

О проблеме определения границ популяционных группировок саранчовых

И. Г. КАЗАКОВА, М. Г. СЕРГЕЕВ

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
Новосибирский государственный университет
630090 Новосибирск, ул. Пирогова, 2*

АННОТАЦИЯ

На примере саранчовых рассматривается проблема установления межпопуляционных границ как внутри обширного видо-вого ареала, так и между локальными поселениями видов с разным миграционным потенциалом. Делается вывод о возможности использования для выявления этих границ генетических параметров.

Вопрос о границах и объемах популяционных группировок и их практическом определении широко обсуждается. В очень грубом приближении существующие точки зрения на характер популяционных структур видов могут быть сведены к двум крайностям:

1) поселения вида являются замкнутыми панмиктическими образованиями — это так называемые менделевские популяции; такой взгляд свойствен в первую очередь популяционной генетике [1]; пространственный аспект при этом обычно недоучитывается;

2) популяционная система вида является континуальной, т. е. фактически постулируется невозможность установления четких границ между ее частями; подобные представления в большей степени характерны для экологов [2]. Однако многочисленные данные о существовании иерархических, сложно организованных в пространстве популяционных систем [2–4] позволяют авторам занять промежуточную позицию между этими крайними точками зрения и попытаться установить как границы между популяциями различного ранга, так и степень их связности.

Для прямокрылых эти проблемы особенно важны в двух аспектах: во-первых, в связи с необходимостью выделения более или менее целостных внутривидовых поселений, что облегчает пространственно-временной прогноз деятель-

ности этих насекомых, во-вторых, в связи с определением значимости и степени проницаемости эколого-географических рубежей для различных видов. Способы установления границ популяционных группировок неоднозначны и имеют различные теоретические обоснования. Часть исследователей исходит из совпадения границ популяционных систем с ландшафтно-биогеоценотическими видами. В частности, это представления об ограниченности конкретных популяций пределами биогеоценоза [5]. Другая точка зрения близка к таким взглядам, но характеризуется выявлением закономерного совпадения ландшафтных и внутриландшафтных границ с перепадами численности и особенностями стационального распределения видов. Это представление, очевидно, более корректно и продуктивно и в настоящее время активно развивается ортоптерологами [6, 7]. Наконец, нередко используется наличие относительно устойчивых морфологических различий между особями разных популяций. При этом рассматриваются как количественные, так и качественные полиморфные признаки типа фенотипов, постепенность изменения частот которых нарушается при существовании между популяционными группировками устойчивых границ или узких зон интерградации. Этот метод позволяет оценить также степень взаимодействия между отдельными частями попу-

ляционной структуры, поскольку более значительное сходство как по числу фенотипов, так и по их частоте наблюдается у группировок, степень интеграции генофонда которых наиболее велика [8].

Целесообразно сопоставить результаты, полученные ландшафтно-экологическими и фенетическими методами на двух уровнях резко различного масштаба: во-первых, на небольшом полигоне, позволяющем проанализировать локальные популяционные структуры видов с различной подвижностью, во-вторых, на уровне всего ареала широко распространенного вида, что дает возможность выделить популяционные группировки более высокого ранга.

Методики. Количественное распределение видов исследовали на ландшафтных профилях, пересекающих речные долины от водораздела до пойм [6, 9]. Во всех основных ландшафтных выделах проводили учеты на время. В качестве модельных видов выбраны нелетающий *Podismopsis altaica* Zub., плохо летающий *Stenobothrus eurasius* Zub. и хорошо летающий *Bryodema tuberculatum* (F.). Для построения общей популяционной картины выбран короткокрылый конек — *Chorthippus parallelus* (Zett.). Анализировали серии по 25 самок и самцов и определяли частоты вариантов полиморфных признаков в различных выборках.

Для *Ch. parallelus* выделено 6 фенотипов, в основном рисуночно-окрасочных (окраска верхней части переднеспинки и окраска ее боковых лопастей — по 3 варианта, наличие черных полос на переднеспинке, белых полос на надкрыльях, черных пятен на коленных лопастях задних бедер, а также брахиптерность-макроптерность). Для *S. eurasius* также выделено 6 фенотипов (окраска верхней части переднеспинки, окраска верхней и нижней части боковых лопастей переднеспинки — по 3 варианта, наличие белой срединной полосы на переднеспинке, черных полос на темени, белой полосы на надкрыльях); для *B. tuberculatum* — 4 (наличие белых пятен на боковых кляях переднеспинки, белой срединной полосы на переднеспинке, темных пятен в центре переднеспинки и черной перевязи на задней голени); для *P. altaica* — 5 (окраска верхней части переднеспинки — 3 варианта, форма черного пятна на брюшных тергитах — 4 варианта, наличие центральной светлой полосы на переднеспинке, черного пятна на лбу, белого пятна на боковых лопастях переднеспинки). В ряде случаев привлекались также и другие признаки, например число ovarioл у самок.

