



УДК 595.76

Изменчивость рисунка надкрылий *Nicrophorus investigator* (Coleoptera, Silphidae)

ТОЛСТОГУЗОВА

Ольга Александровна

Петрозаводский государственный университет,

olga.tukacheva.91@mail.ru

ЛЯБЗИНА

Светлана Николаевна

Петрозаводский государственный университет,

slyabzina@petrsu.ru

БОЛСУН

Никита Валерьевич

Петрозаводский государственный университет,

nikitabolsun@yandex.ru

Ключевые слова:

Nicrophorus investigator

жука-могильщик

рисунок надкрылий

непрерывная изменчивость

Аннотация:

Проведен анализ изменчивости рисунка надкрылий в популяции жука-могильщика *Nicrophorus investigator* из г. Петрозаводска. С использованием программ Quantum GIS 2.2.0-Valmiera и Microsoft Excel выявлено две формы рисунка надкрылий: типичная и редкая. Типичная форма имеет характерный черный рисунок из пятен и соединяющих их перемычек на оранжевом фоне эллпир. Редкая форма отличается резким уменьшением площади темных участков. Распределение значений исследуемого признака нормальное. Установлено, что пятна более изменчивы, чем перемычки.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. Г. Васильев

Получена: 11 ноября 2014 года

Опубликована: 15 мая 2015 года

Введение

За последние годы накоплены обширные литературные данные по изучению фенетической структуры популяций жесткокрылых (Голуб, Лихман, 2003; Трофимов, 2008; Негров, 2010). Фенетический подход в исследовании живых организмов перспективен в палеонтологических, микроэволюционных, таксономических и стратиграфических исследованиях (Яблоков, Ларина, 1985). Он позволяет находить границы и выявлять сходства между популяциями (Новоженов, 1982), прослеживать тенденцию их изменения в связи с возрастающим антропогенным воздействием на природу (Левых, Пузынина, 2013).

Могильщик-исследователь (*Nicrophorus investigator* (Zett., 1824)) – обычный вид для Республики Карелия, встречается во всех биотопах (Лябзина, Узенбаев, 2013). По типу питания относится к некрофагам. Образ жизни характеризуется сложным субсоциальным поведением – заботой о потомстве (Ratcliffe, 1996). Самка и самец закапывают трупы мелких животных в почву, где проходит развитие преимагинальных стадий. Представители вида характеризуются яркой окраской и сильно варьирующими рисунком надкрылий, что делает их идеальным объектом для фенетических исследований.

Целью работы является изучение изменчивости рисунка надкрылий в популяции жука-могильщика (*N. investigator*).

В задачи работы входило:

- 1) Провести анализ рисунка надкрылий могильщика-исследователя;

- 2) Определить характер изменчивости окраски надкрылий;
- 3) Изучить рельеф рисунка надкрылий;
- 4) Изучить природный полиморфизм (выявить фены окраски).

Материалы

Сбор материала проводился в июне – августе 2014 г. в парковых зонах г. Петрозаводска (61°42'N, 34°22'E). Древесная растительность в исследуемых парках (парк Онежского тракторного завода, парк 50-летия Пионерской организации) представлена тополем, березой, липой, кленами и др. Почвы – урбаноземы, испытывают в этих местах наименьший антропогенный пресс (Федорец, Медведева, 2005).

Жуков отлавливали почвенными ловушками с приманками. Трупные приманки мелких позвоночных животных массой от 25 до 180 г (птица, рыба, мелкие млекопитающие) помещали в сосуды (банки, стаканчики), которые вкалывали вровень с поверхностью почвы. Всего собрана 241 особь. У пойманных жуков определяли пол, фотографировали их на фоне миллиметровой бумаги, ставили индивидуальную метку на надкрыльях в виде небольших надрезов и отпускали обратно на приманку. Меченых животных не учитывали в последующих сборах.

