

УДК 591.15:591.128.1:595.76

Р. А. Суходольская

А. А. Савельев

Внутривидовая изменчивость размеров жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в широтном градиенте

С применением линейных моделей проведена оценка влияния местообитания в ареале на изменчивость длины надкрылий у шести видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae), широко распространенных в Палеарктике. Показано, что у четырех видов карабидов изменчивость длины надкрылий следует обратному правилу Бергмана, что объясняется уменьшением длительности вегетационного сезона по направлению к высоким широтам. Один вид демонстрирует «зубцеобразную» кривую динамики длины надкрылий, что связано с изменениями в цикле развития, а один не показывает статистически значимых изменений длины надкрылий в широтном градиенте.

Ключевые слова: широтная изменчивость размеров, жужелицы, правило Бергмана, линейные модели.

Введение. Изучение размеров тела животных имеет давние традиции в биогеографических и эволюционных исследованиях [1]. Правило Бергмана (ПБ) было сформулировано первоначально для позвоночных и удачно объясняло увеличение размеров тела животных в высоких широтах процессами термосбережения. Современные данные показывают, что широтные клины по размеру тела, совпадающие с предсказаниями ПБ, существуют также у эктотермных организмов и в некоторых группах довольно обычны. Несмотря на обилие литературных данных, оценить частоту встречаемости бергмановских клин у них пока невозможно с той же полнотой, как это сделано для теплокровных животных. В крупных таксонах эктотермов (Arthropoda, Mollusca, Pisces) бергмановские клины встречаются наряду с противобергмановскими, а также с U-образными клинами. У членистоногих лучше всего изучены географические клины у насекомых. Однако вряд ли возможно определить долю видов Insecta, подчиняющихся ПБ, поскольку число исследованных в этом отношении видов ничтожно в сравнении с видовым богатством класса [2; 3; 4; 5]. Следует отметить, что в приведенных выше обзорах данные представляют собой компиляцию материала, полученного от разных авторов, которые выводят размер тела насекомого, ориентируясь на данные по размерам крыла, массе и т. д. наряду с тем, что базы анализируемых данных включают сильно разнящееся число публикаций по отдельным отрядам и семействам. К примеру, по такому прогрессивному и широко распространенному семейству, как жужелицы (Coleoptera, Carabidae), крайне ограниченное количество работ выполнено на единичных видах, по разной методике и на ограниченной территории [6; 7].

Цель настоящего исследования — оценка паттернов широтной изменчивости размеров тела жужелиц.

Материал и методика. Предметом исследования была изменчивость размеров жужелиц в широтном градиенте. Объект исследования — хищные жуки — жужелицы (Carabidae, Coleoptera). Все исследованные виды карабидов широко распространены в Палеарктике, эврибионты, эпигеобионты ходячие: *Carabus granulatus* L., 1758; *Carabus cancellatus* Ill., 1798; *Carabus hortensis* L., 1758; *Pterostichus melanarius* Ill., 1798; *Pterostichus niger* Schall., 1783; *Poecilus cupreus* L., 1758. Материал по этим видам собран так, чтобы были соблюдены основные требования широкомасштабного исследования: в каждой из частей ареала жуков отлавливали в естественных ценозах, а также на территориях с антропогенным влиянием (города, пригороды, агроценозы). По возможности отлов проводился во всех типах биотопов, где обитают жуки исследуемого вида (хвойные и лиственные леса,

© Суходольская Р. А., Савельев А. А., 2015

луга и т. п.), на территориях Республики Татарстан, Марий Эл, Удмуртии, Свердловской, Кемеровской областей, Пермского и Ставропольского краев. После дифференциации жуков по полу проводили индивидуальные промеры длины надкрылий жуков — расстояние по шву от середины бортика до вершины. Для каждого вида жужелиц формировались отдельные базы данных, которые обрабатывались в статистической среде R (<https://www.r-project.org/>). Для оценки влияния факторов среды на размерную изменчивость жужелиц использовались линейные модели. Подробно статистическая обработка материала описана в наших ранних публикациях [8; 9]. В данном сообщении обсуждаются результаты, которые характеризуют влияние местообитания в ареале (а именно географической широты местности), а не какого-либо другого фактора среды (антропогенное влияние, растительность биотопа) на изменение величины надкрылий жуков. Этот признак выбран по той причине, что по нему наиболее часто судят об общих размерах жужелиц, а также он задействован в публикациях, результаты которых включены в иллюстрации к этой работе.

