко. Начиная с конца I декады июня, когда количество тлей в ранее занимаемых растительных сообществах резко сокращается, жуки в поисках пищи расселяются более или менее равномерно, преимущественно на травянистой, реже древесно-кустарниковой растительности, где отмечаются до конца сезона. При этом динамичность пространственно-временной структуры популяций массовых видов кокциnellид обусловлена их значительными радиусами индивидуальной активности, полифагией, характером размещения жертв, а также способностью имаго образовывать кратковременными скоплениями на крупных колониях тлей.

Таким образом, в течение нескольких месяцев микроструктура популяционных ареалов коровок испытывает существенные изменения. Они происходят на фоне возрастания их численности, связанные с периодами массового размножения тлей и появлением жуков нового поколения. Однако сезонная динамика численности жуков, рассмотренная нами на примере 4 доминирующих видов (рис.1), имеет ярко выраженные видовые особенности, обусловленные спецификой их биологии, что, несомненно, способствует снижению межвидовой конкуренции.

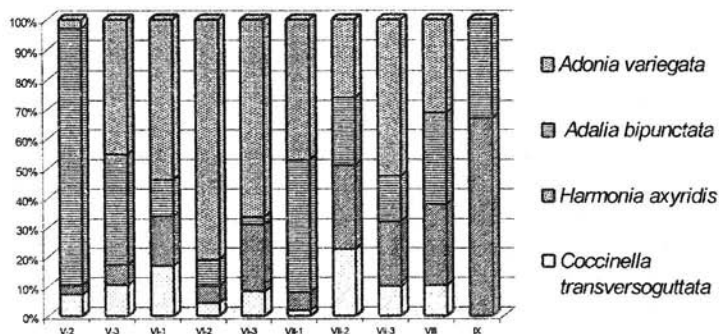


Рис. 1 Соотношение доминирующих видов кокциnellид по числу особей (%) в течение сезона в г. Чите (2001–2004 гг.)

4.2. Половая структура популяций модельных видов

В отдельных популяциях кокциnellид как полигамных видов возможна «бессамцовость» (зараженность андроцидными бактериями) (Лусис, 1947б; Захаров, Горячева, 1998; Захаров и др., 2000а, 2000б; Доржу, 2002). В этой связи доля самцов в популяциях кокциnellид рассматривается как самостоятельный популяционный признак (Захаров, Блехман, 2001).

В большинстве исследованных нами популяциях двух модельных видов (*Harmonia axyridis* и *Adonia variegata*) в различных географических точках Восточного Забайкалья отмечен значимый дефицит самцов (44,4 %). В течение сезона наблюдаются закономерные изменения в соотношении полов. В выборках перезимовавших и размножающихся жуков регистрируется достоверный сдвиг в пользу самок ($p < 0,001$). К моменту появления жуков первой генерации в популяциях соотношение полов выходит на уровень 1:1 ($p > 0,05$). В конце второй генерации и в период осеннего лета для *H. axyridis* вновь преобладают самки, а для *A. variegata* количество представителей обоих полов близко 1:1. Таким образом, выравнивание соотношения полов в первой половине генерации данных видов, вероятно, связано с явлением сезонной протандрии – более ранним появлением самцов по сравнению с самками, а значительное преобладание самок является репродуктивной стратегией в период восстановления численности популяции после зимней диапаузы.

Нами определялось вторичное соотношения полов (соотношение полов при вытуплении) в потомстве жуков из читинской популяции, выведенных в лабораторных условиях. Для *H. axyridis* обнаружена семья с чисто женским потомством, что косвенно свидетельствует о наличии в данной популяции самок, производящих бессамцовое потомство. Для *A. variegata* бессамцовые линии не обнаружены.

Глава 5. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛИМОРФНЫХ ВИДОВ КОКЦИНЕЛЛИД

5.1. Внутрипопуляционная изменчивость рисунка покровов кокциnellид

На основе литературных данных и анализа собственного материала в данном разделе диссертации описаны структурные особенности изменчивости и новые элементы и типы рисунка покровов 6 полиморфных видов кокциnellид. Приводятся рисунки и частоты морф, отражающие диапазоны внутрипопуляционной изменчивости видов по материалам популяций региона исследования и отдаленных районов их распространения.

