

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ имени А.И.ГЕРЦЕНА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,  
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ  
ЖИВОТНЫХ

*Научные труды кафедры зоологии*

Выпуск 11

Санкт-Петербург  
2011

**К ВОПРОСУ О СВЯЗИ МЕЖДУ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ  
СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИМИ  
ХАРАКТЕРИСТИКАМИ У САРАНЧОВЫХ (Orthoptera, Acrididae)**

В конце 80-х годов прошлого века в серии работ новосибирских исследователей было сформулировано представление о высокой способности к рекомбинации как одной из основ экологической пластичности у экологически мало специализированных видов саранчовых. Это представление было намечено в совместной работе эколога И. В. Стебаева и цитогенетиков А. Г. Бугрова и Л. В. Высоцкой (Стебаев и др., 1984) и окончательно сформулировано в статье Бугрова и Высоцкой (1988), посвященной сравнительному анализу частоты хиазм (X-образных пересечений гомологичных хромосом в бивалентах в профазе первого деления мейоза) у саранчовых. По мнению авторов указанных работ, способность к рекомбинации может быть охарактеризована через число хромосом в кариотипе и частоту хиазм (последняя отражает частоту кроссинговера); чем больше величины этих показателей, тем выше процент рекомбинации. На основании цитогенетического исследования 63 видов саранчовых и сопоставления полученных данных по хиазмам с экологической специализацией изученных видов (последняя оценивалась на основании морфологических признаков, согласно системе жизненных форм И. В. Стебаева и Л. В. Омельченко (1981)) Бугров и Высоцкая предположили, что «виды с широкими возможностями рекомбинационной изменчивости экологически пластичнее и обладают большими эволюционными потенциями и, наоборот, виды с ограниченными возможностями рекомбинации экологически специализированные и, как следствие, обладают меньшими эволюционными возможностями» (с. 62). Впоследствии Стебаев (1987) указывал на определенные соответствия цитогенетических признаков (частоты хиазм) жизненным формам саранчовых (в рамках предложенной им же системы жизненных форм).

Данное представление, несмотря на кажущуюся правдоподобность, входит в противоречие с некоторыми нашими предположениями о значении комбинативной изменчивости для

видовых популяций, придерживающихся экологической стратегии эксплерентов (рудералов) (Раменский, 1935, 1938; Grime, 1977), то есть заселяющих экосистемы, находящиеся на ранних стадиях сукцессий, и быстро выселяющихся из них, как только условия обитания перестают быть благоприятными. Из этих предположений (излагаемых во второй нашей работе, публикуемой в настоящем сборнике, – Озерский, 2011) следует необходимость не увеличения, а снижения интенсивности рекомбинаций у представителей данной экологической стратегии. В то же время, в большинстве случаев виды животных и растений, оцениваемые исследователями как «малоспециализированные» или «неспециализированные», в действительности являются выраженными эксплентами. По-видимому, не составляют исключения в этом отношении и саранчовые, ряд видов которых в экологических исследованиях иногда обозначается как «сорные» и отчетливо тяготеет к сильно неравновесным (в том числе антропогенным) биогеоценозам.

В связи с этим, в настоящей работе была предпринята попытка проверить обоснованность выводов новосибирских исследователей о характере связи между экологической специализацией и уровнем рекомбинации у саранчовых. Нами были использованы литературные данные о морфологических и цитогенетических характеристиках саранчовых (Стебаев, 1970; Бугров, Высоцкая, 1981; Бугров и др., 1987, 1991, 1993; Bugrov, 1997; Высоцкая, 1983, 1993; Гусаченко и др., 1993). Не располагая достаточными материалами по эксплентности (то есть сведениями о степени приуроченности к раннесукцессионным сообществам, о миграционной активности и т. д.) в отношении исследованных новосибирскими цитогенетиками саранчовых, автор настоящей работы обратился к данным по морфологии этих видов, а именно, к 4 морфометрическим индексам, полученных для них Стебаевым (1970) и использовавшимися им в системе жизненных форм – индексу Ш/В, лицевому углу, индексу вытянутости бедер задних ног и показателю длинноусости (значения показатель были получены с графиков, приведенных в указанной работе Стебаева (1970)). Исходя из представлений о том, что предельные (очень малые или очень большие) значения этих показателей у саранчовых являются характерными признаками «экологически специализированных» (и, следовательно, скорее всего, обладающих слабой эксплентностью) форм (Стебаев, Омельченко, 1981; Стебаев и др., 1984; Сергеев, 1986;

