

© Ананина Т.Л., Ананин А.А., 2019

УДК 573.01:595.762.12

Т.Л. Ананина¹, А.А. Ананин^{1,2}

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА РАЗМЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ ЖУЖЕЛИЦЫ *CARABUS ODORATUS BARGUZINICUS* SHIL., 1996 В ГРАДИЕНТЕ БАРГУЗИНСКОГО ХРЕБТА

¹ ФГБУ «Объединенная дирекция Баргузинского государственного природного биосферного заповедника и Забайкальского национального парка» (ФГБУ «Заповедное Подлеморье»), г. Улан-Удэ, Россия, e-mail: t.l.ananina@mail.ru

² Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия, e-mail: a_ananin@mail.ru

Применен морфометрический анализ на модельном виде жуужелицы *Carabus odoratus barg.* Проведены исследования вариации размеров тела в высотной поясности Баргузинского хребта. Половой диморфизм имаго отмечен на девяти высотных уровнях по шести морфометрическим признакам: длине и ширине надкрылий, длине и ширине переднеспинки, длине головы и расстоянию между глазами. Самки значительно крупнее самцов на верхних высотах хребта. Различия между полами – в пропорциях частей тела: головы, груди, спины. Выявлен широкий спектр реакций морфометрических признаков у обоих полов на факторы окружающей среды. Уровень численности популяций *C. odoratus* также оказывает влияние на размерные признаки особей обоих полов.

Ключевые слова: жуужелицы, половой диморфизм, морфометрические признаки, Баргузинский хребет

Представителей семейства жуужелиц часто используют в качестве индикаторов антропогенных воздействий [4], вариации климата [2, 3] и состояния окружающей среды [5]. В том числе предпринимаются попытки «уловить» проявления и таких эффектов, как изменение размеров тела под воздействием факторов окружающей среды [8, 11]. Вместе с тем существует

трудность интерпретации морфологических адаптаций организмов к условиям среды [9].

Цель нашего исследования – на модельном виде жуужелицы *Carabus odoratus barguzinicus* Shil., 1996 в высотном градиенте Баргузинского хребта:

1) изучить «масштаб» жуужков, т.е. рассчитать средний размер и его отклонения у самцов и самок;