Для коровки зернистой (*Oenopia conglobata* L.), структура популяционной изменчивости описывается впервые.

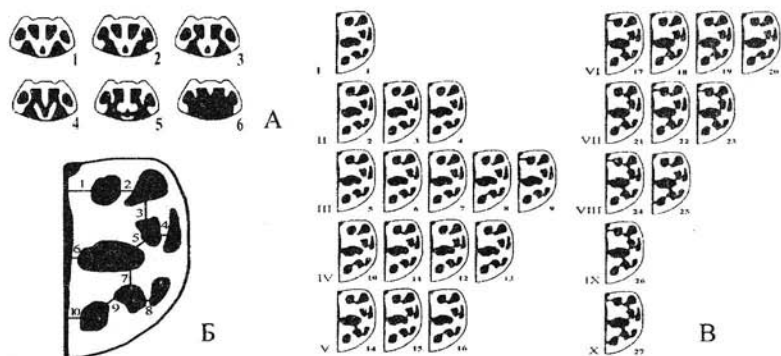


Рис. 2. Изменчивость рисунка покровов *Oenopia conglobata* L.: А. изменчивость рисунка переднеспинки; Б. схема расположения элементов рисунка на надкрыльях (1-10 — номера перемычек); В. группы морф со сходным количеством дискретных элементов рисунка надкрылий.

Изменчивость вида проявляется в наличии или отсутствии перемычек между пятнами, увеличение числа которых приводит к большей меланизации покровов. По рисунку переднеспинки выделено 6 морф (рис. 2, А). На надкрыльях возможно образование 10 перемычек (рис. 2, Б), по количеству и расположению которых выделено 27 морф рисунка надкрылий (рис. 2, В). Усиление меланизации рисунка может идти различными путями, демонстрируя специфику «эпигенетического ландшафта» популяции (Васильев, 1988).

На примере вида *Adonia variegata*, изменчивость которого носит характер дискретности второго порядка, установлена иерархическая последовательность формирования структуры рисунка надкрылий. Это доказывает пороговый механизм проявления пятен и перемычек, что позволяет рассматривать данные элементы как фены.

Результаты исследований свидетельствуют о существовании в пределах Восточного Забайкалья широкого комплекса внутривидовой изменчивости для всех рассматриваемых видов кокцинеллид. Для отдельной популяций каждого вида характерна своя специфическая шкала изменчивости, определяющая ее «эпигенетический ландшафт». Однако везде численно преобладает одна морфа, характеризующая типичный рисунок вида. Показано отсутствие достоверных различий по частотам основных типов рисунка надкрылий между гетерохронными выборками всех видов. Это свидетельствует о высокой стабильности фенотипической структуры локальных экологических популяций.

5.2. Географическая изменчивость фенотипической структуры популяций кокцинеллид в Восточном Забайкалье

В данном разделе на основе анализа встречаемости отдельных морф и степени меланизованности надкрылий кокцинеллид рассматривается динамика фенооблика их популяций в пространстве в связи с территориальной изоляцией и изменением экологических условий обитания.

Географическая стабильность фенотипической структуры популяций полиморфных видов кокцинеллид обусловлена их эврибионтностью и способностью к длительным активным перелетам. Тем не менее, некоторым видам в различной степени присуща клинальная изменчивость частот морф в пределах видового ареала (Корсун, 1999).

Установлено существование значительного сходства, как по частотам встречаемости отдельных морф, так и по величинам показателя меланизованности надкрылий между географически удаленными популяциями большинства рассматриваемых видов (*Adonia variegata*, *Adonia amoena*, *Anatis ocellata*, *Oenopia conglobata*) в пределах региона вне зависимости от различий экологических условий их обитания. Значительные изменения в фенооблике обнаружены среди полиморфных популяций двух видов: *Adalia bipunctata fasciatopunctata* Fald. и *Harmonia axyridis* Pall.