Результаты. На рисунке 1 представлены результаты по смещению значения длины надкрылий у исследованных видов жужелиц по отношению к базовому (эталонному) значению. В качестве последнего была выбрана длина надкрылий жуков, которую они имеют под влиянием обитания в Республике Татарстан (центр ареала).

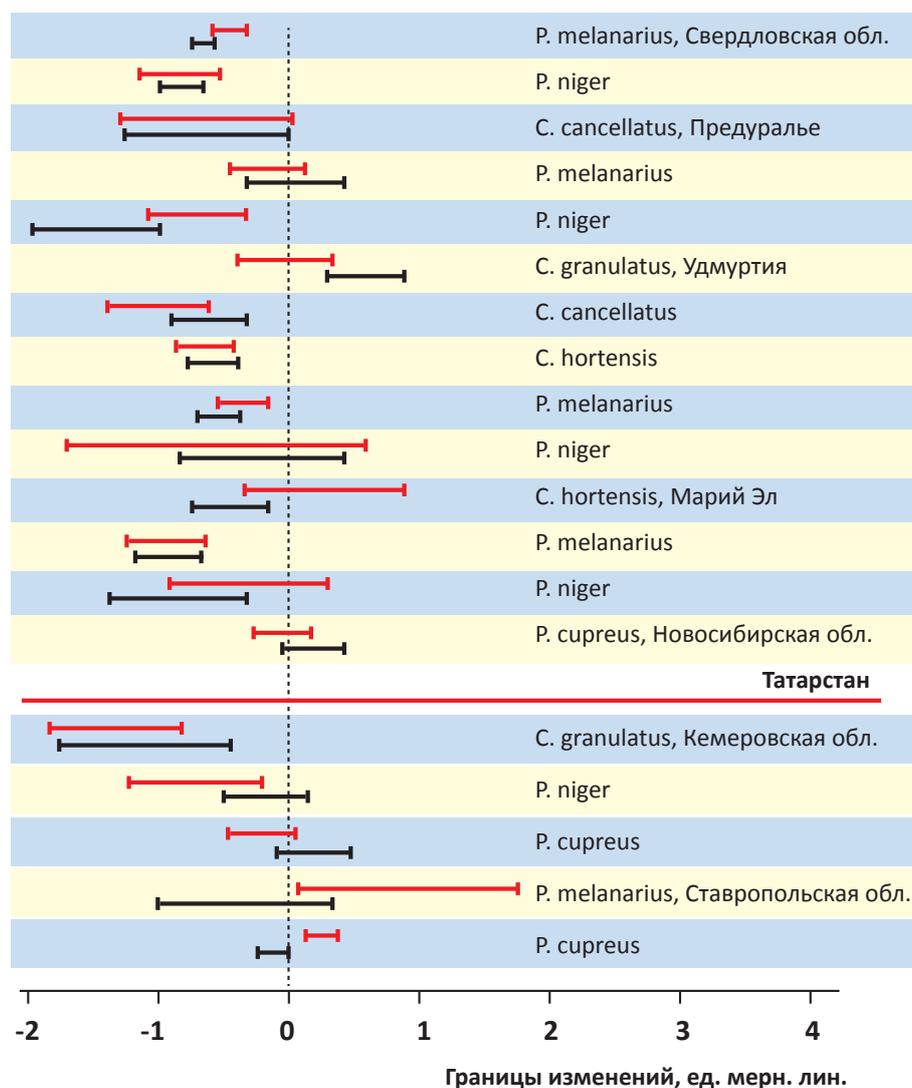


Рис. 1. Сдвиг в значении длины надкрылий (нормированные величины по отношению к средней для вида) у жужелиц в широтном градиенте (вертикальная пунктирная линия соответствует длине надкрылий соответствующего вида жуков в Республике Татарстан, принятой за базовую)

Видно, что регион обитания как таковой не вызывает закономерных изменений в значении длины надкрылий: у разных видов карабид длина надкрылий может как увеличиваться, так и уменьшаться по сравнению с базовым значением. Поэтому ниже представлены результаты по конкретным значениям длины надкрылий, которые они принимают у каждого отдельно взятого вида в широтном градиенте (рис. 2—5).