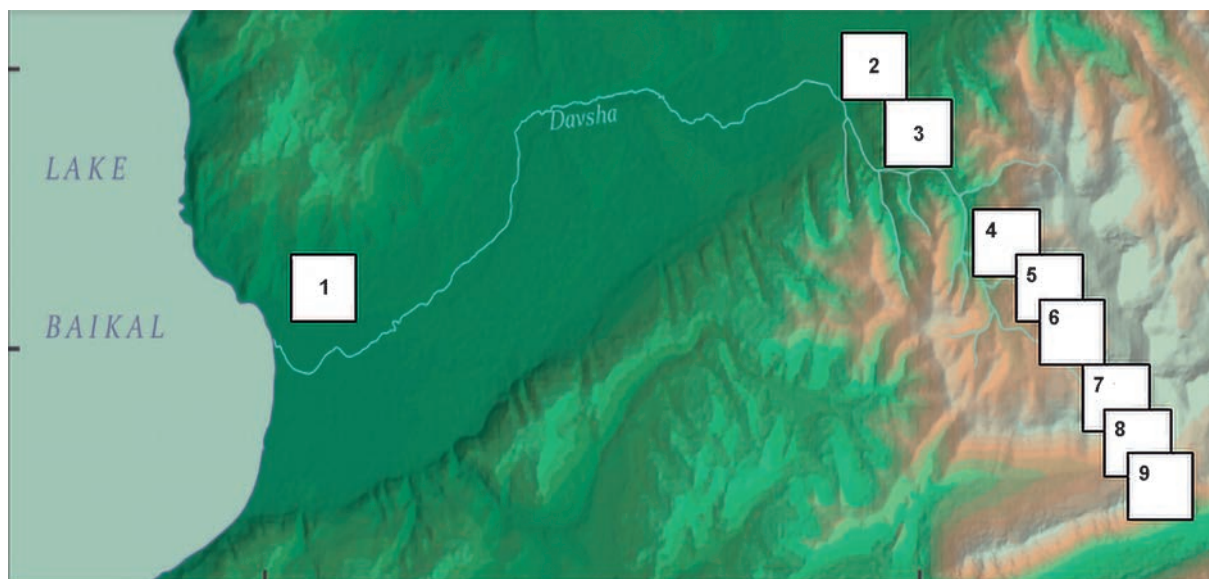


Рис. 1. Расположение биотопов на высотном профиле Баргузинского хребта в долине р. Давша. Обозначения биотопов: 1 – луг кустарниковый (468 м н.у.м.), 2 – лиственничник голубичный (518 м), 3 – сосняк брусничный (535 м), 4 – кедрово-бадановый (635 м), 5 – осинник бадановый (721 м), 6 – пихтарник черничный (1278 м), 7 – березняк парковый (1407 м), 8 – тундра черничная (1637 м), 9 – тундра лишайниковая (1667 м).

2) выявить наличие значимых корреляционных отношений факторов окружающей среды, оказывающих влияние на морфометрические признаки (на габитус) обоих полов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Высотный градиент в экологических исследованиях показателен для изучения отклика биоты на влияние различных факторов среды. Исследования проведены на профиле ключевого участка Баргузинского хребта длиной 30 км в долине р. Давша, расположенном от побережья оз. Байкал до подгольцового пояса Баргузинского хребта. Информационной базой послужили данные количественных учетов герпетобионтных насекомых за 1988–2014 гг., которые проводились по стандартным методикам отлова с мая по сентябрь в 9 биотопах, расположенных на разных высотных уровнях (рис. 1) [1].

Объект исследования. В качестве модельного вида для наших исследований был избран *Carabus odoratus barguzinicus* Shil, 1996. По плотности населения он имеет значительное представительство (17,6 %) во всем градиенте высотного ряда. Вид широко освоил практически все биотопы в пределах Баргузинского хребта и является его эндемиком. Кроме того, это наиболее крупный из всех обитающих здесь видов, удобный в измерении [8]. По классификации жизненных форм *C. odoratus* относится к эпигеонтам ходящим и зоофагам с внекишечным пищеварением. Тело выпуклое, покровы сильно склеротизованы. Голова уже переднеспинки, неподвижная – не может втягиваться, по бокам расположены крупные фасеточные глаза. Органы чувств хорошо развиты. Охотятся на поверхности почвы, поедая малоподвижную добычу [6]. Окраска надкрылий и переднеспинки, по нашим наблюдениям, бурая с золотисто-зеленым отливом на

низких высотах и золотисто-синим блеском в верхних уровнях высотного профиля.

Техника исследования. Считается, что морфологические признаки имаго жуков менее вариабельные, например, по сравнению с массой тела, которая зависит от кормовых ресурсов. Поэтому морфологические признаки используются как показатели размеров тела, однако они могут варьировать у одного и того же вида в разных местообитаниях [10]. В нашем исследовании мы использовали 6 морфометрических признаков (рис. 2).

Морфометрические промеры проводили под бинокулярным микроскопом МБС-9 при 8-кратном увеличении. Пол жуков определяли по передним лапкам – у самцов членики лапок более расширены. В анализе использовано 984 экземпляра *C. odoratus*.