Забайкальские популяции восточносибирского подвида коровки двуточечной (*A. bipunctata fasciatopunctata* Fald.) характеризуются многообразием морфологических форм окраски элитр (Корсун, 1996, 1999, 2000). Сравнение представленного в работе материала выборок из различных географических точек региона показало стабильность ($d.f. = 31; P > 0,05$) частот всех морф (*typica*, *anulata*, *fasciatopunctata*, *duodecimpustulata*, меланисты) данного подвида за исключением морфы *frigida*. Доля таких особей колеблется от 0 до 86 % от объема выборки.

Следует отметить, что к настоящему времени систематическое положение морфы *frigida* не выяснено. Такие особи рассматриваются либо в ранге морфы (Захаров, 1990; Кузнецов, 1992, Корсун, 1997), либо в качестве отдельного вида *A. frigida* Schneid. (Лусис, 1976; Томилова, Плешанов, 1977; Bielawski, 1984). Кроме того, на севере Европы и Сибири распространена преимущественно *A. (?) frigida*, замещающая здесь типичную *A. bipunctata*.

Характерной особенностью является полное отсутствие морфы *frigida* в степных юго-восточных районах Забайкалья, что хорошо согласуется с имеющимися сведениями о тяготении *frigida* к северным лесным территориям (Лусис, 1976). По всей видимости, в пределах обширной транспалеарктической части ареала, свойственного комплексу *A. bipunctata-fragida* лишь в Забайкалье особи *frigida* заходят глубоко в лесостепную зону.

В условиях симбиотопии нами неоднократно отмечались спаривающиеся особи *A. (?) frigida* × типичная *A. bipunctata*. Сезонная динамика в сборах позволяет сделать вывод о существенных экологических и поведенческих различиях между данными фенотипически различными особями. Весной и летом в популяциях вида доля морф *frigida* составляла в среднем 37,8 % (наибольшая доля – в мае – 62,5 %), а в осенних выборках – не более 2,0 %. Кроме того, жуки с рисунком *frigida* гораздо реже отмечаются в составе зимовочных скоплений, традиционных для *A. bipunctata*. Можно полагать, что такие особи чаще выбирают другие условия для зимовки. Во всех случаях жуки морф *frigida* предпочитали колонии тлей на кустарниковых растениях (иве и черёмухе), значительно реже отмечались на травянистых растениях, где доминировали особи *A. bipunctata*. Полученные результаты позволяют говорить о существовании частичной пространственной (биотопической), временной и поведенческой изоляции особей типа *frigida* в пределах забайкальских популяций *A. bipunctata*.

Следует отметить и случаи микрогеографических колебаний частот меланистических морф *A. bipunctata fasciatopunctata*. Это, вероятно, связано с биотопическими или трофическими предпочтениями меланистов и, в противоположность хорошо изученному «индустриальному меланизму» для европейских популяций *A. bipunctata*, носят «антииндустриальный характер».

Для гармонии аксирисовой (*Harmonia axyridis* Pall.) в пределах Восточного Забайкалья наблюдается клинальная изменчивость в широтном направлении, что характерно для данного вида на протяжении всего ареала. Кроме того, фенооблик восточнозabayкальских популяций вида имеет промежуточный характер между почти мономорфными популяциями Центральной Сибири и обедненными популяциями Дальнего Востока и Северо-Восточного Китая (Корсун, 1999; Корсун, 2004).

Материалы наших сборов по данному виду из Восточного Забайкалья сравнивали с материалами сборов из популяций Центральной Сибири, принадлежащие И.А. Захарову. Дендрограмма (рис. 3) наглядно представляет три географически обособленные группы популяций, которые характеризуются значительной спецификой фенооблика. Первая группа – мономорфные

центрально-сибирские популяции вида (1-5). Второй и третий кластеры объединяют популяционные группы Восточного Забайкалья (6-13).

