

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ СИБИРСКОГО
ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Пекин Валерий Петрович

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ВАЛЕНТНОСТЬ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ
ЖУКОВ-КОКЦИНЕЛЛИД

03.00.09 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Новосибирск - 1992

Работа выполнена в Биологическом институте СО РАН.

Научный руководитель - доктор биологических наук В.Г.

Мордкович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,

профессор И.В. Стебаев

кандидат биологических наук

С.К. Стебаева

Ведущее учреждение - Институт эволюционной морфологии животных им. С.А. Северцова

Защита диссертации состоится 21 апреля 1992 г. в 10 часов на заседании специализированного совета К 003.14.01 по защите диссертаций на соискание учёной степени кандидата биологических наук при Биологическом институте СО РАН.

Отзывы на автореферат в двух экземплярах просим направлять по адресу: 630091, г. Новосибирск, 91, ул. Фрунзе, 11, специализированному совету Биологического института СО РАН.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического института СО РАН по адресу: г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Автореферет разослан "21" марта 1992 г.

Учёный секретарь
специализированного совета
доктор биологических наук



А.Ю. Харитонов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Глубокая трансформация биосферы в последние годы и осознанная необходимость биоиндикации и мониторинга состояния природы требуют создания специальных экологических систем организмов, которые могут служить аппаратом для оценки происходящих процессов. Кокцинеллиды, являясь относительно небольшим семейством (около 4200 видов в мире и более 200 видов в СССР (Sasaji, 1971; Са-войская, 19836), оказались не только удобным объектом для решения общих проблем экосистематики, но и семейством, разработка экологической классификации которого должна способствовать развитию практики использования кокцинеллид в биологической борьбе с насекомыми-вредителями сельского хозяйства.

Система жизненных форм по изначальному замыслу основоположников (Warming, 1908; Gams, 1918) должна была всесторонне отражать характер экологического взаимодействия организмов (независимо от их филогенетических связей) с окружающими комбинациями факторов внешней среды, закономерно формирующими природный порядок.

На пути к этой сложной цели всё внимание последующих исследователей сосредоточилось на анализе отдельных сторон этих взаимодействий. Основное предпочтение было отдано морфо-адаптивным критериям. Этот, естественный на определённом этапе развития учения о жизненных формах, подход требует закономерного продолжения в плане системного анализа жизненных форм с использованием широкого набора иерархически соподчинённых адаптаций.

Цели и задачи. Целью данной работы является построение системы жизненных форм кокцинеллид на основе комплексного анализа поведенческих, эколого-физиологических, эколого-топологических и морфологических критериев, полученных экспериментально в лаборатории и природных условиях. Основные задачи, которые решались в процессе работы:

1. Отработка методики определения экологической валентности видов в эксперименте.

2. Выявление экологической валентности видов по отношению к гидротермическим факторам и критериев их совмещённого использования для экологической классификации.

3. Выявление габитуального разнообразия кокциnellид.

4. Выделение экологических групп кокциnellид и разработка их иерархической системы.

5. Выявление реакции разных экогрупп кокциnellид на антропогенные изменения экосистем.

Н а у ч н а я н о в и з н а. В работе впервые разработана оригинальная система жизненных форм имаго кокциnellид, строящаяся с учётом адаптаций на морфологическом, физиологическом и поведенческом уровнях адаптивной системы организма.

Система строится на принципах, отличных от традиционно используемых для построения подобных экологических классификаций в энтомологии.

Анализ существующих взглядов и дальнейшее развитие концепции жизненных форм, позволило выработать новый системообразующий принцип, определяющий единый порядок иерархической соподчинённости жизненных форм, оказавшийся продуктивным в построении экологической классификации кокциnellид.

При решении частных вопросов разработан новый метод измерения микроскопических внутрисполостных объёмов газа, который впервые позволил провести измерение объёмов субэлитральной полости кокциnellид и оценить её значение в общей системе адаптаций коровок к аридным условиям.

В процессе работы над системой жизненных форм кокциnellид впервые проведены лабораторные измерения термо- и гигропреферендумов, устойчивости к высушиванию, объёмы твёрдожидкостных и газовых компонент тела у 24 видов кокциnellид. Впервые было проведено выделение габитуальных вариантов имаго коровок на основании морфометрии.

Изучение характера распределения кокциnellид в природных градиентах среды и сопоставление этих данных с результатами лабораторных исследований позволило выделить экологические группы коровок по их отношению к гидротермическому фактору, оценить уровни экологической пластичности у массовых и широко распространённых в Западной Сибири видов.

Т е о р е т и ч е с к о е и п р а к т и ч е с к о е з н а ч е н и е. В работе показано, что жизненная форма - категория, которая может быть охарактеризована не только морфо-экологическими но и физиологическими и поведенческими пара-

метрами. Понимание жизненной формы как системы адаптаций организменного уровня и применение нового системообразующего принципа для построения экологической системы определило критерии совмещённого использования для экосистематики параметров отражающих физиологическое и функциональное сходство организмов по отношению к конкретным факторам среды с морфо-экологическими параметрами отражающих сходство организмов по их общему адаптивному облику. Тем самым, найдено новое соотношение между понятиями жизненная форма и экологическая группа, которое снимает противоречие между эфармоническим направлением в разработке классификаций жизненных форм и морфо-экологическим направлением.