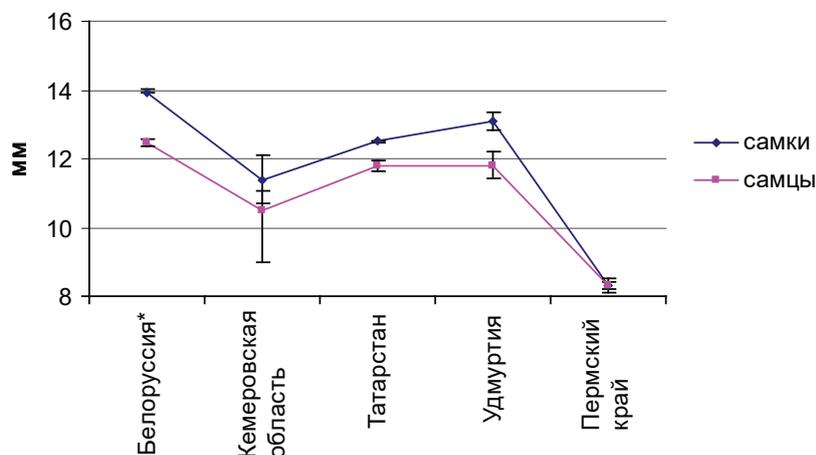


Рис. 2. Широтная изменчивость длины надкрылий у жужелиц *C. granulatus* (* — данные взяты из публикации М. Л. Минец [10])

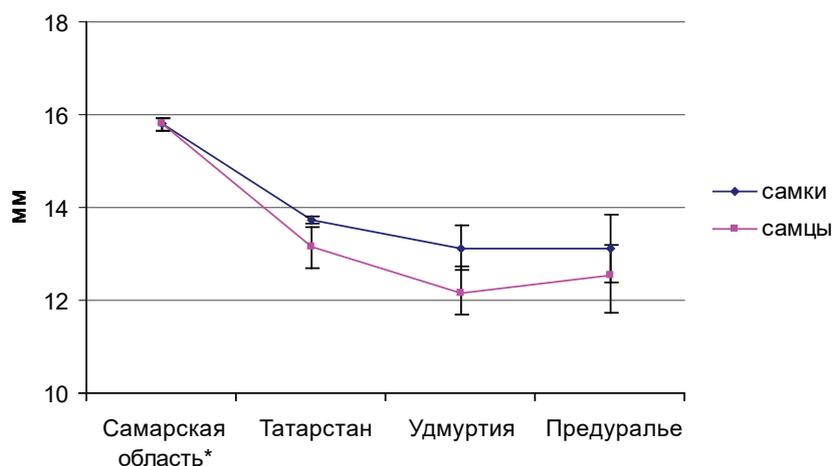


Рис. 3. Широтная изменчивость длины надкрылий у жужелиц *C. cancellatus* (* — данные взяты из публикации И. Н. Исаевой [11])