Методы

Морфологическую изменчивость рисунка изучали по его характеру и цветности. Окраска жуков черная с двумя оранжевыми перевязями (рис. 1). Рисунок складывается из пятен, соединенных между собой перемычками.



Рис. 1. Внешний вид имаго *Nicrophorus investigator*
Fig. 1. The appearance of *Nicrophorus investigator* imago

Растровые фотографии надкрылий жуков внедряли в среду Quantum GIS 2.2.0-Valmiera (<http://www2.qgis.org/ru/site/>) по условным координатам. Путем ректификации подгоняли фотографии к единому контуру надкрылий. Было получено 241 изображение контуров, накладывающихся друг на друга.

Дальнейшая обработка материала проводилась по правому надкрылью. Для каждой особи на надкрылье были вручную нарисованы участки темного цвета как векторный регион в одном общем векторном слое. Затем в автоматическом режиме была рассчитана площадь темной области надкрылья. Зная общую площадь надкрылья, была найдена доля площади (%) темных участков. Анализ

распределения значений выполняли в среде Microsoft Excel, оценку нормальности проводили с использованием критерия Пирсона, χ^2 .

Для изучения изменчивости отдельных элементов рисунка было заранее выбрано четыре участка контуров надкрылий (рис. 2). При едином масштабе были измерены расстояния (мм) от контура с наименьшей изменчивостью до остальных контуров в каждом участке. Статистическое оценивание полученных значений проводили с помощью метода описательной статистики в среде Microsoft Excel. Для попарного сравнения выборок использовали критерий Фишера (F).

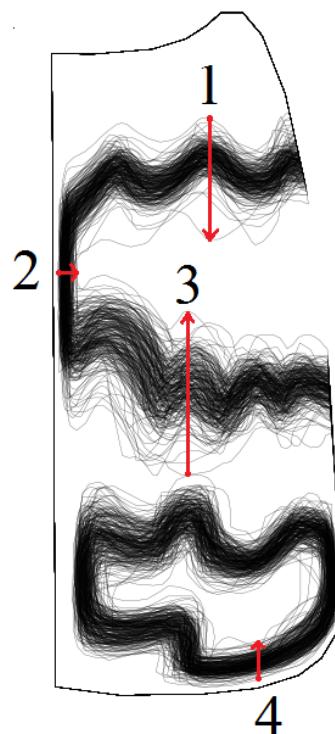


Рис. 2. Сравниваемые участки рисунка надкрылий *Nicrophorus investigator*
Fig. 2. Compared areas of *Nicrophorus investigator* elytra pattern

Результаты

Общая характеристика рисунка по форме и площади. Распределение значений доли темных участков соответствует нормальному ($\chi^2 = 7.48$, $df = 3$, $p = 0.05$). Гистограмма показывает практически непрерывную изменчивость исследуемого признака. Все жуки имеют плавно переходящий рисунок, за исключением одного с очень низкой долей темных участков (рис. 3).