Выявленная система жизненных форм кокциnellид отражает основные направления экологической специализации в семействе и позволяет выделять группы жизненных форм кокциnellид с учётом относительно большого числа взаимообусловленных экологических параметров, что в свою очередь даёт возможность прогнозирования экологических свойств коровок, являющихся ценными агентами биологической борьбы и использовать их реакцию для индикации уровня антропогенной трансформации сообществ энтомофагов.

А п р о б а ц и я р а б о т ы. Отдельные аспекты предлагаемой к защите работы докладывались на 9-ом съезде Всесоюзного энтомологического общества (Киев, 1984), на региональном эколого-фаунистическом совещании в г. Свердловске (1989), на 8-ом совещании энтомологов Сибири (Новосибирск, 1989), на 4-ом Европейском конгрессе по энтомологии и 13-ом Международном симпозиуме по энтомофаунистике Средней Европы (Будапешт, 1991), а также на научных семинарах Биологического института СО РАН (1989-1991г.г.).

По теме диссертации опубликованы 4 работы.

С т р у к т у р а и о б ъ ё м р а б о т ы. Работа изложена *202* на страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 глав и выводов; содержит 14 таблиц и 37 рисунков. Список литературы включает 202 названия, из которых 44 на иностранных языках.

Пользуясь случаем, автор выражает глубокую и искреннюю благодарность руководителю работы доктору биологических наук В.Г. Мордковичу. Автор весьма признателен доктору биологи-

ческих наук А.Ю. Харитонову за широкую поддержку в организации и проведении работ. Кроме того, автор благодарит доктора Otto Mercl и Laszlo Ronkay (Венгрия) за любезно предоставленную возможность работы с материалами коллекции кокциnellид Венгерского Музея Естественной Истории (Будапешт) и помощь в определении. Автор благодарит О.И. Ивановскую за определение тлей. Автор признателен А. Коноваленко за подсказку идеи измерения объёма субэлистральной полости кокциnellид и кандидату биологических наук А.В. Шило за техническую помощь в работе. Большое спасибо первому учителю-энтомологу, кандидату биологических наук, заведующему кафедрой зоологии Челябинского педагогического института З.И. Томасевой за искреннюю и большую поддержку на начальных этапах работы по изучению экологии кокциnellид.

Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР ПО ПРОБЛЕМЕ

Глава посвящена обзору основных принципов и подходов к построению систем жизненных форм в энтомологии. Проанализированы основные концептуальные направления понятия жизненной формы и современного состояния проблемы. Выявлено, что изменение концепции жизненной формы, которое наблюдается на современном этапе (Алеев, 1986; Шарова, 1986; 1987) пока не нашло должного отклика в энтомологической литературе. Общие принципы построения экологических систем находятся в стадии становления и во многом дискуссионны. Уровень обобщения экологических свойств кокциnellид, на настоящий момент, ограничивается выделением экологических групп по отдельным экологическим параметрам. Интегральные классификации, обобщающие некоторое множество экологических свойств представителей данного семейства, отсутствуют, что значительно затрудняет выделение основных направлений экологической специализации кокциnellид.

Глава 2. МЕТОДЫ РАБОТЫ, МАТЕРИАЛ И КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА СБОРА МАТЕРИАЛА

В основе работы лежит материал сочетавший экспериментальную лабораторную часть с полевыми учётами, сборами и наблюдениями.

2.1 Методы экспериментального лабораторного изучения эко-

логической валентности кокцинеллид

Для оценки экологической валентности видов к температуре и влажности были использованы: а) поведенческие реакции кокцинеллид, как наиболее мобильный ответ на изменение гидротермических условий среды, б) уровень устойчивости коровок к экстремальным значениям температуры и влажности, как показатель эффективности их морфофизиологических адаптаций (Томс, 1987). Проведены испытания коровок в термоградах и лабораторные измерения термо-, гигропреференции и устойчивости кокцинеллид к высыханию.

Кроме того, для выяснения уровня эффективности морфоадаптаций проведены измерения объёмов субэлитральной полости. Для выяснения функциональных адаптаций ко всему многообразию внешней среды выделены габитуальные типы кокцинеллид на основании измерения основных пропорций тела и последующей кластеризации.

Измерения термопреференции проводилось в приборах - термоградах, представляющих собой модификации ранее известных конструкций (Заболоцкий, 1939; Ликвентов, 1960; Deal, 1941; Henson, 1958; Kreiner, 1958). Проанализированы и экспериментально показаны необходимые для правильного измерения термопреферендума имаго и личинок кокцинеллид условия проведения эксперимента. Все измерения проведены при влажности воздуха 100%.

Эксперимент проводился летом и зимой. Летом жуки отлавливались в природе, после чего сразу доставлялись в лабораторию и запускались в эксперимент. В зимнем эксперименте использовались жуки, собранные в конце сентября и октябре 1989 года на зимовках. Реаклимация жуков проводилась в климатической камере, после чего жуки использованы в эксперименте. Всего проведено 232 измерения термопреферендумов имаго кокцинеллид при этом использовано 3453 жука, относящихся к 24 видам, что составило 46% фауны кокцинеллид района исследования. Каждое измерение проводилось в восьми повторностях.