Определение сходства выборок по частотам фенотипически дискретных вариантов проведено по методу Л. А. Животовского [10]. Использовался γ — показатель сходства выборок по полиморфным признакам:

$$\gamma = \sum_{i=1}^m p_i q_i,$$

где m — общее число морф, p_i — частота i -й морфы в первой выборке, q_i — частота i -й морфы во второй выборке. Значимость отличия γ от 1 дается критерием идентичности I:

$$I = \frac{8N_1 N_2}{N_1 + N_2},$$

где N_1 и N_2 — объемы первой и второй выборок.

Следует отметить, что показатель γ применяется для попарного сравнения выборок. Поэтому при наличии очень большого количества выборок он малоинформативен. В связи с этим построение популяционной картины для видов с широким ареалом весьма затруднительно. Однако наличие резких перепадов частот между крупными группами популяций, а также наличие специфических фенотипов — маркеров позволяет наметить границы между ними.

Локальные границы между популяционными группировками саранчовых с различной подвижностью. Для определения степени изолированности популяционных группировок и значения соответствующих ландшафтно-географических рубежей использовали три вида саранчовых с различной подвижностью. По данным количественных учетов ландшафтного распределения в 1988–1989 гг. в Центральном Алтае у *S. eurasius*, *P. altaica* и *B. tuberculatum* существовал разрыв между группировками северного и южного склонов долины р. Эдиган (правый берег р. Катунь). Эти три вида встречались совместно, причем на северном склоне они образовывали локальные островные скопления, а на сухом и прогреваемом южном склоне были распределены более диффузно.

Сравнивали частоты встречаемости выделенных нами вариантов фенотипов в этих разделенных перепадах численности и существенно различающихся как по обилию, так и по стациальному распределению группировках. Кроме того, частоты признаков в алтайских группировках сопоставляли с выборками из тувинских популяций этих

видов, значительно удаленных и существующих в резко отличных (за счет градиента континентальности) климатических условиях. Подобное сравнение позволило, на наш взгляд, оценить значимость частот выделенных признаков для разграничения популяционных группировок. Действительно, прежде чем использовать различия в частотах признаков в качестве критерия наличия изоляции, следует выяснить, существуют ли эти различия в заведомо удаленных и изолированных субединицах вида. Помимо этого, сравнивали также выборки из одной и той же популяционной группировки в разные годы. В случае рисуночных фенов, как правило, существенной разницы в их частотах не наблюдалось. Однако частоты вариантов окраски переднеспинки и ее боковых лопастей у *S. eurasius* и *P. altaica* сильно варьировали по годам. Поэтому, сопоставляя их значения в разных группировках, мы использовали усредненные данные за два года.

При сравнении алтайских и тувинских популяций прямокрылых (рис. 1) оказалось, что частоты большинства выделенных вариантов признаков достоверно различаются у обоих или хотя бы у одного из полов. Лишь в двух случаях — наличие черных полос на темени у *S. eurasius* и белой срединной полосы на переднеспинке у *B. tuberculatum* — частоты встречаемости фенов очень стабильны и не отличаются во всех исследованных выборках. Подобные существенные различия свидетельствуют о значимости таких критериев при разграничении популяционных структур видов.

Сравнение выборок из группировок северного и южного склонов дало следующие результаты. Популяционные группировки *S. eurasius* (см. рис. 1, I) не различаются достоверно по соотношению выделенных нами вариантов фенов. Можно предположить, что в данном случае речная долина не обеспечивает изоляцию населения северного и южного склонов. Для двух других видов она оказывается более значимым препятствием. Группировки *B. tuberculatum* на северном и южном склоне достоверно различаются по частоте встречаемости белого пятна на боковых кляях переднеспинки (см. рис. 1, II). Интересно, что различно также число овариол в одновременно взятых выборках: оно больше у саранчовых на южном склоне. У *P. altaica* различия между группировками северного и южного склонов также существенны (см. рис. 1, III). Они отличаются перепадом частот двух фенов: формы черного пятна на тергитах брюшка и окраски переднеспинки. Такая ярко выраженная фенети-