Регулярные наблюдения за изменениями метеопараметров на высотном профиле начаты в 2011 г. с использованием автоматических термохронов типа DS1921G, запрограммированных на 6-срочную регистрацию температуры, и автоматических комплексов АМ-М-03 [7]. Термохроны позволяют фиксировать температуру воздуха в труднодоступных местах в течение всего календарного года, а автоматические метеоконтакты – величину выпадения жидких осадков (дождя), температуру и влажность воздуха на поверхности почвы и высоте 2 м, атмосферное давление, глубинную температуру почвы, высоту снежного покрова. Для оценки внутригодовых изменений температурного режима, согласно климатическим особенностям северо-восточного Прибайкалья, обозначены фенологические сезоны года (с указанием месяца и декады): *зима* (X-3–III-3), *лето* (VI-1–VIII-3), *весна* (IV-1–V-3) и *осень* (IX-1–X-2).

При изучении климатических особенностей высотных поясов использованы метеорологические параметры: температура воздуха толщи воздуха на высоте 2 м и температура на поверхности почвы (среднегодовая, средне-зимняя, средне-летняя, средне-весенняя, средне-осенняя); температура почвы на глубине 5 и 10 см в летний период, уровень жидких атмосферных осадков (мм), высота снежного покрова (см). Проанализированы фенологические события: продолжительность безморозного периода (дни); продолжительность залегания снежного покрова (дни); даты установления и разрушения снежного покрова, даты первого и последнего заморозка. Исследованы биотопические особенности местообитания жуков: высота над уровнем моря (м), степень сомкнутости крон деревьев (балл); степень проективного покрытия почвы мхами и лишайниками (%), влажность почвы (%).

Для установления наличия и силы корреляционных связей был использован ранговый коэффициент корреляции Тау.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние численности популяций на размер самцов и самок исследовали на высотном профиле Баргузинского хребта в годы высокой (1989, 1993, 2004, 2008) и низкой (1990, 1996, 2008, 2014) численности населения жуков модельного вида (табл. 1).

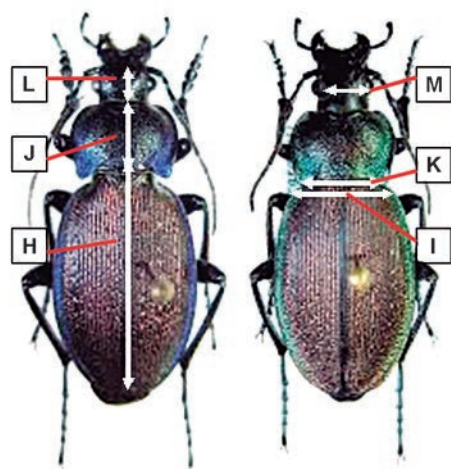


Рис. 2. Морфометрические признаки *C. odoratus*, использованные в анализе. Обозначения: Н – длина надкрылий; I – ширина надкрылий; J – длина переднеспинки; K – ширина переднеспинки; L – длина головы; M – расстояние между глазами.

По всем размерным признакам (Н, I, J, K, L), кроме (М), самки крупнее самцов. В годы низкой численности популяций размеры обоих полов больше по всем признакам, а в годы высокой численности – меньше. Вероятно, этому явлению возможно объяснение включением в эти годы внутривидового механизма «регулятора размеров». Характерно, что и отклонения от средних размеров по всем признакам

у самок также выше, чем у самцов. Этот факт свидетельствует о том, что самки *C. odoratus* более чувствительны к изменению уровня численности популяции, чем самцы (табл. 1). Итоги сопряженного анализа «факторы окружающей среды – морфометрические признаки» отражены в таблице 2 и таблице 3.

На продолжительность активного периода вида *C. odoratus* оказывают влияние высота биотопа над

Таблица 1
Половой диморфизм морфометрических признаков ($M \pm m$) *C. odoratus* в годы высокой и низкой численности

Морфометрические признаки	Высокая численность		Низкая численность	
	Количество экземпляров (<i>n</i>)			
	86	139	87	110
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Н	11,7 ± 2,4	12,4 ± 2,6	12,3 ± 2,2	13,2 ± 2,4
I	5,3 ± 1,5	5,4 ± 1,6	5,5 ± 1,5	5,8 ± 1,6
J	3,4 ± 0,9	3,5 ± 1,1	3,7 ± 0,8	3,8 ± 0,8
K	4,0 ± 1,1	4,1 ± 1,3	4,2 ± 1,2	4,4 ± 1,2
L	2,6 ± 0,9	2,7 ± 1,1	2,7 ± 0,9	3,0 ± 2,6
M	2,2 ± 0,9	2,2 ± 0,7	2,4 ± 0,6	2,4 ± 0,9