В пределах Забайкалья в западном направлении (таежные популяции – 6 и 9) наблюдается снижение показателей внутривидового разнообразия вида ($\mu = 2,79 \pm 0,223$; $\mu = 2,80 \pm 0,163$). Тем самым данная группа выборок демонстрирует изменения в сторону практически мономорфных популяций Центральной Сибири.

Наиболее полиморфными оказались центральные лесостепные популяции района исследования (7-8) включающие по 5 разных морф, чему соответствуют их высокие величины показателей μ (3,36 и 3,44).

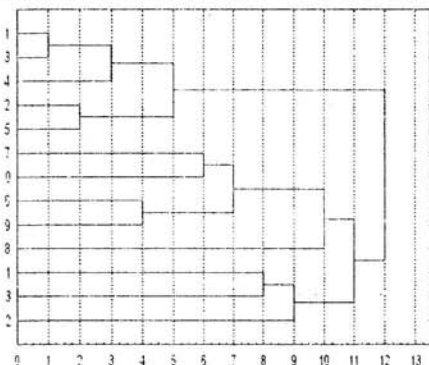


Рис. 2. Дендрограмма сходства популяций *Harmonia axyridis* (метод UPGMA). 1. Новосибирск; 2. Алтай, г. Горно-Алтайск; 3. Алтай, р. Катунь; 4. Алтай, с. Стрости; 5. Красноярский край, п. Арбаты. Восточное Забайкалье: 6. г. Хилок; 7. г. Чита; 8. Карымский р-н, п. Дарасун; 9. Красночикоийский р-н, Мельничная; 10. Кыринский р-н, п. Хапчеранга; 11. Оловянинский р-н, с. Еоинение; 12. Забайкальский р-н, Абгайтуй; 13. Краснокаменский р-н, с. Катцегайтуй.

В юго-восточном направлении отмечена зона резкого перепада частот морф (между популяциями 8 и 11: $I = 70,78$; $d. f. = 4$; $p < 0,001$). Следовательно, юго-восточные степные популяции вида (11-13) существенно дифференцированы по частотам фенотипов и, одновременно, отличаются снижением внутривидового разнообразия ($\mu = 2,84$; $2,47$; $3,03$).

Таким образом, сопоставляя полученные данные с ранее известными (Корсун, 1999), можно уверенно выделить в пределах Восточного Забайкалья две группы фенотипически различных популяций *Harmonia axyridis*. Граница между ними маркируется скачком частот в пределах около 150 км, где отмечается переход лесостепной зоны в степную. Отмеченная тенденция повышения внутривидового разнообразия в биотопах переходной зоны тайги и степи, возможно, является примером адаптивной реакции фенотипического комплекса вида на неоднородность среды обитания. Кроме того, особый комплекс экологических условий, характерный для степной зоны Забайкалья, и исторически длительный процесс приспособления к ним популяций, вероятно, способствовал возникновению их уникального фенооблика.

ВЫВОДЫ

1. Фауна кокциnellид Восточного Забайкалья представлена 43 видами из 26 родов 8 триб, и имеет ярко выраженный бореальный характер. Ее основу составляют виды с широкими ареалами: транспалеаркты (51,2 %) и го-

ларкты (25,6 %). Меньшим числом видов представлены комплексы с сибирским, восточно- и центрально-азиатским распространением. Своеобразие фауны кокциnellид региона исследования определяется ее высокой гетерогенностью и обитанием многих видов на периферии своих ареалов. Для описываемой территории впервые приводятся 2 восточно-азиатских вида: *Hypersaspis amurensis* и *Propylea japonica*.

2. Разнообразие ландшафтов и мозаичность биотопов в Восточном Забайкалье способствуют формированию большого числа популяций кокциnellид с широким спектром местообитаний. Эвритопность и способность многих видов к значительным перелетам в поисках пищи обуславливают значительное сходство фаунистического состава многих биотопов. Стенотопность проявляют некоторые виды, приуроченные только к влажным местообитаниям.