ческая дифференциация населения нелетающего *P. altaica* представляется вполне естественной. Однако не вполне ясно, почему популяции способного к активному и длительному полету *B. tuberculatum* оказываются более обособленными по фенетическим признакам, чем группировки *S. eurasius*, который использует крылья в основном для удлинения прыжка. Вероятно, объяснение этому явлению можно найти в следующих фактах. *S. eurasius* обладает, по некоторым данным, весьма значительной способностью к локальным миграциям в течение сезона [11]. В то же время, по наблюдениям авторов, у *B. tuberculatum* маневренным и активным полетом отличаются в основном самцы, которые используют его главным образом для брачных полетов, во время которых они, как правило, не вылетают за пределы весьма ограниченной территории. Следует отметить, что имеются существенные различия не только в количестве признаков, достоверно отличающихся по частотам своих вариантов в разных выборках, но в величине перепада этих частот, что также выражается в значении показателя g и критерия I .

Различия как между выборками из алтайских и тувинских популяций, так и между выборками только из алтайских популяций, как правило, оказываются максимальными у признаков, касающихся окраски переднеспинки (см. рис. 1). В то же время рисуночные признаки в большинстве случаев более стабильны, и различия в частотах их вариантов оказываются меньшего ранга. Выше уже отмечалась большая изменчивость окрасочных признаков во временном аспекте. Возможно, подобная пластичность приводит и к возникновению существенных различий при пространственной изоляции.

Следует также отметить наличие полового диморфизма по фенетическим признакам. У трех исследованных нами видов он хорошо выражен. Самки и самцы могут различаться как по частотам каких-либо вариантов, так и по их набору. Например, у самцов *P. altaica* полностью отсутствуют такие признаки, как черное пятно на лбу и белое пятно на боковых лопастях переднеспинки. По одному и тому же признаку популяционные группировки могут резко различаться у одного пола и быть сходными у другого (см. рис. 2). Выяснение причин таких различий требует специального исследования. Однако очевидно, что наличие полового диморфизма необходимо учитывать, по крайней мере у ряда видов, при проведении фенетических исследований.

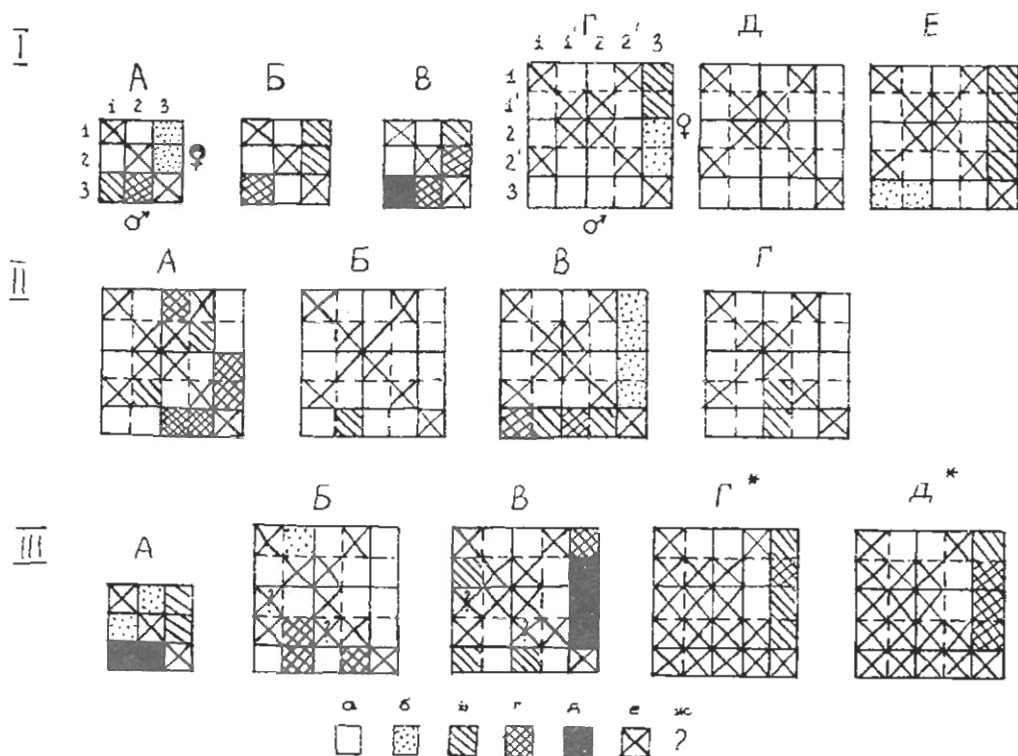


Рис. 1. Сходство исследованных выборок *S. eurasius* (I), *B. tuberculatum* (II) и *P. altaica* (III) по частотам различных вариантов полиморфных признаков