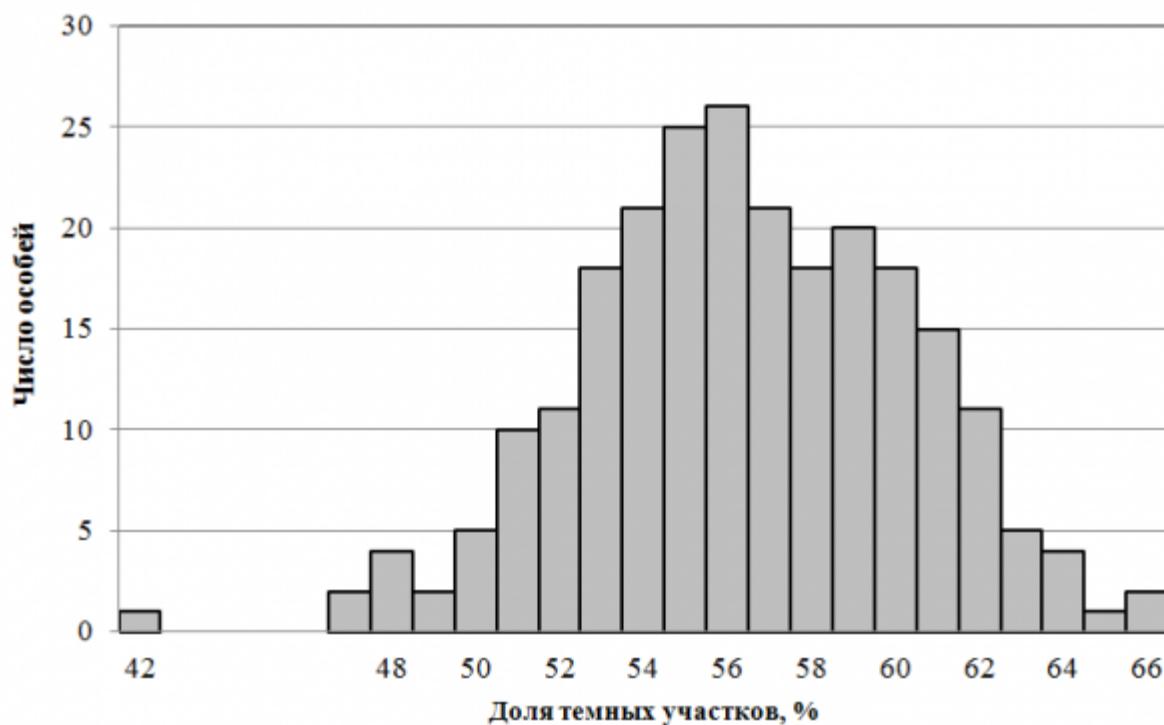
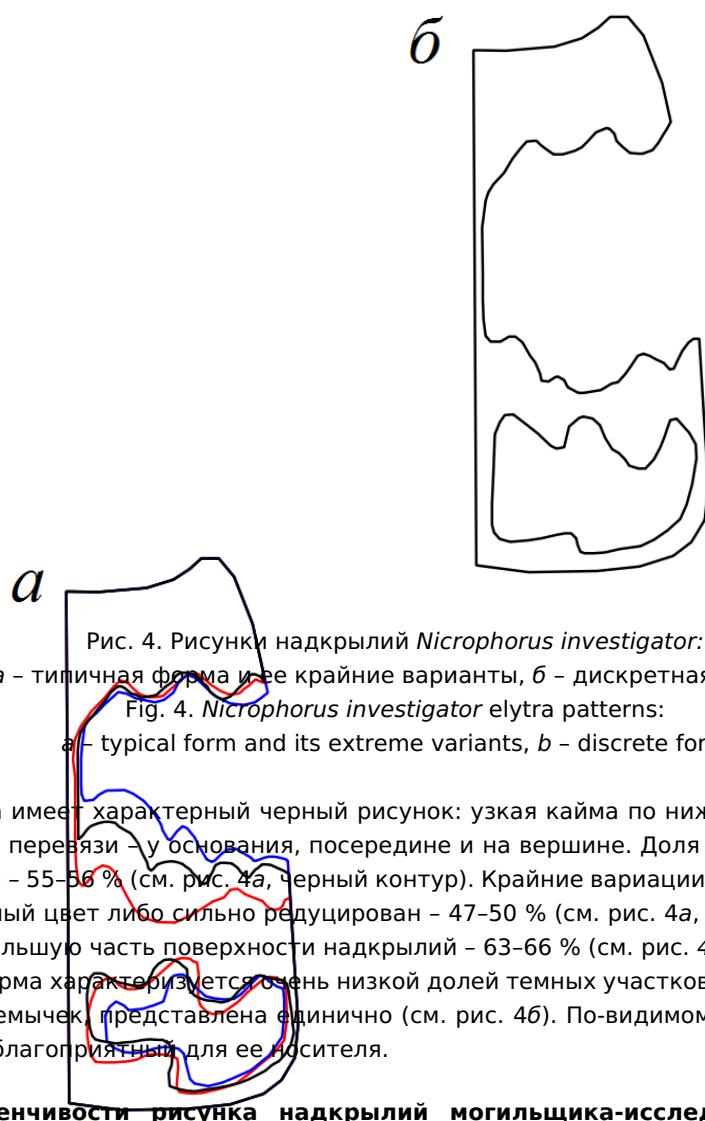