Стебаев, 1987), автор настоящей работы сравнил указанные 4 морфометрические показателя с количеством хромосом в кариотипах и частотой хиазм у одних тех же видов, в отношении морфометрических показателей как для обоих полов вместе, так и по отдельности для самцов и для самок при помощи 2 вариантов корреляционного анализа – метода Мантеля (Mantel, 1967) и ранговой корреляции Спирмена. Для разных показателей исследовано от 22 до 41 вида из 3 подсемейств (Catantopinae, Oedipodinae, Gomphocerinae), 13 триб (Podismini, Calliptamini; Parapleurini, Epacromiini, Locustini, Bryodemini, Sphingonotini, Oedipodini; Arcypterini, Dociostaurini, Gomphocerini, Stenobothrini, Chrysochraontini) и 29 родов. Морфометрические данные были представлены как модули отклонений исходных значений от медианы: после такого преобразования их величины были тем больше, чем сильнее исходные значения отклонялись от центра распределения. Для использования в методе Мантеля данные были отнормированы и  $\phi$ -преобразованы. Общая формула пересчета показателей:

$$\varphi_i = 2 \arcsin \sqrt{\frac{I_i - \min(I_1 \dots I_n)}{\max(I_1 \dots I_n) - \min(I_1 \dots I_n)}}$$

где  $\varphi_i$  – преобразованный показатель для  $i$ -го вида;  $I_i$  – исходное значение показателя для  $i$ -го вида;  $n$  – число видов, использованных при сравнении данной пары показателей. Данное преобразование использовалось для приближения распределения данных к нормальному. При расчете матриц в качестве меры различия использовалось евклидово расстояние между значениями показателей (или показателя) для пары видов.

В результате одновременного сравнения комплекса морфометрических показателей с комплексом цитогенетических показателей по методу Мантеля была выявлена статистически значимая слабая положительная корреляционная связь между этими комплексами: без разделения материала на самцов и самок (24 вида) –  $r_m = 0,16$ ,  $p < 0,001$ ; только для самцов (22 вида) –  $r_m = 0,20$ ,  $p < 0,01$ ; только для самок (23 вида) –  $r_m = 0,20$ ,  $p < 0,01$ .

В результате попарного сравнения морфометрических показателей с цитогенетическими (методом ранговой корреляции) было установлено, что в ряде случаев (7 из 24 сравнений, см. табл. 1–3) между морфометрическими и цитогенетическими показателями,

действительно, была выявлена статистически значимая, в большинстве случаев положительная корреляционная связь. В то же время, сила этой связи оказалась невелика (лишь в одном случаях абсолютная величина коэффициента ранговой корреляции превысила 0,5), что заставляет усомниться в ее прямом причинно-следственном характере. Возможным объяснением этих связей может послужить то, что группы саранчовых, выделяемые на основании сходства морфометрических показателей, в значительной мере соответствуют систематическим группам (и поэтому, в силу филогенетического родства, члены одной и той же группы с довольно высокой вероятностью сходны друг с другом также и цитогенетически). Важным представляется также и явное преобладание случаев положительной связи, при которой чем сильнее признаки уклоняются от центральной тенденции, тем более выражена способность к рекомбинации (что не согласуется с гипотезой новосибирских исследователей).

Таблица 1.

**Связь между отдельными морфометрическими (по отклонениям) и цитогенетическими показателями (данные по обоим полам вместе, корреляция по Спирмену)**

Показатели	Ш/В	Лицевой угол	Вытянутость заднего бедра	Длинноусость
Число хромосом	$\rho = 0,36$ $n = 82$ $p < 0,001$	$\rho = 0,21$ $n = 82$ $p > 0,05$	$\rho = 0,08$ $n = 80$ $p > 0,05$	$\rho = -0,03$ $n = 80$ $p > 0,05$
Средняя частота хиазм	$\rho = 0,26$ $n = 48$ $p > 0,05$	$\rho = -0,20$ $n = 48$ $p > 0,05$	$\rho = -0,32$ $n = 45$ $p < 0,05$	$\rho = 0,11$ $n = 45$ $p > 0,05$