Примечание: М – средний размер признака, $\pm m$ – отклонение от среднего размера

Таблица 2
Корреляционные связи факторов среды и морфометрических признаков тела самцов *C. odoratus* на высотном профиле ($R, p < 0,05$)

Факторы, морфометрические признаки	Н	I	J	K	L	M
Высота над уровнем моря	-0,5556		-0,7778	-0,7222	-0,7222	
Среднегодовая $t^{\circ}\text{C}$ на почве			-0,7043	-0,7606		
Средне-зимняя $t^{\circ}\text{C}$ на почве	-0,6667	-0,5556	-0,7778	-0,8333	-0,5000	-0,5000
Средне-летняя $t^{\circ}\text{C}$ на почве	0,6667	0,5556	0,6667	0,6111		0,7222
Средне-осенняя $t^{\circ}\text{C}$ на почве	0,7222	0,6111	0,6111	0,5556		0,6667
Среднегодовая $t^{\circ}\text{C}$ толщи воздуха						0,5916
Средне-осенняя $t^{\circ}\text{C}$ толщи воздуха						0,6288
Средне-весенняя $t^{\circ}\text{C}$ толщи воздуха	0,6860		0,5717	0,6860		0,6288
Уровень атмосферных осадков	-0,5353		-0,5353		-0,6480	
$t^{\circ}\text{C}$ на глубине 5 см			0,6111		0,7778	0,5556
$t^{\circ}\text{C}$ на глубине 10 см			0,5353		0,8170	
Плотность сомкнутости крон (балл)	0,6885	0,5089	0,5688	0,6885		0,5688
Продолжительность залегания снежного покрова	-0,5353		-0,7606	-0,7043	-0,7606	
Дата полного схода снежного покрова	-0,5556		-0,7778	-0,7222	-0,7222	
Дата окончательного установления снежного покрова	-0,5353		-0,7606	-0,7606	-0,7043	
Глубина снежного покрова	-0,5556		-0,7778	-0,7222	-0,7222	
Дата первого заморозка			-0,6093	-0,6093	-0,6093	
Дата последнего заморозка	-0,5145		-0,7432	-0,7432	-0,7432	
Продолжительность безморозного периода (дни)						0,6288

уровнем моря. В большей степени влияют температуры на поверхности почвы, чем температуры толщи воздуха, что связано с ярусом обитания на поверхности почвы. Положительное влияние оказывают температуры в переходные сезоны года – весну и осень, определяющие длительность безморозного периода. Отрицательно действуют низкие температуры воздуха в зимний период, жидкие и твердые осадки, сроки установления и разрушения снежного покрова и перехода через термический рубеж 0 °С.

Биотопические условия – освещенность (сомкнутость крон деревьев, характер напочвенного покрова), укрытия и возможность незатруднительного передвижения важны для жизнедеятельности *C. odoratus*. Сомкнутость крон оказывает на размер самцов положительное влияние, а на самок – отрицательное. Моховой и лишайниковый напочвенный покров на самок оказывает отрицательное воздействие, а на самцов не оказывает значимого влияния.

Положительное воздействие на самок оказывает температура на почве весной, связанная с началом активного периода, и влажность почвы, которая в то же время не влияет на размеры представителей противоположного пола. Напочвенные температуры

действуют отрицательно на самцов зимой, и положительно – летом. Жидкие атмосферные осадки оказывают слабое отрицательное воздействие.