Рис. 3. Гистограмма распределения доли темных участков надкрылий у *Nicrophorus investigator*
Fig. 3. Histogram of distribution of the proportion of dark areas in *Nicrophorus investigator* elytra

Выделено две формы рисунка надкрылий: типичная – часто встречающаяся (рис. 4а) и аберрантная – выпадающая из непрерывного ряда изменчивости (рис. 4б).



Типичная форма имеет характерный черный рисунок: узкая кайма по нижнему боковому краю и шву и три поперечные перевязи – у основания, посередине и на вершине. Доля темных участков часто встречаемой вариации – 55–56 % (см. рис. 4а, черный контур). Крайние вариации отличаются величиной темных участков: черный цвет либо сильно редуцирован – 47–50 % (см. рис. 4а, красный контур), либо, наоборот, занимает большую часть поверхности надкрылий – 63–66 % (см. рис. 4а, синий контур).

Аберрантная форма характеризуется очень низкой долей темных участков – 42 % и почти полным отсутствием двух перемычек, представлена единично (см. рис. 4б). По-видимому, этот рисунок можно рассматривать как неблагоприятный для ее носителя.

Изучение изменчивости рисунка надкрылий могильщика-исследователя. На основе статистического оценивания проведенных измерений в отдельных участках рисунка выяснено, что изменчивость элементов в центре (участки 1 и 3) достоверно выше изменчивости перемычек по нижнему краю и шву надкрылий (участки 2 и 4) (таблица). Полученные значения критерия Фишера (F): $F_{1-2} = 14.70$, $F_{3-4} = 6.08$ больше табличного – $F(0.05; 239; 239) = 1.24$.

Статистическое оценивание изменчивости отдельных элементов рисунка
Statistic evaluation of variability of elytra pattern individual elements

Статистический показатель	Пято (участок 1)	Перемычка (участок 2)	Пято (участок 3)	Перемычка (участок 4)
Среднее арифметическое	35.41	6.69	69.72	17.42
Стандартное отклонение	12.44	3.24	17.1	6.93
Дисперсия выборки	154.72	10.53	292.45	48.09
Медиана	35	6.5	67	17
Мода	51	6	57	25
Объем выборки			240	
Критерий Фишера, F		14.7		6.08

Таким образом, можно сделать вывод, что в структуре рисунка исследуемого вида устойчивыми (менее изменчивыми) элементами являются перемычки, а неустойчивыми – пятна.

Обсуждение

Литературные данные по изменчивости жуков-могильщиков немногочисленны. Первые упоминания относятся к 1933 г. Erna Pukowski (1933) выделяла могильщиков с преобладанием темного цвета в окраске надкрылий как наиболее часто встречаемых. В последние годы вышла работа И. Е. Трофимова (2008) по изучению фенетической структуры популяции могильщика рыжебулавого (*N. vespillo* (L., 1761)) из Калужского городского бора. Автором было выделено 6 рисунков, из которых два являются типичными. В Карелии подобные исследования проводились только в отношении других видов жесткокрылых. Так, например, С. Д. Узенбаев и Т. И. Ридаль (1993) по схожей методике установили 12 aberrаций усача изменчивого (*Evodinus interrogationis* L.) из 150, выделенных ранее Н. Н. Плавильщиковым (1936).