Для проверки предположения о том, что связь между пропорциями тела саранчовых и их цитогенетическими особенностями является отражением их филогенетических отношений, мы оценили степень таксономической неродственности исследованных видов с использованием 4-балльной шкалы (0 – один и тот же род; 1 – разные роды в одной и той же трибе; 2 – разные трибы в одном и том же подсемействе; 3 – разные подсемейства) и после

нормирования и ф-преобразования использовали основанную на этой шкале матрицу попарных различий между видами по таксономической близости в корреляционном анализе по методу Мантеля, сравнив ее с аналогичными матрицами для морфометрических и цитогенетических показателей (табл. 4, 5).

Таблица 2.

**Связь между отдельными морфометрическими (по отклонениям) и цитогенетическими показателями (данные по самцам, корреляция по Спирмену)**

Показатели	Ш/В	Лицевой угол	Вытянутость заднего бедра	Длинноуость
Число хромосом	$\rho = 0,22$ $n = 41$ $p > 0,05$	$\rho = 0,27$ $n = 41$ $p > 0,05$	$\rho = 0,00$ $n = 39$ $p > 0,05$	$\rho = 0,13$ $n = 39$ $p > 0,05$
Средняя частота хиазм	<b><math>\rho = 0,47</math></b> <b><math>n = 24</math></b> <b><math>p &lt; 0,05</math></b>	$\rho = -0,27$ $n = 24$ $p > 0,05$	$\rho = -0,09$ $n = 22$ $p > 0,05$	$\rho = -0,01$ $n = 22$ $p > 0,05$

Таблица 3.

**Связь между отдельными морфометрическими (по отклонениям) и цитогенетическими показателями (данные по самкам, корреляция по Спирмену)**

Показатели	Ш/В	Лицевой угол	Вытянутость заднего бедра	Длинноуость
Число хромосом	<b><math>\rho = 0,49</math></b> <b><math>n = 41</math></b> <b><math>p &lt; 0,01</math></b>	$\rho = 0,26$ $n = 41$ $p > 0,05$	$\rho = 0,15$ $n = 41$ $p > 0,05$	<b><math>\rho = 0,33</math></b> <b><math>n = 41</math></b> <b><math>p &lt; 0,05</math></b>
Средняя частота хиазм	$\rho = 0,07$ $n = 24$ $p > 0,05$	$\rho = -0,20$ $n = 24$ $p > 0,05$	<b><math>\rho = -0,56</math></b> <b><math>n = 23</math></b> <b><math>p &lt; 0,01</math></b>	<b><math>\rho = 0,45</math></b> <b><math>n = 23</math></b> <b><math>p &lt; 0,05</math></b>

Как можно видеть из указанных таблиц, связь между степенью отклонения значений морфометрических признаков от центральной тенденции и систематическим положением у саранчовых оказалась (за одним исключением) статистически не значимой. Это, однако, может быть объяснено нелинейностью зависимости, прежде всего – тем, что

систематическое положение влияет не только на абсолютные величины отклонений этих признаков от центра распределения, но на их направленность. Это предположение оказалось легко проверить, используя в корреляционном анализе Мантеля не отклонения от медианы, а нормализованные (нормированные и затем  $\Phi$ -преобразованные) значения морфометрических показателей как таковые (табл. 6).

Таблица 4.

**Связь между отдельными морфометрическими показателями (по отклонениям) и таксономическим родством (корреляция по Мантелю)**

Показатели	Ш/В	Лицевой угол	Вытянутость заднего бедра	Длинноуость
Пол				
Самцы	$r_m = 0,01$ $n = 41$ $p > 0,05$	$r_m = 0,05$ $n = 41$ $p > 0,05$	$r_m = -0,04$ $n = 38$ $p > 0,05$	$r_m = -0,03$ $n = 38$ $p > 0,05$
Самки	<b><math>r_m = 0,27</math></b> <b><math>n = 41</math></b> <b><math>p &lt; 0,001</math></b>	$r_m = -0,06$ $n = 41$ $p > 0,05$	$r_m = -0,01$ $n = 40$ $p > 0,05$	$r_m = -0,04$ $n = 40$ $p > 0,05$

Таблица 5.