3. Для большинства видов кокциnellид района исследования (40 видов) характерна одна генерация, пик которой связан с периодом массового размножения видоспецифических жертв – тлей. Для бивольтинных видов (всего 3 – *Harmonia axyridis*, *Adonia variegata*, *Adalia bipunctata*) характерны два пика активности размножения – весенне-ранне-летний и средне-летний.

4. Динамичность пространственно-временной структуры популяций массовых видов коровок определяется взаимоотношениями в системе кокциnellиды-тли-растения. Ее функционирование поддерживается высокой летной активностью, полифагией, эвритопностью кокциnellид и массовыми скоплениями тли, связанные с фенологией растений.

5. Значительное преобладание самок в половой структуре популяций кокциnellид как полигамных видов стратегически выгодно в репродуктивный период восстановления численности, и одновременно повышает адаптивность популяции в условиях экологически нестабильной весны и начала лета. Соотношение полов выравнивается в экологически оптимальный период (середина лета) преимущественно за счет сезонной протандрии.

6. Территорию Восточного Забайкалья населяют высоко полиморфные популяции 6 видов кокциnellид с относительно стабильными частотами морф в пространстве и во времени, что свидетельствует об адаптивности сформировавшегося здесь фенотипического комплекса. Формирования полиморфной структуры популяций отдельных видов (*Harmonia axyridis*), вероятно, является следствием истории динамики их ареала, связанные с изменением климата в плейстоцено-голоценовый период.

7. Значительная экологическая дифференциация таксономически спорной формы *frigida* от других симпатрических морф, характерных для забайкальских популяций подвида *Adalia bipunctata fasciatopunctata*, позволяет рассматривать данную форму как отдельную экологическую расу, или экотип подвида.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Бутыко Е.В. Видовое разнообразие и изменчивость кокциnellид (*Coleoptera, Coccinellidae*) Ивано-Арахлейского заказника (Читинская

область) // Вместе сохраним Байкал: Материалы первого регионального молодежного семинара. Чита, 2002. С. 36-39.

2. **Буцько Е.В.** Об изменчивости неметрических и морфометрических признаков *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) в популяциях Восточного Забайкалья // Вестник Бурятского университета. Серия 2. Биология. Вып. 4. Улан-Удэ, 2002. С. 65-74.

3. **Буцько Е.В.** О соотношении полов в сибирских популяциях *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) // Биология – наука XXI века: 6 Пушин. шк.конф. молодых ученых (Пушино, 20-24 мая 2002 г.): Сб. тез. Тула, 2002. Т. 2. С. 105-106. С. 28-29.

4. **Буцько Е.В.** Фенотипическое разнообразие рисунка надкрылий *Anatis ocellata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) в популяциях Забайкалья // Структура и функционирование экосистем Байкальского региона: Материалы регион. научно-практической конф. (24 октября 2002 г.). Улан-Удэ, 2003. С. 70-72.

5. **Буцько Е.В.** Биотопическое распределение кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) Восточного Забайкалья // Молодежь Забайкалья: интеллект и здоровье: VII международная молодежная научная конференция (Чита, 3-4 апреля 2003 г.): Тез. докл. Чита, 2003. С. 98-100.

6. **Корсун О.В., Буцько Е.В.** Использование полиморфных видов на полевой практике по генетике в ВУЗе // Наука и преподавание дисциплин естественного цикла в образовательных учреждениях: Материалы регион. конф. Улан-Удэ, 2002. С. 115-116.

7. **Корсун О.В., Буцько Е.В.** Изменчивость рисунка покровов в природных популяциях *Oenopia conglobata* L. // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. VI Всерос. популяц. семинара, Н. Тагил, 2 – 6 дек. 2002 г. Н. Тагил, 2002. С. 89-91.

8. **Корсун О.В., Буцько Е.В.** Феногеографический анализ структуры забайкальских популяций двуточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata* L.) // Вестник Бурятского университета. Серия 2: Биология. Вып. 6. Улан-Удэ, 2004. С. 98-111.

Подписано в печать 20.04.05. Формат 60x84 1/16.

У.п.л. – 1,16 Тираж 100. Заказ № 1381.

Издательство Бурятского государственного университета,
670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а.