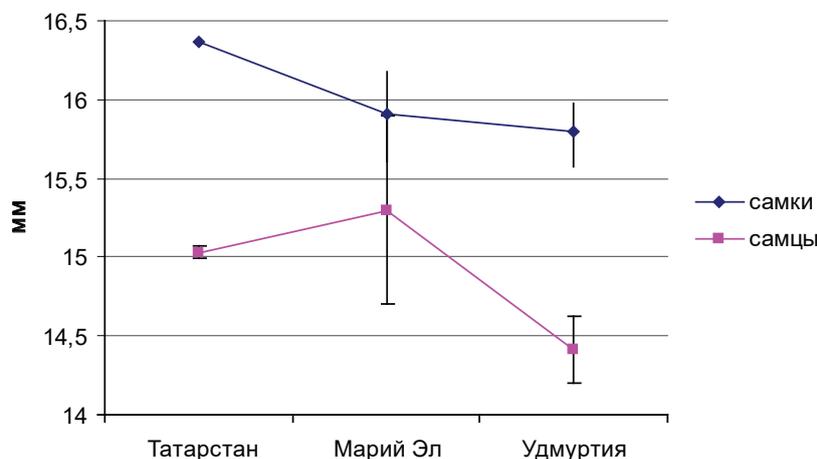


Рис. 4. Широтная изменчивость длины надкрылий у жужелиц *C. hortensis*

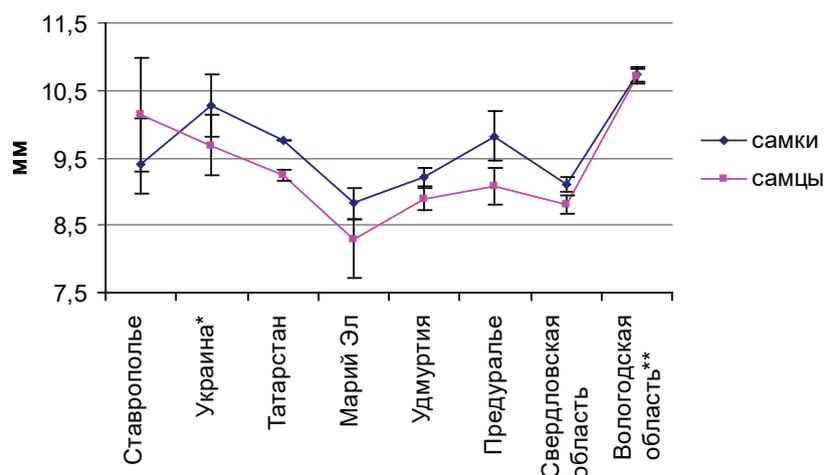


Рис. 5. Широтная изменчивость длины надкрылий у жужелиц *P. melanarius* (* — данные взяты из публикации В. В. Бригадиренко [12]; ** — данные взяты из публикации Ю. Н. Беловой [13])