В количественном соотношении корреляционных связей «факторы – морфометрические признаки» на самок *C. odoratus* действует большее количество факторов, чем на самцов (85 и 65, табл. 2 и 3). Следовательно, самки более отзывчивы на влияние факторов среды. Мы рассчитали «нагрузку» факторов на морфометрические признаки тела в процентном соотношении. Расчеты влияния факторов на каждый из признаков показали: наибольшее количество факторов среды у самцов и самок приходится на органы тела – ширину головы (по 8,4 %) и длину переднеспинки (8,1 % и 7,9 %). Меньшее количество приходится и у самцов, и у самок на длину головы (3,8 % и 10 %), ширину (3,7 % и 6,9 %) и длину (4,9 % и 6,1 %) надкрылий, и ширину переднеспинки (4,8 % и 6,9 %). Однако, «нагрузка» факторов на части тела у полов различна. У самок большее количество факторов падает на размеры головы и спины (33,0 %), и меньшее – на грудь (21,9 %). У самцов больше факторов воздействует на грудь (44,6 %) и голову (30,7 %), меньше – на спину (24,7 %). Под действием факторов

Таблица 3
Корреляционные связи факторов среды и морфометрических признаков тела самок *C. odoratus* на высотном профиле ($R, p < 0,05$)

Факторы, морфометрические признаки	Н	І	Ј	К	Л	М
Высота над уровнем моря	–	–	–0,6679	–	–0,5222	–0,6992
Среднегодовая t °С на почве	–	–	0,6071	–	–	0,5555
Средне-осенняя t °С на почве	0,6288	0,5672	0,7084	–	0,5144	0,5949
Средне-весенняя t °С на почве	0,5145	0,5672	0,5852	–		
Среднегодовая t °С толщи воздуха	–	–0,5296	–0,6678	–	–0,5747	–0,6481
Средне-зимняя t °С толщи воздуха	–	–	–	–0,5672	–	–
Средне-летняя t °С толщи воздуха	0,6666	5512	0,6884	0,5717	0,8333	0,6694
Средне-осенняя t °С толщи воздуха	0,5916		0,6072		0,8452	0,5864
Уровень атмосферных осадков	–	–	–	–	–	–0,5403
Влажность почвы	0,5088					0,5575
t °С на глубине 5 см	–0,6111	–0,6092	–0,6884	–0,5145	–0,7000	–0,7303
t °С на глубине 10 см	–0,5916	–0,5885	–0,6679		–0,7440	–0,7098
Степень покрытия мхами	–0,6111	–0,6092	–0,6884	–0,5145	–0,7000	–0,7302
Степень покрытия лишайниками	–0,5916	–0,5885	–0,6679		–0,6761	–0,7098
Плотность сомкнутости крон	–0,6111	–0,6092	–0,6884	–0,5145	–0,7000	–0,7302
Продолжительность залегания снежного покрова (м)	–0,5717	–0,5672	–0,6468		–0,6859	–0,6888
Дата полного схода снежного покрова			0,5236			
Дата окончательного установления снежного покрова	–0,5916	–0,5884	–0,6678	–0,5144	–0,6761	–0,7097
Глубина снежного покрова	–0,6111	–0,6093	–0,6884		–0,7000	–0,7302
Дата первого заморозка			–0,5003		–0,5222	–0,6992
Дата последнего заморозка	–0,5716	–0,5672	–0,6463		–0,6859	–0,6888
Продолжительность безморозного периода		0,5236				