Личинки для измерения термо- и гигропреференции выводились в лаборатории и содержались в климатической камере. Всё их развитие от яйца до имаго протекало при постоянной температуре 30 ± 1 С и относительной влажности воздуха 70 ± 2 , что близко к оптимальным условиям развития многих видов. В эксперименте использовано 192 личинки восьми видов кокцинеллид.

Гигропреферендум кокцинеллид измерялся в приборе и по методу, предложенному А.Л. Тихомировой (1968).

Градиент влажности воздуха от 10 до 100% создавался растворами гидроксида калия.

Измерения гигропреферендумов проводились в период с мая по сентябрь 1989-90 годов. Жуки добывались в природе и использовались для эксперимента без предварительной выдержки их в лаборатории. Всего в экспериментах по гигропреференции было использовано около 1500 имаго 22 видов кокцинеллид (42% от обнаруженных в районе исследования видов) и 172 личинки 7 видов.

Измерения устойчивости кокцинеллид к высыханию проведено по методу С.В. Томса (Томс, 1984). Измерения проведены при температурах 20 или 25, 30, 35, 40, 43 С. Заданные значения температуры и нулевая относительная влажность воздуха создавались в системе из пяти термостатируемых эксикаторов с прокалённым хлоридом кальция. Сравнительное изучение устойчивости к высыханию проведено для имаго 8 видов кокцинеллид. В общей сложности в эксперименте использовано 950 жуков.

Для измерения внутрисполостного объёма воздуха у кокцинеллид нами разработан новый метод, основанный на зависимости архимедовой силы (F_a) от объёма тела (V_t). Метод позволяет измерить совокупный газовый объём в теле кокцинеллид, складывающийся из объёма субэлитральной полости и трахейной системы (Рекін, 1991).

2.2 Метод выделения габитуальных типов кокцинеллид.

Для выделения габитуальных типов проведено морфометрическое изучение кокцинеллид по сериям экземпляров каждого вида. Число экземпляров в серии у разных видов колебалось от 3 до 15. Промеры жуков проводились по шести размерным признакам.

Всего было изучено более 500 экземпляров 36 видов имаго кокцинеллид. Обработка результатов морфометрии была проделана не персональной ЭВМ "Robotron" с использованием кластерного анализа программы Systat. Кластеризация велась с использованием центроидного метода на основе матрицы евклидовых расстояний.

2.3 Методы полевых учётов, наблюдений и характеристика района исследований.

Используемый в работе материал был собран в течении 3 лет (1989-1991) в Новосибирской области.

Сборы имаго жуков и учёты их численности проведены методом энтомологического кошения. Учёты численности кокциnellид проведены на 300 взмахов кошения стандартным энтомологическим сачком. Всего проведён 821 учёт, собрано и определено 6472 имаго кокциnellид, относящихся к 52 видам и 29 родам.

При сопоставлении экологической пластичности видов кокциnellид на основе топологического анализа их популяций использованы два подхода: а) определение уровня экологической пластичности через степень неравномерности биотопического распределения; б) определение экологической пластичности по характеру распределения кокциnellид на катене.

Для определения степени неравномерности распределения пользовались формулой, предложенной В.С. Смирновым (1970).

$$V = \frac{\sqrt{\sigma^2 - \bar{x}}}{\bar{x}} \cdot 100\%$$

где V - показатель степени неравномерности биотопического распределения, σ^2 - дисперсия, \bar{x} - среднее арифметическое.

Приведены описания биотического и абиотического фона зонального ряда катен на которых изучался характер распределения кокциnellид.

Глава 3. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ВАЛЕНТНОСТИ КОКЦИНЕЛЛИД

Ведущим фактором, определяющим общий уровень жизненной активности насекомого, является гидротермический фактор. Для более полной характеристики отношения видов кокциnellид к этому фактору изучались поведенческие и морфо-физиологические адаптации.

3.1 Термопреферентные реакции кокциnellид.

Термопреферентное поведение - наиболее мобильный уровень адаптаций кокциnellид к температуре. Вопрос о синхронности сезонных изменений термопреференции разных видов и степени стабильности и видоспецифичности термопреферентных реакций решающий для правомочности выделения и сравнения экологических групп по данным критериям.

Уровень видоспецифичности термопреферентных реакций имаго

кокцинеллид изучен в специальном эксперименте. С этой целью были отловлены в природе имаго *Adonia variegata*, *Semiadalia notata*, *Hippodamia 13-punctata* и *Coccinella 7-punctata*, все жуки были помещены в климатическую камеру и содержались в строго контролируемых условиях температуры +30 С и относительной влажности воздуха 70%.

У вновь отродившихся в лаборатории имаго, яйца, личинки и куколки которых развивались в одинаковых условиях, провели повторное измерение термопреференции. Несмотря на то, что весь цикл развития протекал в одинаковых условиях, каждый из опытных видов сохранил своё видоспецифичное значение термопреферендума, близкое к тому, что наблюдалось в природе.