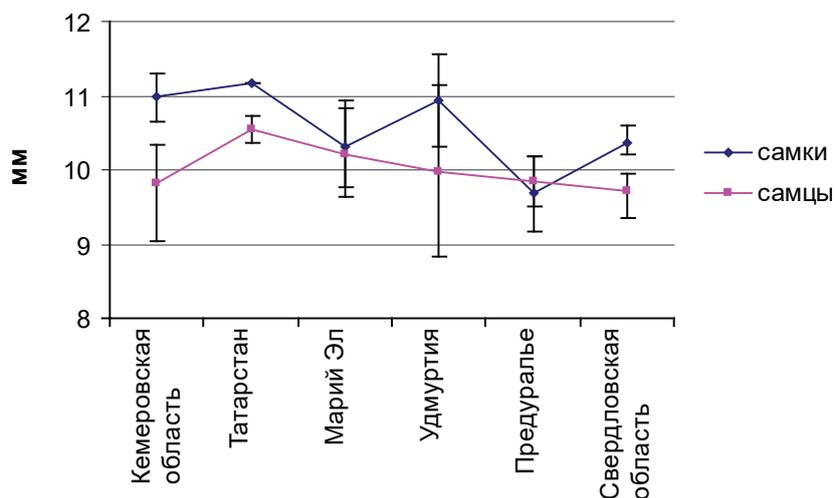


Рис. 6. Широтная изменчивость длины надкрылий у жужелиц *P. niger*

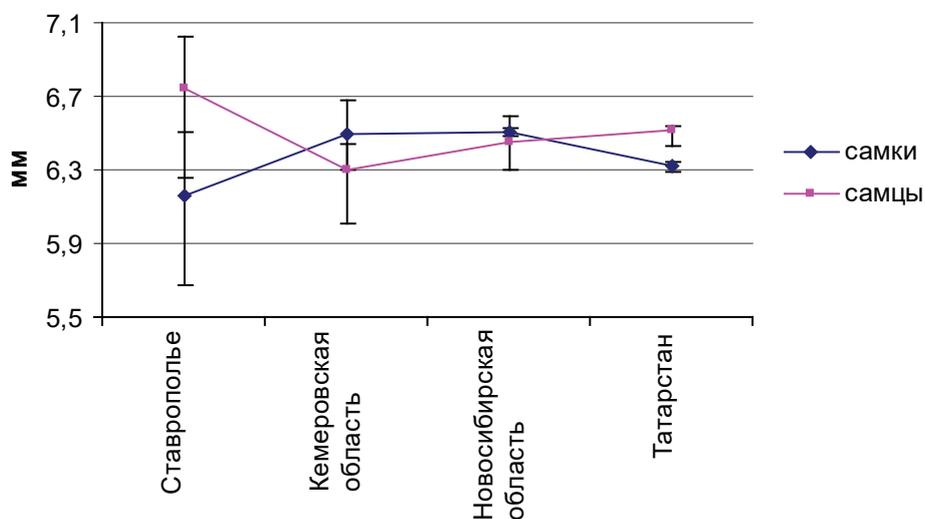


Рис. 7. Широтная изменчивость длины надкрылий у жужелиц *Poec. cupreus*

Анализ рисунков 2—7 показывает, что у видов рода *Carabus*, а также *P. niger* длина надкрылий по направлению к высоким широтам уменьшается. Это четко видно, если добавить линии линейного тренда (здесь они не приводятся, дабы не перегружать рисунки). У *P. melanarius* кривая изменчивости длины надкрылий в широтном градиенте «зубцеобразная», когда уменьшение значения признака сменяется увеличением и наоборот, а у *Poes. cupreus* не зарегистрировано статистически значимых изменений длины надкрылий по мере продвижения к высоким широтам.

Обсуждение. Уменьшение размеров насекомых по направлению к высоким широтам связывают с несколькими факторами. Один из них — ограничение длиной сезона. Считается, что, поскольку длина вегетационного сезона в высоких широтах меньше, личинки матурируют при меньших размерах и отрождающиеся имаго, соответственно, имеют меньшие размеры. В этом плане наши данные согласуются с работами Б. Ю. Филиппова, который отмечает, что у исследованного им *C. granulatus* размеры уменьшаются от средней тайги к лесотундре [14].

«Зубцевидный» характер кривых изменчивости длины надкрылий в широтном градиенте у *P. melanarius* объясняется, на наш взгляд, периодической (в широтном плане) сменой цикла развития жувелиц этого вида. Работы ряда энтомологов подтвердили факт, что при продвижении к высоким широтам некоторые виды из семивольтинных становятся моновольтинными с соответствующим последующим увеличением размеров тела [15; 16]. Эффекты семивольтинизма у жувелиц в низких широтах не изучались, но они вполне могут быть объяснением «зубцеобразной» кривой изменчивости размеров у *P. melanarius* в относительно низких широтах, где собран материал для данной публикации.

При продвижении далее на север вполне реальны другие процессы. По некоторым данным [17], особи этого вида могут переходить от одногодичного цикла развития к двухгодичному. Соответственно, это накладывает отпечаток на характер изменчивости размеров жуков. При продвижении к высоким широтам длина вегетационного сезона уменьшается и уменьшаются размеры одногодичных имаго. В определенном месте жуки переходят на двухгодичный цикл развития, времени для роста личинок становится больше и растут размеры имаго. Следует отметить, что для жувелиц рода *Carabus* никогда не отмечается переход от одногодичного цикла к двухгодичному, чем и объясняется последовательное уменьшение размеров жувелиц этого рода по направлению на север. Другими словами, они следуют обратному правилу Бергмана. Другой паттерн изменчивости, так называемая «зубцевидная кривая» изменчивости размеров в широтном градиенте, описан некоторыми исследователями у бабочек и листоедов [16; 18; 19; 20] и, по-видимому, реализуется у исследованного нами вида жувелиц *P. melanarius*.

В дополнение может наблюдаться так называемая “counter-gradient” изменчивость, известная также как гипотеза компенсации широты [3]. Механизм здесь примерно такой же, как при обратных клиналях Бергмана: особи в высоких широтах компенсируют короткий вегетационный сезон более быстрым (и это генетически заложено) ростом по сравнению с особями того же вида, обитающими в низких широтах. В простейшем случае скорость роста — это размер тела на единицу времени развития, абсолютно точная компенсация ограничений длины сезона на определенной широте (внешняя составляющая) будет достигаться, если скорость роста (генетическая компонента) эволюционирует так, что фенотипически размер тела остается одинаковым на всех широтах. Мы считаем, что изменчивость размеров жувелиц исследованного нами вида *Poes. cupreus* определяется этим механизмом.