Исследованная популяция могильщика-исследователя характеризуется 2 формами рисунка надкрылий: типичной и aberrантной. Типичная форма образована непрерывным рядом переходных вариаций – от более светлых до сильно затемненных. Многообразие переходных вариаций при преобладании основного типа рисунка объясняется необходимостью популяции обеспечить себя запасом изменчивости от возможных последствий при изменении среды, а также необходимостью не потерять средней приспособленности за счет преимущественного размножения основной формы (Новоженов, 1980).

Специфические рисунки зачастую имеют мутационную природу и в условиях города нередко являются ответом на действие антропогенных факторов (Левых, Пузынина, 2013). Их присутствие свидетельствует о наличии в популяции иного генотипа (Яблоков, 1980).

Степень проявления признака зависит от модифицирующего воздействия факторов генотипической, внутренней и внешней среды (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966). Генотип определяет спектр возможностей развития признака, а их реализацию – условия, в которых происходит развитие организма (Марков, 2010). Внешнее воздействие может оказывать температура среды: ее низкие значения увеличивают темные участки на надкрыльях, тогда как высокие, наоборот, уменьшают. В городских условиях немаловажен антропогенный фактор. На примере бабочек хорошо изучено явление индустриального меланизма – успешное выживание в загрязненных районах более темных (меланистических) форм (Тыщенко, 1986). Изменение окраски возможно и без участия внешних стимулов. Например, описанное у гусениц бабочки гарпии *Cetura venula* L. покраснение перед окукливанием является побочным результатом действия линочного гормона (Захваткин, 2001).

Изменчивость рисунка могильщика-исследователя можно сравнить с колебанием уровня воды в водоеме, где «вода» – это заполняемый темные участки пигмент. Постепенный подъем уровня «воды» приводит к уменьшению площади «незаполненных» (светлых) участков (рис. 5).