Таким образом, термопреферентные реакции кокцинеллид видоспецифичны и, вероятно, достаточно стабильны.

Характер сезонного изменения термопреференции изученных видов кокцинеллид и сезонные изменения температуры воздуха показаны на рисунке 1.

Учитывая несинхронность сезонной динамики термопреференции у разных видов насекомых, невозможно провести экологическое сравнение по этому показателю в сжатые сроки. Поэтому для сравнения и выделения экологических групп имаго кокцинеллид по термопреференции использованы максимальные значения, которые удавалось зафиксировать за весь период наблюдений (в расчёт брались только имаго жуков из природы).

Для выяснения вопроса о степени влияния температурных условий предварительного содержания на термопреференцию кокцинеллид был проведён зимний эксперимент. Установлено, что температурные условия предварительного содержания не определяют значения максимальной преферентной температуры кокцинеллид.

Вероятно, температура влияет на оптимальное физиологическое состояние жука, которому соответствует определённое видоспецифичное значение термопреференции.

Термопреферентное поведение личинок отличается у разных видов несмотря на то, что все личинки используемые в эксперименте развивались в климатической камере при одинаковом режиме освещения, влажности и температуры. Высказано предположение, что температурные условия развития личиночной стадии не определяют характер термопреферентного поведения.

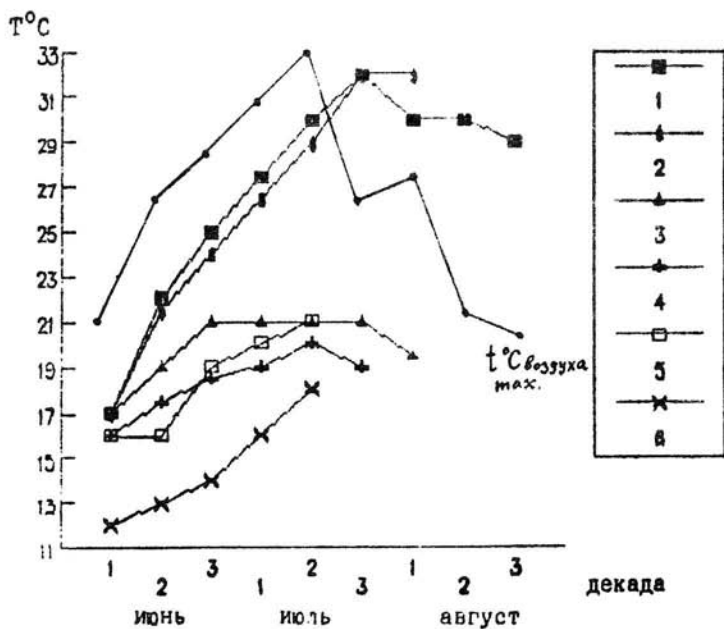


Рис. I Сезонная динамика термопреференции кокциnellид

- 1- *Coccinella septempunctata* L.
- 2- *Adonia variegata* Goeze.
- 3- *Propylaea quatuordecimpunctata* L.
- 4- *Hippodamia tredecimpunctata* L.
- 5- *Thea vigintiduopunctata* L.
- 6- *Anisosticta novemdecimpunctata* L.

Термопреференция личинок изменяется как по возрастам, так и внутри личиночного возраста. Изменение термопреференции внутри одной возрастной группы личинок *Coccinella 7-punctata* за период от линьки до линьки могут значительно превосходить межвозрастные отличия по этому показателю. Более того, эти изменения могут превышать межвидовые отличия.

3.2 Гигропреферентные реакции кокцинеллид.

Гигропреферентные реакции имеют под собой совершенно другую физиологическую основу, нежели термопреференция. Сезонные изменения гигропреферентного поведения имаго кокцинеллид незначительны и носят, по видимому, случайный характер.

Стабильность гигропреферентных реакций в течение сезона возможно есть следствие постоянства уровня обводнённости организма кокцинеллид в природе, что обусловлено постоянной возможностью ухода от неблагоприятных условий или пополнения организма водой. Другой причиной стабильности гигропреферентных реакций кокцинеллид могут явиться значительные суточные колебания влажности воздуха, перекрывающие сезонную динамику влажности, что исключает возможность ступенчатых акклимаций кокцинеллид.

Среди кокцинеллид, у которых проведены измерения гигропреферентности, выделены пять экологических групп по этому критерию.

Гигропреферентное поведение личинок всех изученных видов кокцинеллид отличается меньшей выраженностью гигропреферентных реакций в сравнении с имаго. Вероятно, это связано с тем, что личинки ведут более оседлый образ жизни в условиях, приближенных к оптимальным, а имаго, выполняя расселительную функцию, более чувствительны к уровню влажности воздуха, что важно для выбора оптимальных условий яйцекладки и развития потомства.

3.3 Изменения гидротермической валентности кокцинеллид в онтогенезе.

Как для имагинальной, так и для личиночных стадий характерны изменения значений термопреференции в различные периоды жизни. Для имаго характерна длительная стабилизация термопре-

ференции в то время, как у личинок этот параметр значительно изменяется как по возрастам, так и внутри одного личиночного возраста. Колебания термопреферендума могут достигать 8-10 С.