Заключение. Обоснованность применения правила Бергмана к какой-то группе или населению (в ареале) насекомых в высшей степени идиосинкратична (то есть в каждом

определенном месте эту реакцию нельзя предсказать, картина складывается только из последовательных исследований предмета в ареале и только с применением линейных моделей, которые определяют вклад именно широты, а не чего-либо другого) и частично зависит от способа проведения исследования, дизайна эксперимента. Исследование правила Бергмана должно фокусироваться на видовом уровне и выполняться на широко распространенных видах с широким ареалом. В целом проблема широтно-высотного градиента размеров насекомых далека от разрешения. Даже в отношении определенной группы нет единого взгляда на то, какие механизмы регулируют изменчивость их размеров — генетические или фенотипическая пластичность. Процессы развития в наблюдаемых фенотипических паттернах, даже если они соответствуют прогнозам основной теории онтогенеза, могут быть более сложными по сравнению с теми, которые эта теория предполагает. Различия в размерах, которые достигаются при выборе путей развития, иллюстрируют роль фенотипической пластичности в этом процессе, но одновременно перед исследователями возникает проблема интерпретации реализации жизненных циклов в тех или иных условиях среды.

Список использованной литературы

1. Peters R. H. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge : Cambridge University Press, 1983. 158 p.
2. Винарский М. В. О применимости правила Бергмана к экотермным организмам: современное состояние проблемы // Журнал общей биологии. 2013. Т. 74, № 5. С. 327—339.
3. Blanckenhorn W. U., Demont M. Bergmann and Converse Bergmann Latitudinal Clines: Two Ends of a Continuum? // Integrative Comparative Biology. 2004. Vol. 44. P. 413—424.
4. Chown S. L., Gaston K. J. Body size variation in insects: a macroecological perspective // Biological Reviews. 2009. Vol. 85, No 1. P. 139—169.
5. Shelomi M. Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects // American Naturalist. 2012. Vol. 180 (4). P. 511—519.
6. Ernsting G., Isaaks J. A. Effects of temperature and season on egg size, hatchling size and adult size in *Notiophilus biguttatus* // Ecological Entomology. 1977. Vol. 22, No 1. P. 32—40.
7. Evans W. G. Geographic variation, distribution and taxonomic status of the intertidal insect *Thalassotrechus barbarae* (Horn) (Coleoptera: Carabidae) // Quaestiones Entomologicae. 1977. Vol. 13. P. 83—90.
8. Суходольская Р. А., Савельев А. А. Влияние экологических факторов на размерные признаки жужелицы *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) // Экология. 2014. Т. 5. С. 369—375.
9. Суходольская Р. А., Еремеева Н. И. Закономерности изменчивости размеров и формы жужелицы *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae) // Сибирский экологический журнал. 2013. № 6. С. 803—812.
10. Минец М. Л., Гричик В. В. Изменчивость фенетических и морфологических характеристик популяций жужелицы *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) на территории Беларуси // Вестник БГУ. Сер. 2. 2007. № 2 С. 69—74.
11. Исаева И. Н. Фенотипическая изменчивость *Carabus cancellatus* (Insecta, Coleoptera, Carabidae) популяции Жигулевского заповедника Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука. 2009. Т. 18, № 2. С. 180—184.
12. Brygadyrenko V. V., Korolev O. V. Morphological polymorphism in an urban population of *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) (Coleoptera, Carabidae) // Graellsia. 2015. Vol. 71 (1): e025. DOI: 10.3989/graelisia.2015.v71.126.
13. Белова Ю. Н. Фауна и структура населения почвенных беспозвоночных в лесных экосистемах Вологодской области (на примере Coleoptera, Carabidae) : дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2012. 190 с.
14. Филиппов Б. Ю. Пути адаптации и экологические закономерности освоения жужелицами (Coleoptera, Carabidae) севера Русской равнины : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2008. 42 с.
15. Välimäki P., Kivelä S. M., Mäenpää M. I., Tammaru T. Latitudinal clines in alternative life histories in a geometrid moth // Journal of Evolutionary Biology. 2013. Vol. 26, No 1. P. 118—129.
16. Nygren G. H., Bergstrom A., Nylin S. Latitudinal body size in the butterfly *Polyommatus icarus* are shaped by gene-environment interactions // Journal of Insect Science. 2008. Vol. 8, No 47, 2008. P. 1—14.