1-2 - Центральный Алтай (1, 1' - северный склон, 2, 2' - южный склон, 1, 2 - 1988 г., 1', 2' - 1989 г.), 3 - Тыва; а-д - значимость критерия идентичности I (а - нет достоверных различий, б - 90 %, в - 99,9 %, д - значительно больше 99,9 %), е - сравнение не проводилось, ж - малый объем выборки, * - признак отсутствует у самцов;

I: А - окраска верхней части переднеспинки, Б - окраска верхней части лопастей переднеспинки, В - окраска нижней части лопастей переднеспинки, Г - наличие белой срединной полосы переднеспинки, Д - наличие черных полос на темени, Е - наличие белых полос на надкрыльях; II: А - наличие белых пятен на боковых кляжах переднеспинки, Б - наличие белой срединной полосы на переднеспинке, В - наличие темных пятен в центре переднеспинки, Г - наличие черной перемычки на задней голени; III: А - окраска верхней части переднеспинки, Б - форма черного пятна на тергитах брюшка, В - наличие светлой полосы на переднеспинке, Г - наличие черного пятна на лбу, Д - наличие белого пятна на боковых лопастях переднеспинки

Выделение границ между крупными популяционными группировками на примере короткокрылого конька. Анализ материалов, собранных экспедициями кафедры общей биологии ИГУ и лаборатории экологии насекомых ИСиЭЖ СО РАН в 1974-1989 гг. на Кавказе, в Казахстане и на юге Сибири, позволяет исследовать популяционную структуру на значительной части ареала короткокрылого конька. По данным учетов численности видно, что в равнинных условиях он наиболее многочислен и заселяет почти все разнообразные травянистые ландшафты в северной части степной зоны (рис. 2). В лесостепях он начинает исчезать на нижних террасах рек. В подтайге и в сухих степях, а также в восточной части Казахского мелкосопочника - отсутствует

почти на всех террасах, сохраняясь разреженными группировками в лугово-степных местообитаниях водоразделов, пойм и, отчасти, на нижних террасах. В равнинных полупустынях и пустынях он обнаружен только в поймах и наиболее влажных частях первых террас. Исходя из закономерного распределения населения вида можно выделить границы высокого ранга, разделяющие части ареала, принципиально различающиеся по уровню численности и ландшафтному размещению популяционных систем. На рис. 2 видно, что их можно провести по естественным рубежам, разделяющим подтайгу и лесостепь, лесостепь и северную степь, типичную и сухую степь, а также степи и полупустыни. Очевидно, сюда же можно отнести стык равнины и крупных горных систем.