среды у самцов *C. odoratus* более развиты передние части тела, у самок – задняя часть тела. Самки – более стройные, самцы – коренастые.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ананин А.А., Ананина Т.Л. Долговременный мониторинг наземных сообществ птиц и насекомых в Баргузинском заповеднике – результаты и перспективы // Вопросы степеведения. – № 15. – Оренбург: ИС УрО РАН, 2019. – С. 13–17.
2. Ананина Т.Л. Отклик изменения численности жуужелиц (*Coleoptera: Carabidae*) на климатические градиенты (Баргузинский хребет, Северное Прибайкалье) // XV Съезд Русского энтомологического общества. Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г. / Материалы съезда. – Новосибирск: Издательство «Гарамонд», 2017. – С. 18–19.
3. Ананина Т.Л., Ананин А.А. Характеристика климата в регионе Северного Прибайкалья за период 1955–2015 гг. и его влияние на насекомых // Природа Байкальской Сибири: труды заповедников и национальных парков Байкальской Сибири. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2017. – Вып. 2. – С. 117–126.
4. Бутовский О.Р., Гонгальский К.Б. Морфометрические изменения в популяции жуужелицы *Pterostichus oblongopunctatus* F. (*Coleoptera, Carabidae*) под влиянием рекреации // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1999. – Т. 104. – Вып. 3. – С. 22–25.
5. Суходольская Р.А., Савельев А.А. Влияние экологических факторов на размерные признаки жуужелицы *Carabus granulatus* L. (*Coleoptera, Carabidae*) // Экология. – 2014. – Т. 5. – С. 369–375.
6. Шарова И.Х. Жизненные формы имаго жуужелиц // Зоол. ж.-л. – 1974. – Т. 53. – С. 692–709.
7. Ananina T.L., Ananin A.A. Some results of monitoring the temperature regime in the altitude zone of the Barguzin ridge (Northern Baikal region) // Materials of the International Conference "Process Management and Scientific Developments" (Birmingham, United Kingdom, November 14, 2019). – Birmingham, United Kingdom, 2019. – P. 113–121. DOI 10.34660/INF.2019.1.41068.
8. Ananina T.L., Sukhodolskaya R.A. Elevation Changes of Morphometric Traits Structure in *Pterostichus montanus* Motch. (*Coleoptera, Carabidae*) // Asian Journal of Biology. – 2017. – Vol. 2 (2). – P. 1–9.
9. Blanckenhorn W.U., Stillwell R.C., Young K.A., Fox C.W., Ashton K.G. When Rensch meets Bergmann: Does sexual size dimorphism change systematically with latitude? // Evolution. – 2006. – Vol. 60. – P. 9–19.
10. Sukhodolskaya R.A. Intraspecific body size variation in Ground Beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in urban-suburban-rural-natural gradient // Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis. – 2013. – Vol. 13. – Is. 1. – P. 121–128.
11. Sukhodolskaya Raisa A., Ananina Tatyana L., Saveliev Anatoliy A. Altitudinal Variation of Sexual Size Dimorphism in Ground Beetle *Carabus odoratus* // 10th International Conference on biodiversity research / Book of Abstracts (Daugavpils, 24–26.04.2019). – 2019. – P. 50.

T.L. Ananina ¹, A.A. Ananin ^{1,2}

INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE SIZE CHARACTERISTICS OF THE GROUND BEETLE *CARABUS ODORATUS BARGUZINICUS* SHIL., 1996 IN THE GRADIENT OF THE BARGUZIN RIDGE

¹ United Administration of Barguzinsky State Nature Biosphere Reserve and Zabaikalsky National Park («Zapovednoe Podlemorye»), Ulan-Ude, Russia, e-mail: t.l.ananina@mail.ru

² Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude, Russia, e-mail: a_ananin@mail.ru

Morphometric analysis was applied on a model species of ground beetle *Carabus odoratus* barg. The study of the variation of body size in the altitudinal zonation of the Barguzin ridge. Sexual dimorphism of the imago is noted at nine altitude levels on six morphometric signs: length and width of the elytra, length and width of the pronotum, length of the head and distance between the eyes. Females are much larger than males at the upper elevations of the ridge. The difference between the sexes is in the proportions of the body parts: head, chest, back. A wide range of reactions of morphometric signs in both sexes to environmental factors was revealed. The population level of *C. odoratus* also influences the size characteristics of individuals of both sexes.

Key words: ground beetles, sexual dimorphism, morphometric signs, Barguzin ridge

Поступила 1 декабря 2019 г.