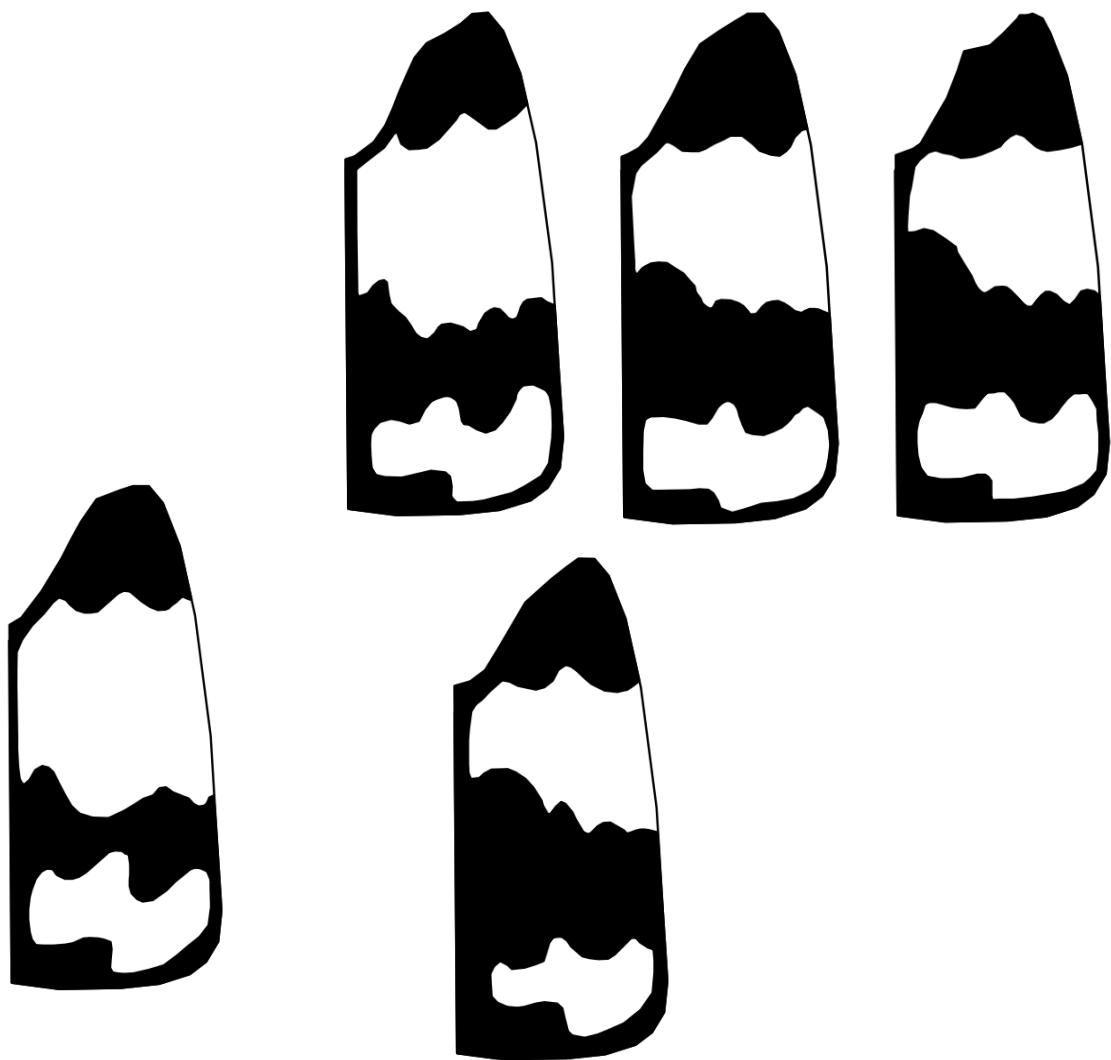




Рис. 5. Вариации типичного рисунка надкрылий *Nicrophorus investigator*, расположенные в порядке увеличения темных участков

Fig. 5. Variations of the typical *Nicrophorus investigator* elytra pattern, arranged in increasing size of dark areas

Наличие в популяции отличающихся форм и всех типов переходов между ними делает ее весьма пластичной – при изменении давления отбора популяция сможет быстро и успешно изменить свою структуру и приспособиться к новым условиям среды (Новоженов, 1980).

Заключение

В результате работы для могильщика-исследователя из окрестностей г. Петрозаводска было выделено две формы рисунка надкрылий: типичная и аберрантная. Типичная форма имеет характерный черный рисунок из пятен и соединяющих их перемычек на оранжевом фоне элитр, доля темных участков – 55–56 %. Между ее крайними проявлениями имеется ряд переходных вариаций рисунка. Аберрантная форма встречается единично и отличается резким преобладанием оранжевого цвета в окраске надкрылий, доля черного – 42 %. Таким образом, исследуемый признак изменяется практически непрерывно, распределение соответствует нормальному ($X^2 = 7.48$, $df = 3$, $p = 0.05$). Установлено, что изменчивость пятен в центре рисунка достоверно выше изменчивости перемычек по нижнему краю и шву надкрылий.