Биологическое значение столь высокой изменчивости термопреферентного поведения у личинок, вероятно, заключается в обеспечении максимально благоприятных температурных условий развития и разделении экологических ниш разных личиночных возрастов. Кажущаяся высокая, на первый взгляд, температурная пластичность личиночной стадии, которая проявляется в широте диапазона температурных реакций, на самом деле - следствие высокой температурной зависимости личинок и высокой скорости их развития.

Таким образом, популяции имаго и личинок кокцинеллид имеют различные механизмы термопластичности.

3.4 Морфофизиологические адаптации кокцинеллид к аридным условиям.

Поведенческие реакции позволяют тонко реагировать на изменение экологической ситуации и выбирать благоприятные условия для данного физиологического состояния организма. Однако, при невозможности снятия неблагоприятного действия фактора на поведенческом уровне, включается в работу следующий уровень системы адаптаций организма - уровень физиологических, и далее, морфологических адаптаций.

Устойчивость к высыханию измерена при шести различных температурах и нулевой относительной влажности воздуха. Выделены следующие основные направления совершенствования физиологической терморегуляции: 1. Повышение эффективности механизмов регуляции транспирации а) развитие механизмов, препятствующих потере воды на фоне повышения термоустойчивости (*Coccinella 7-punctata*, *Tytthaspis lineola*) б) развитие механизмов, способствующих повышенной транспирации на фоне невысокой термоустойчивости и достатка водного ресурса (*Hippodamia 13-punctata*, *Anisosticta 19-punctata*). 2. Развитие способности перенесения значительного обезвоживания тела (*Adonia variegata*).

Физиологические механизмы терморегуляции хорошо развиты у кокцинеллид, адаптированных к крайним значениям влажности. У

мезофильных видов (*Thea 22-punctat*, *Propylaea 14-punctata*) механизмы физиологической терморегуляции менее эффективны.

Измерения воздухоёмкости тела впервые проведены для *Coccinella 7-punctata*, *Tytthaspis lineola*, *Hippodamia 13-punctata*, *Coccidula rufa*, *Adonia variegata*, *Thea 22-punctata* и *Propylaea 14-punctata* являющихся типичными представителями различных экологических групп, выделяемых по типам местообитаний.

Для кокцинеллид, обитающих в околородных биотопах, предпочитающих 100% относительную влажность воздуха и имеющих уплощенное тело характерна не высокая воздухоёмкость тела (26%), а у ксерофильных видов имеющих полушарообразную форму тела воздухоёмкость может достигать 45%.

Сравнение значений воздухоёмкости тела кокцинеллид с данными по их устойчивости к высыханию и характером стационального распределения подтверждает значение внутриполостных газовых объёмов как адаптации, уменьшающей потерю воды организмом. Сделан вывод, что большая воздухоёмкость тела, складывающаяся из газового объёма трахейной системы и субэлитральной полости, повышает общую устойчивость кокцинеллид к аридным условиям, что вероятно связано с теплоизоляционными свойствами воздушной прослойки субэлитральной полости и созданием постепенного градиента влажности между дыхательной поверхностью и внешней средой.

Глава 4. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ВАЛЕНТНОСТЬ КОКЦИНЕЛЛИД И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО БИОТОПАМ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Если лабораторный эксперимент прежде всего направлен на изучение действия отдельных факторов среды на различные стороны жизнедеятельности кокцинеллид, то выяснение адаптивных возможностей коровок к констелляции факторов внешней среды возможно только в природной обстановке.

4.1 Характеристика видового состава и особенности ландшафтнобиотопического распределения кокцинеллид юга Западной Сибири

Приводится анализ степени изученности фауны кокцинеллид

Западной Сибири. К моменту проведения наших исследований в фауне кокциnellид Западной Сибири было известно 47 видов.

В результате собственных сборов и с учётом литературных данных на юге Западной Сибири зафиксировано 52 вида кокциnellид, относящихся к 31 роду, т.е. известный список увеличен на 5 видов.

Изучение зонального и биотопического распределения кокциnellид проведено в трёх подзонах Западной Сибири. Выделены экологические группы гигрофилов, лесных, луговых и степных мезофилов, и ксерофилов, а также группа наиболее массовых и широко распространённых в данном регионе видов.

Равномерность биотопического распределения кокциnellид может быть использована как критерий оценки их экологической пластичности.

Приведены результаты определения степеней неравномерности биотопического распределения кокциnellид, и установлено, что для более экологически пластичных видов кокциnellид, в сравнении со стенобионтами, характерно более равномерное распределение в наборе биотопов.

Сравнение степени неравномерности биотопического распределения у представителей различных экологических групп коровок, выделенных по гигропреферендумам, показывает, что высокая экологическая пластичность свойственна мезофильным кокциnellидам.

Особенности размещения кокциnellид на катенах изучались применительно к действию гидротермического и трофического факторов. Пространственный рисунок размещения кокциnellид даёт возможность выделения экологических групп коровок по этим параметрам. Наиболее ярко предпочтение определенных позиций катены выражено у гигрофильных и ксерофильных видов кокциnellид. Мезофильные виды кокциnellид и ксерофил *Adonia variegata* распределены вдоль экологического профиля катены более равномерно. Прослежено изменение характера распределения кокциnellид в зависимости от катенного градиента влажности воздуха, температуры и распределения тлей.