17. Маталин А. В. Жизненные циклы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики : автореферат дис. ... д-ра биол. наук. М., 2011. 40 с.
18. Kivelä S. M., Välimäki P., Carrasco D., Mäenpää M. I., Oksanen J. Latitudinal insect body size clines revisited: a critical evaluation of the saw-tooth model // *Journal of Animal Ecology*. 2011. Vol. 80 (6). P. 1184—1195.
19. Roff D. A. Phenological adaptation in a seasonal environment: A theoretical perspective // Brown V. K., Hodek I. (eds.). *Diapause and life cycle strategies in insects*. Hague : Junk, 1983. P. 253—270.
20. Sota T., Hayashi M., Yagi T. Geographic variation in body size in the leaf beetle *Plateumaris constricticollis* (Coleoptera: Chrysomelidae) and its association with climatic conditions and host plants // *European Journal of Entomology*. 2007. Vol. 104. P. 165—172.

Поступила в редакцию 19.11.2015 г.

Суходольская Раиса Анатольевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан
Российская Федерация, 420087, Казань, ул. Даурская, 28
E-mail: ra5suh@rambler.ru

Савельев Анатолий Александрович, доктор биологических наук, профессор
Казанский (Поволжский) федеральный университет
Российская Федерация, 420008, Казань, ул. Кремлевская, 18
E-mail: saa@kpfu.ru

UDC 591.15:591.128.1:595.76

R. A. Sukhodolskaya
A. A. Savelyev

Intra-specific Body Size variation of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Latitudinal Gradient

The authors used linear models to study the relationship between the area site and elytra length variation among Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of six widespread Palearctic species. Four of them followed the converse Bergman rule when elytra size changed as a result of a shorter vegetation season in high latitudes. One species demonstrated a “saw-tooth” curve of elytra length change as a result of changes in the life cycle. Another species did not show any body size changes in latitudinal gradient.

Key words: latitudinal size variation, Ground Beetles, Bergman rule, linear models.

Sukhodolskaya Raisa Anatolyevna, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher
Institute for Environmental and Subsoil Use, Tatarstan Academy of Sciences
Russian Federation, 420087, Kazan, ul. Daurskaya, 28
E-mail: ra5suh@rambler.ru

Savelyev Anatoliy Aleksandrovich, Doctor of Biological Sciences, Professor
Kazan Federal University
Russian Federation, 420008, Kazan, ul. Kremlyovskaya, 18
E-mail: saa@kpfu.ru

References

1. Peters R. H. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge, Cambridge University Press, 1983. 158 p.
2. Vinarskiy M. V. O primenimosti pravila Bergmana k ektoternnym organizmam: sovremennoye sostoyaniye problemy [On the application of Bergmann's rule to ectothermic organisms: The state of the art]. *Zhurnal obshchey biologii - Journal of General Biology*, 2013, vol. 74, no 5, pp. 327-339.