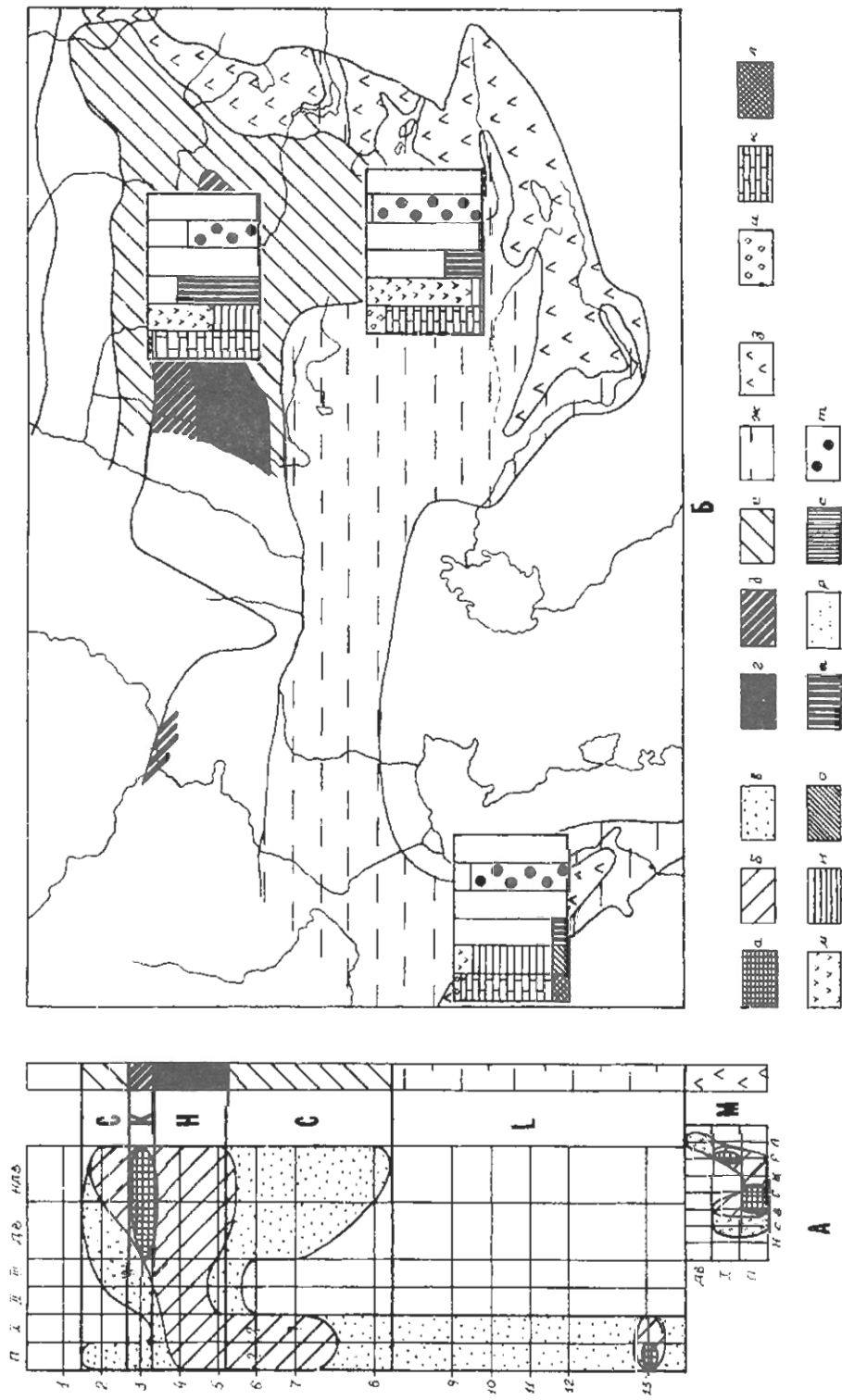


Рис. 2. Схема ландшафтно-популяционной структуры короткокрытого кольца на зональном разрезе через его аркад в Пригорье и Прибралхашье (А), ее картографическое отображение и основные типы распределения частот различных вариантов полиморфных признаков (Б)

1-15 — профили (1 — южная тайга, 2 — подтайга, 3 — лесостепь, 4 — северная, 5 — типичная, 6-7 — южная степь, 8-11 — полупустыни, 12-13 — северная пустыня);

П-ПДВ — типы ландшафтов на равнинах и в горных долинах (П — пойма, Г — низкая, П и ПП — высокие террасы и склоны водоразделов, ДВ — дренированные и ПДВ — дренированные выразительные равнины);

Н-Л — положение профилей в горах (Н — низкая, С — средняя и В — верхняя части подгорных рашин, Г — склоны передовых хребтов, К — промежуточные котловины, Р — среднетеррасные плато, Л — склоны основных хребтов);

Н-М — части ландшафтно-популяционной системы урла (Н — гора, К — переходная, С — основная, Л — крытая, М — горная);

а-а — уровни численности (а — более 100 экз./ч, б — от 20 до 100 экз./ч, в — менее 20 экз./ч);

ж-ж — части ландшафтно-популяционной системы выла (ж — гора, д — переходная, е — основная, ж — основная, ж — красная, з — горная);

и-и — варианты фенотипов: и-1 — окраска верха передешки (и — зеленая, и-2 — черная), и-0 — окраска боковых лопастей передешки (и — зеленая, и-1 — коричневая, и-2 — черная), и — наличие черной боковой выемки в лопастях передешки, с — наличие белой выемки на подкрыльях, и — наличие черных пятен на зеленых дождевых задних бедрах

Проведенный фенетический анализ дает картину, несколько расходящуюся с этими результатами. Так, в равнинных условиях прослеживается граница между двумя крупными группами популяций, имеющими следующие особенности (см. рис. 2):

1. Группа популяций, приуроченная к лесостепной и степной зонам, а также, по-видимому, к подтайге. Характеризуется преобладанием особей с коричневым верхом переднеспинки в сочетании с черными полосами и примерно равным соотношением особей с зелеными и коричневыми боковыми лопастями переднеспинки.