Распределение в ряду биогеоценозов катены экологически пластичных видов, таких как *Coccinella 7-punctata* и *Adonia variegata*, как правило, определяется трофическим фактором, так

как существующий на катене перепад температуры и влажности воздуха является недостаточным для ограничивающего действия. Проследить зависимость пространственного размещения этих видов от абиотического фона катены можно только на тех катенах, где трофический фактор нивелирован. Ксерофильные виды, такие как *Hyperaspis геррensis* или гигрофилы, такие как *Coccidula rufa*, *Anisosticta 19-punctata*, *Hippodamia 13-punctata*, более подвержены действию абиотического фона катены, в связи с чем характер их распределения в меньшей мере определяется распределением жертв.

Приведён анализ сезонных и широтно-зональных изменений характера использования топического фонда катен.

По характеру распределения на катене в зависимости от уровня экологической специализации выделены две основные группы видов кокциnellид. В первую группу входят относительно стенобионтные виды с повышенной требовательностью к гидротермическому фактору. Вторая группа объединила эврибионтных видов, как правило мезофильных.

Глава 5. СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ КОКЦИНЕЛЛИД

Большинство современных исследователей рассматривает жизненную форму как морфо-экологическую категорию, включающую организмы по комплексу сходных морфоэкологических особенностей.

Развитие морфо-экологического направления привело к тому, что выделение жизненных форм стало вестись, прежде всего, на морфоадаптивной основе, а эколого-физиологическим и топографическим параметрам уделяется второстепенное значение.

Исключение физиолого-биохимических элементов из понятия жизненная форма значительно уменьшает его эвристическую ценность, так как по адаптивной морфологии не всегда возможно охарактеризовать экологию животного достаточно точно. Стремление энтомологов отразить в системах жизненных форм довольно тонкие экологические особенности насекомых вынуждает использовать при классифицировании параметры тесно связанные с физиологией (тип питания, отношение к влажности и т.п.) и поведением. Даже отказ от эфармонического направления и развитие эколого-морфологического направления не привели к принципиальным изменениям классификационных критериев.

Мы понимаем жизненную форму как целостную иерархическую систему взаимообусловленных адаптаций, определяющую общность приспособительной специфики группы организмов, обитающих в сходных условиях среды и возникающая в результате аналогичного естественного отбора. В данном определении мы последовали примеру В.Г. Мордковича (1977), неконкретизировавшего в своём определении тип приспособлений, характеризующих жизненную форму, который вероятно зависит от специфики рассматриваемой группы организмов и меняется в зависимости от ранга жизненной формы.

5.1 Иерархия морфофизиологических и поведенческих адаптаций.

Иерархия адаптивных систем организма определяет иерархию жизненных форм (Алеев, 1986). Любая адаптация более или менее узкая по своему функциональному содержанию всегда развивается на основе более универсальной адаптации или системы адаптаций. Построение иерархии сводится к выяснению уровня универсальности адаптации. Критерием универсальности, на наш взгляд, может служить степень консервативности или, наоборот, мобильности адаптаций (относительная скорость адаптивных изменений). Уровни морфологических, трофических и поведенческих адаптаций различны по универсальности и мобильности.

Форма тела (габитус) – наиболее консервативный (универсальный) признак. Поэтому в основу классификации жизненных форм кокциnellид нами положены габитуальные типы коровок, выделяемые на основе промеров основных пропорций тела.

Выделены два типа, три формы и пять вариантов габитуса имаго кокциnellид и установлена их иерархия. Деление кокциnellид на типы габитусов совпадает с таксономическим делением семейства на подсемейства.

Трофическая специализация – важная характеристика организма, тесно связанная с его морфологией, а также с особенностями стациального распределения и поведения.

Исходя из принятой нами концепции жизненной формы и вытекающего из неё принципа построения иерархии системы, высшие категории не могут быть выделены по параметрам связанным с трофикой, так как многие морфологические параметры более стабильны, чем трофическая специализация и, следовательно, более

универсальны.

Наблюдающаяся в семействе широкая трофическая радиация результатом которой явилось формирование чётко выраженных групп афидофагов; кокцидофагов, мицетофагов, палинофагов и филлофагов не сопровождается разнообразием вариантов габитуса. Это подтверждает избранный нами порядок соподчинённости типов габитуса и трофических групп в системе жизненных форм коровок, иерархия которой строится исходя из принципа стабильности.

Термо- и гигропреферентные группировки кокцинеллид возможно выделить только на уровне низших категорий системы жизненных форм.

У кокцинеллид наблюдается большое разнообразие в отношении гигро- и термопреферентных реакций. Уже в группе из 24 видов коровок имеется полный переход по этим параметрам между крайними адаптивными типами. Понятие гигрофил или мезофил приобретает определённую конкретность в небольших группах видов. Вероятно, поведенческие, как наименее стабильные адаптации, в иерархии адаптационной системы организма занимают самый низкий ранг и не являются основой для развития других адаптаций. Вследствии этого, число ограничений в адаптационных сдвигах на таком уровне мало.