3. Blanckenhorn W. U., Demont M. Bergmann and Converse Bergmann Latitudinal Clines: Two Ends of a Continuum? *Integrative Comparative Biology*, 2004, vol. 44, pp. 413-424.
4. Chown S. L., Gaston K. J. Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews*, 2009, vol. 85, no 1, pp. 139-169.
5. Shelomi M. Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. *American Naturalist*, 2012, vol. 180 (4), pp. 511-519.
6. Ernsting G., Isaaks J. A. Effects of temperature and season on egg size, hatchling size and adult size in *Notiophilus biguttatus*. *Ecological Entomology*, 1977, v. 22, no 1, pp. 32-40.
7. Evans W. G. Geographic variation, distribution and taxonomic status of the intertidal insect *Thalassotrechus barbarae* (Horn) (Coleoptera: Carabidae). *Quaestiones Entomologicae*, 1977, vol. 13, pp. 83-90.
8. Sukhodolskaya R. A., Savelyev A. A. Vliyaniye ekologicheskikh faktorov na razmernyye priznaki zhuzhelitsy *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) [Influence of environmental factors on the dimensional characteristics of ground beetles *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae)]. *Ekologiya - Russian Journal of Ecology*, 2014, vol. 5, pp. 369-375.
9. Sukhodolskaya R. A., Eremeeva N. I. Zakonomernosti izmenchivosti razmerov i formy zhuzhelitsy *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae) [Body size and shape variation in Ground Beetle *Carabus aeruginosus* F.-W., 1822 (Coleoptera, Carabidae)]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal - Contemporary Problems of Ecology*, 2013, no 6, pp. 803-812.
10. Minets M. L., Grichik V. V. Izmenchivost feneticheskikh i morfologicheskikh kharakteristik populyatsiy zhuzhelitsy *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) na territorii Belarusi [Phenetic variability and morphological characteristics of the populations of ground beetles *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) in Belarus]. *Vestnik BGU - Vestnik BSU*, ser. 2, 2007, no 2, pp. 69-74.
11. Isayeva I. N. Fenotipicheskaya izmenchivost *Carabus cancellatus* (Insecta, Coleoptera, Carabidae) populyatsii Zhigulevskogo zapovednika Samarskaya Luka: problemy regionalnoy i globalnoy ekologii [Phenotypic variation of *Carabus cancellatus* (Insecta, Coleoptera, Carabidae) population Zhiguli Reserve Samara Bend: problems of regional and global environmental]. Samarskaya Luka, 2009, vol. 18, no 2, pp. 180-184.
12. Brygadyrenko V. V., Korolev O. V. Morphological polymorphism in an urban population of *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) (Coleoptera, Carabidae). *Graellsia*, 2015, vol. 71 (1): e025. DOI: 10.3989/graellsia.2015.v71.126.
13. Belova Yu. N. Fauna i struktura naseleniya pochvennykh bespozvonochnykh v lesnykh ekosistemakh Vologodskoy oblasti (na primere Coleoptera, Carabidae): dis. kand. biol. nauk [Fauna and population structure of soil invertebrates in forest ecosystems of the Vologda region (by the example of Coleoptera, Carabidae). Cand. Diss.]. Petrozavodsk, 2012. 190 p.
14. Filippov B. Yu. Puti adaptatsii i ekologicheskiye zakonomernosti osvoyeniya zhuzhelitsami (Coleoptera, Carabidae) severa Russkoy ravniny: avtoref. dis. d-ra biol. nauk [Ways of adaptation and ecological laws of development of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) north of the Russian Plain. Abstr. Dr. Diss.]. Moscow, 2008. 42 p.
15. Välimäki P., Kivelä S. M., Mäenpää M. I., Tammaru T. Latitudinal clines in alternative life histories in a geometrid moth. *Journal of Evolutionary Biology*, 2013, vol. 26, no 1, pp. 118-129.
16. Nygren G. H., Bergstrom A., Nylin S. Latitudinal body size in the butterfly *Polyommatus icarus* are shaped by gene-environment interactions. *Journal of Insect Science*, 2008, vol. 8, no 47, pp. 1-14.
17. Matalin A. V. Zhiznennyye tsikly zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) Zapadnoy Palearktiki: avtoref. dis. d-ra biol. nauk [Life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) Western Palearctic. Abstr. Dr. Diss.]. Moscow, 2011. 40 p.
18. Kivelä S. M., Välimäki P., Carrasco D., Mäenpää M. I., Oksanen J. Latitudinal insect body size clines revisited: a critical evaluation of the saw-tooth model. *Journal of Animal Ecology*, 2011, vol. 80 (6), pp. 1184-1195.
19. Roff D. A. Phenological adaptation in a seasonal environment: A theoretical perspective. In: Brown V. K., Hodek I. (eds.). *Diapause and life cycle strategies in insects*. Hague, Junk, 1983, pp. 253-270.
20. Sota T., Hayashi M., Yagi T. Geographic variation in body size in the leaf beetle *Plateumaris constricticollis* (Coleoptera: Chrysomelidae) and its association with climatic conditions and host plants. *European Journal of Entomology*, 2007, vol. 104, pp. 165-172.