2. Группа популяций, связанная с долинами пустынных и полупустынных рек. Отличается значительной долей особей с зеленой окраской верха и боковых лопастей переднеспинки, около половины из них имеет черные полосы.

Совокупность популяционных группировок короткокрылого конька, выявленная в горных долинах Дагестана и Кабардино-Балкарии, пространственно удалена от предыдущих и одновременно значительно отличается по фенетическим особенностям: очень высока доля особей с коричневой и черной окраской верха и боковых лопастей переднеспинки и отсутствием на ней черных полос.

Следует отметить, что выявляемые нами закономерности изменения частот вариантов окраски переднеспинки в общих чертах совпадают с результатами исследования, проведенного в европейской части ареала *Ch. parallelus* [12]. В этой работе отмечается корреляция между увеличением частоты коричневых морф в популяционных группировках короткокрылого конька и возрастанием абсолютной высоты, а также уменьшением средней температуры июля. Важно и то, что, помимо существенных различий в частотах общих фенотипов, каждая группа обладает высокоспецифичным признаком — маркером. Для первой равнинной группы популяций это белые полосы на надкрыльях, для второй — значительная доля макроптерных особей, для горной группы популяций — черные боковые лопасти переднеспинки.

В целом можно предполагать, что степень интеграции генофонда крупных популяционных группировок *Ch. parallelus* значительно выше,

чем следует из ландшафтно-экологического подхода. При этом в данном случае наиболее значимой для равнинной части ареала явилась граница между степной и полупустынной зоной, которая соответствует границе между пиротными поясами и связана со значительной аридизацией. Этому соответствует, судя по ландшафтному размещению популяционных группировок, переход от диффузного и почти диффузного распределения конька к островному.

Проведенные исследования показывают, что у изученных нами видов наиболее устойчивы частоты дискретных вариантов рисунка, в то время как большинство частот вариантов окраски различных участков переднеспинки сильно варьируют по годам. По этим же окрасочным признакам наблюдаются и наиболее существенные перепады частот между изолированными группировками видов. Ранг различий по рисуночным признакам в подобных ситуациях значительно ниже. Следует также отметить, что существует значительный половой диморфизм у многих видов, как в отношении частот встречаемости вариантов фенотипов, так и в отношении их набора. Учитывая это, желательно использовать в фенетическом анализе выборки отдельно по самцам и самкам.

Границы, проводимые между популяционными группировками различного уровня с помощью разных методов (анализа количественного распределения по ландшафтам и фенетического), не вполне соответствуют друг другу. Примечательно, что вероятная степень интегрированности популяций не всегда может быть определена исходя из существующих эколого-адаптационных представлений о конкретном виде. Следует отметить, что часто границы между популяционными группировками совпадают или почти совпадают с физико-географическими рубежами, начиная с границ между пиротными поясами и кончая топографическими преградами. В этом случае проницаемость таких рубежей можно оценить по фенетической ситуации.

Проведенные исследования частично финансировались за счет гранта Б-42-4 Конкурсного центра Госкомвуза по фундаментальному естествознанию (1991-1995 гг.).

ЛИТЕРАТУРА

1. Ч. Ли, Введение в популяционную генетику, М., Мир, 1978.
2. И. А. Шилов, Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных, введение Н. П. Наумова, М., Изд-во МГУ, 1977, 3-22.
3. А. С. Баранов, Фенетика природных популяций, М., Наука, 1988, 170-177.
4. И. В. Еремича, И. А. Денисова, Вопросы экологии и охраны животных в Поволжье. Динамика и структура популяций, Саратов, 1989, 64-72.
5. М. С. Гиляров, Зоол. журн., 1954, 33: 4, 769-778.
6. И. В. Стебасов, Е. Б. Козловская, Вопросы экологии. Новосибирск, 1979, 3-35.

7. И. В. Стебасв, М. Г. Сергеев, *Журн. общ. биол.*, 1982, **43**: 3, 399–410.
8. А. В. Яблоков, *Популяционная биология*, М., Высш. шк., 1987.
9. М. Г. Сергеев, *Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии*, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
10. Л. А. Животовский, *Журн. общ. биол.*, 1979, **40**: 4, 582–602.
11. И. В. Стебасв, Там же, 1957, **18**: 2, 136–152.
12. M. A. Guegusci, J. F. Voisin, *Bull. Soc. Zool. France*, 1988, **113**: 1, 65–74.