Система жизненных форм кокцинеллид отражена на рисунке 2.

5.2 Экологическое обоснование системы жизненных форм кокцинеллид

В разделе приводится анализ информативности каждого уровня системы жизненных форм кокцинеллид по таким экологическим параметрам, как трофическая специализация, термо- и гигропреферендум, устойчивость к высыханию (гидротермические параметры), особенности биотопического распределения и общий уровень экологической пластичности в различных группах жизненных форм.

О трофических особенностях коровок, рассматриваемая система жизненных форм кокцинеллид содержит важную информацию уже на уровне выделения типов габитусов. На этом уровне наблюдается четкая дифференциация представителей семейства на растительноядных и хищников. Наличие палинофагов и мицетофагов в габитуальном типе характеризующий хищников является следствием того, что палинофагия и мицетофагия у кокцинеллид

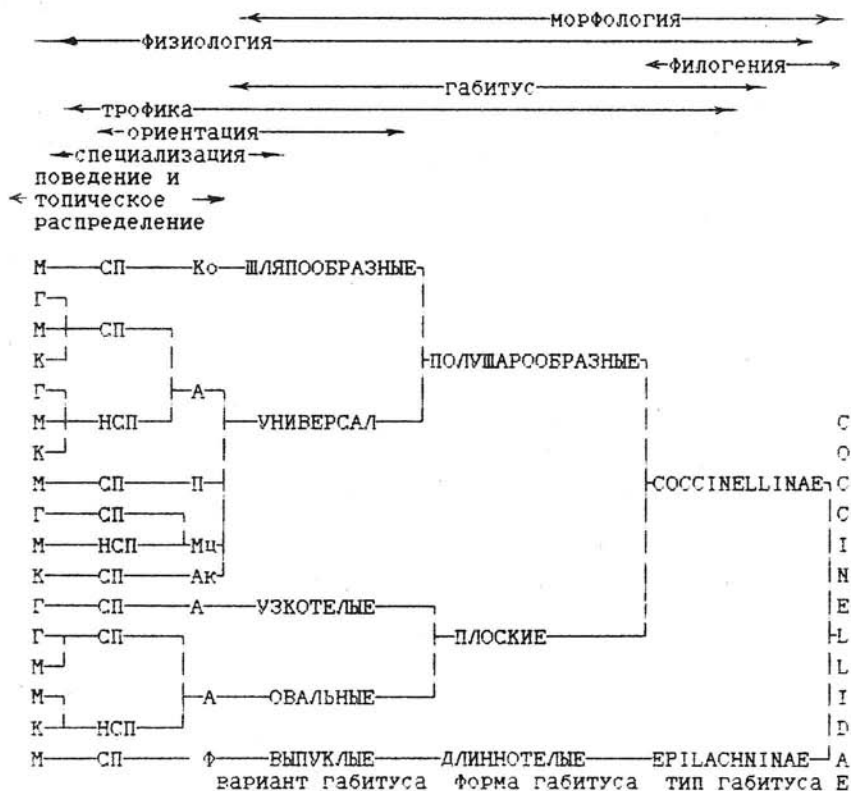


Рис. 2 Система жизненных форм кокцинелл
 Г- гигрофил; М- мезофил; К- ксерофил; СП- специализированный; НСП- неспециализированный; К- кокцидофаг; А- афидофаг; П- палинофаг; Мц- мицетофаг; Ак- акари-фаг; Ф- филлофаг

носит вторичный характер.

В данном случае мы вероятно сталкиваемся с явлением, когда трофическая специализация, прошедшая на уровне физиологических адаптаций, ещё не затронула целиком систему морфологических адаптаций и пока не привела к формированию оригинального габитуса.

Анализ степени отражения системой жизненных форм основных направлений гидротермической специализации в семействе показал, что классификация гидротермических свойств кокцинеллид в предлагаемой системе проводится с учётом всех выделяемых адаптационных уровней организма (морфологического, физиологического и поведенческого).

Ализ степени отражения системой особенностей биотопического распределения и общего уровня экологической пластичности в различных группах жизненных форм кокцинеллид показал, что предлагаемая система жизненных форм кокцинеллид отражает основные направления экологической специализации в семействе. Соответствие иерархической структуры классификации иерархии основных уровней системы адаптации организма, позволяет выделять группы жизненных форм кокцинеллид с учётом относительно большого числа экологических параметров и прогнозировать свойства у коровок, входящих в эти группы.

Глава 6. ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ КОКЦИНЕЛЛИД ПОД АНТРОПОГЕННЫМ ВОЗДЕЙСТВИЕМ

Основная цель данной главы заключается в элюстрации возможностей предлагаемой системы жизненных форм кокцинеллид для анализа состояния природных сообществ. В частности, можно прогнозировать характер изменения сообществ коровок под антропогенным воздействием.

В главе приводится характер изменения спектров жизненных форм в биогеоценозах находящихся под антропогенным воздействием различной интенсивности.