Библиография

- Голуб В. Б., Лихман Н. С. Фенетический анализ группировок клопа *Lygus rugulipennis* popp. (Heteroptera, Miridae), населяющих г. Воронеж и его окрестности [Phenetic analysis of bug groups, *Lygus rugulipennis* popp. (Heteroptera, Miridae) from Voronezh and its surroundings] // Вестник ВГУ. 2003. № 1. С. 41–45.
- Захваткин Ю. А. Курс общей энтомологии [Course of general entomology]. М.: Колос, 2001. 376 с.
- Левых А. Ю., Пузынина Г. Г. Фенетический анализ популяций животных в условиях урбоэкосистемы [Phenetic analysis of animal populations in the conditions of urboecosystem] // Вестник Тюменского государственного университета. 2013. № 6. С. 87–95.
- Лябзина С. Н., Узенбаев С. Д. Экология жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) в Карелии [Ecology of carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Karelia] // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. «Естественные и технические науки». 2013. № 2 (131). С. 27–32.
- Марков А. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы [A birth of complexity. Evolutionary biology today: unexpected discoveries and new questions]. М.: Астрель: CORPUS, 2010. 527 с.
- Негров С. О. Аберративная изменчивость рисунка надкрылий рода *Agrilinus* (Aphodiidae, Coleoptera) в условиях центрального Черноземья [Aberration variability of an elytra pattern of genus *Agrilinus* (Aphidiidae, Coleoptera) in the conditions of the Central Chernozem] // Научные ведомости Белгородского государственного университета. 2010. Т. 21, № 13. С. 69–72.
- Новоженов Ю. И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых [Polymorphism and continuous variability in populations of insects] // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 5. С. 668–679.
- Новоженов Ю. И. Географическая изменчивость и популяционная структура вида [Geographical variability and population structure of the species] // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 78–90.
- Плавильщиков Н. Н. Fauna СССР. Насекомые жесткокрылые. Жуки-древесники (Cerambycidae). Ч. 1 [Fauna of the USSR. Coleoptera insects. Longhorn beetles (Cerambycidae). Part 1]. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 21. 612 с.
- Ридаль Т. И., Узенбаев С. Д. Аберративная изменчивость рисунка надкрылий некоторых видов жесткокрылых [Aberration variability of elytra pattern of some species of Coleoptera] // Контроль состояния и регуляция функций биосистем на разных уровнях организации. Петрозаводск, 1993. С. 5–15.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики [Some questions of phenogenetics] // Актуальные вопросы современной генетики. М., 1966. С. 114–130.
- Трофимов И. Е. Некоторые результаты популяционно-фенетического анализа *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) из Калужского городского бора [Some results of the population-phenetic analysis of *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) from a Kaluga urban pinery] // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 6. С. 658–664.
- Тышченко В. П. Физиология насекомых [Insect physiology]. М.: Высшая школа, 1986. 303 с.
- Федорец Н. Г., Медведева М. В. Эколо-микробиологическая оценка состояния почв г. Петрозаводска [Ecological and microbiological assessment of soils in Petrozavodsk]. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 96 с.
- Яблоков А. В. Фенетика [Phenetics]. М.: Наука, 1980. 132 с.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций [Introduction to population phenetics. A new approach to the study of natural populations]. М.:

Высшая школа, 1985. 159 с.

Pukowski E. Okologische untersuchungen an *Necrophorus* F. // Zeitschrift fur Morphologie und Oekologie der Tiere. 1933. 27 (3). P. 518–586.

Ratcliffe B. C. The Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska / Published by the University of Nebraska State Museum Lincoln. Nebraska, 1996. 100 p.

Благодарности

Авторы выражают признательность А. В. Коросову за помощь при подготовке материалов и обсуждении рукописи.

Elytra pattern variability of *Nicrophorus investigator* (Coleoptera, Silphidae)

TOLSTOGUZOVA
Olga

Petrozavodsk State University,
olga.tukacheva.91@mail.ru

LYABZINA
Svetlana

Petrozavodsk State University, *slyabzina@petrsu.ru*

BOLSUN
Nikita

Petrozavodsk State University, *nikitabolsun@yandex.ru*

Keywords:

Nicrophorus investigator
burying beetle
elytra pattern
continuous variability

Summary:

The analysis of variability of elytra pattern of *Nicrophorus investigator* was carried out in Petrozavodsk. Two elytra patterns of this burying beetle – typical and rare - were found using Quantum GIS 2.2.0 and Microsoft Excel programs. The typical form has a characteristic black pattern of spots and bridges connecting them against an orange background. The rare form features reduced size of dark areas. Thus, this investigation revealed that the studied feature varies almost continuously and has a normal distribution. It was found, that variability is not the same for elytra pattern elements. It was estimated, that the spots are more variable than the bridges

References