Сделан вывод, что по широте спектра жизненных форм кокцинеллид возможна оценка степени антропогенной трансформации их сообществ.

ВЫВОДЫ

1. Кокцинеллиды – группа, которая представлена в Западной Сибири 52 видами, сочетает не высокое габитуальное разнообразие с значительным экологическим разнообразием, вследствие чего является удобным объектом для выделения жизненных форм по комплексу признаков.

2. Для разных адаптивных уровней организма кокцинеллid характерно различие в разнообразии и мобильности адаптивных типов: а) на уровне морфологических адаптаций выявлены пять вариантов габитуса (вариант "универсал", "шляпообразные", "узкотелые", "овальные" и "выпуклые"); б) на физиологическом уровне, по трофике выделяются шесть трофических групп (афидофаги, кокцидофаги, акарифаги, мицетофаги, палинофаги и филлофаги) и группа не специализированных форм (миксоэнтомофаги); в) на поведенческом уровне, по термopеференции выделение экологических групп затруднено из-за существования полного перехода между крайними адаптивными типами, что определяется высоким разнообразием адаптивных типов кокцинеллid по этому параметру.

3. Термopеферентные реакции кокцинеллid видоспецифичны. Динамичность термopеферентных реакций кокцинеллid определяется, прежде всего, изменениями физиологического состояния жуков, которые асинхронны у разных видов. Вследствии этого, выделение экологических групп по термopеференции возможно только в момент аналогичной стабилизации физиологического состояния у разных видов (по максимальным в сезоне предпочитаемым температурам).

4. Для имаго кокцинеллid характерны длительные периоды стабилизации термopеференции (в эксперименте до 45 дней) в то время, как у личинок этот параметр значительно изменяется как по возрастам, так и внутри одного личиночного возраста. На фоне быстрых онтогенетических преобразований это приводит к тому, что популяции имаго и личинок кокцинеллid имеют различные механизмы термopластичности.

5. Гигропpеферентным реакциям, являющимся поведенческим механизмом поддержания уровня обводнённости организма, свойственна стабильность в течение сезона и в онтогенезе, что позволяет проводить выделение экологических групп кокцинеллid

по этому параметру на основе материала, собранного в сжатые сроки.

6. На морфофизиологическом уровне адаптаций кокциnellид к аридным условиям выявлено несколько основных направлений совершенствования физиологической терморегуляции:

- 1) Повышение эффективности механизмов регуляции транспирации: а) развитие механизмов, препятствующих потере воды на фоне повышения термоустойчивости (*Coccinella 7-punctata*, *Tytthaspis lineola*); б) развитие механизмов, способствующих повышенной транспирации на фоне невысокой термоустойчивости и достатка водного ресурса (*Hippodamia 13-punctata*, *Anisosticta 19-punctata*).
- 2) Развитие способности перенесения значительного обезвоживания тела (*Adonia variegata*).

7. Устойчивость кокциnellид к высыханию сочетается с высокой воздухоёмкостью (до 45%) их тела. Повышение воздухоёмкости тела коровок, идущее за счёт увеличения объёма субэпителиальной полости связано через форму надкрылий с вариантами габитуса.

8. По характеру распределения кокциnellид на катене в зависимости от уровня экологической специализации выделяются две основные группы видов: а) относительно стенобионтные виды с повышенной требовательностью к условиям влажности, предпочитающие аккумулятивный и элювиальный биогеоценозы катены, б) относительно экологически пластичные мезофильные виды, предпочитающие первый и второй транзитные биогеоценозы катены. В произвольном наборе биотопов для этой группы характерно более равномерное биотопическое распределение.

9. Путём расположения параметров, характеризующих жизненную форму по степени их мобильности построена иерархическая система жизненных форм кокциnellид, отражающая основные направления экологической специализации в семействе. Она позволяет выделять группы жизненных форм кокциnellид с учётом относительно большого числа взаимообусловленных экологических параметров. Это даёт возможность прогнозировать экологические свойства коровок и использовать их реакции для диагностики антропогенной трансформации сообществ.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

- Пекин В.П. Оценка экологического благополучия кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) степной зоны Южного Урала на основе топологического анализа их видовых популяций. // Насекомые в биогеоценозах Урала. - Свердловск, 1989. - С. 52-53.
- Тюмасева З.И., Лагунов А.В., Пекин В.П. Материалы по фауне кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Южного Урала. - М., 1984. - 11 с. / Рукопись депонирована в ВИНТИ 1984 г. N 7138-84.
- Тюмасева З.И., Пекин В.П. Адаптация кокциnellид к искусственным условиям содержания. // IX съезд всесоюзного энтомологического общества. Тезисы докладов, октябрь 1984г. - Киев, 1984. - С. 201.
- Pekin U.P. Method of intracavities air volumes measurement in coccinellid body // Fourth European Congress of Entomology. XIII Internationale Symposium fur die Entomofaunistik Mitteleuropas. Godolo: Hungarian Natural History Museum, 1991. - Abstract volume. - P. 170.

Пекин

Подписано к печати 13 марта 1992 г.
Формат 60x84/16 печать офсетная Объем 1,2 п.л. тираж 100.
Заказ 16

ИГД С О Р А Н