**Связь между отдельными цитогенетическими показателями и таксономическим родством (корреляция по Мантелю)**

Число хромосом	Средняя частота хиазм
<b><math>r_m = 0,44</math></b> <b><math>n = 41</math></b> <b><math>p &lt; 0,001</math></b>	<b><math>r_m = 0,19</math></b> <b><math>n = 24</math></b> <b><math>p &lt; 0,01</math></b>

Как можно видеть из сравнения таблиц 4 и 6, при использовании в корреляционном анализе не отклонений от центральной тенденции, а значений морфометрических показателей как таковых (т.е., по сути дела, при учете направленности отклонений) количество признаков, проявляющих статистически значимую положительную корреляционную связь с таксономическим

родством, существенно возросло. В отношении половины исследованных морфометрических показателей у самцов и всех исследованных морфометрических показателей у самок была подтверждена их связь с таксономическим положением видов. Была выявлена также статистически значимая слабая или средней силы положительная корреляционная связь между таксономическим родством видов и обоими исследовавшимися цитогенетическими показателями. Следовательно, можно предположить, что корреляция между морфометрическими и цитогенетическими показателями в какой-то степени является отражением филогенетических отношений между видами, хотя, по-видимому, она определяется также и другими факторами.

Таблица 6.

**Связь между отдельными морфометрическими показателями (по значениям) и таксономическим родством (корреляция по Мантелю)**

Показатели	Ш/В	Лицевой угол	Вытянутость заднего бедра	Длинноусость
Пол				
Самцы	$r_m = 0,03$ $n = 41$ $p > 0,05$	<b><math>r_m = 0,28</math></b> <b><math>n = 41</math></b> <b><math>p &lt; 0,001</math></b>	$r_m = 0,03$ $n = 38$ $p > 0,05$	<b><math>r_m = 0,17</math></b> <b><math>n = 38</math></b> <b><math>p &lt; 0,001</math></b>
Самки	<b><math>r_m = 0,27</math></b> <b><math>n = 41</math></b> <b><math>p &lt; 0,001</math></b>	<b><math>r_m = 0,27</math></b> <b><math>n = 41</math></b> <b><math>p &lt; 0,001</math></b>	<b><math>r_m = 0,22</math></b> <b><math>n = 40</math></b> <b><math>p &lt; 0,001</math></b>	<b><math>r_m = 0,13</math></b> <b><math>n = 40</math></b> <b><math>p &lt; 0,001</math></b>

Таким образом, результаты этого сравнения не позволили ни опровергнуть, ни подтвердить гипотезу новосибирских исследователей. Однако, как представляется, они достаточно убедительно продемонстрировали, что эта гипотеза пока не является в должной мере обоснованной и нуждается в дальнейшей проверке. По-видимому, наиболее целесообразно было бы исследовать в отношении цитогенетических характеристик как можно больше подсемейств, триб и родов саранчовых, особое внимание уделяя морфологически сходным, но таксономически мало родственным друг другу видам.



## Литература

- Бугров А.Г., Высоцкая Л.В., 1988. Частота и локализация хиазм как показатель степени экологической специализации вида на примере саранчовых (Orthoptera, Acrididae) // Ландшафтная экология насекомых. Новосибирск: Наука. С. 56–63.
- Бугров А.Г., Высоцкая Л.В., 1981. Кариологические особенности некоторых саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока // И.В. Стебаев (ред.). Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиоценозами. Сб. научн. тр. Новосибирск. С. 3–12.
- Бугров А.Г., Гусаченко А.М., Высоцкая Л.В., 1987. Сравнительный цитогенетический анализ саранчовых триб Gomphocerini, Chrysochraontini (Orthoptera, Acrididae) // А.И. Черепанов (ред.). Экология и география членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука. С. 32–34.
- Бугров А.Г., Гусаченко А.М., Высоцкая Л.В., 1991. Кариотипы и с-гетерохроматиновые районы саранчовых трибы Gomphocerini (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) фауны СССР // Зоол. журн. Т. 70. № 12. С. 55–63.
- Бугров А.Г., Сергеев М.Г., Высоцкая Л.В., 1993. Филогенетическое положение саранчовых рода *Eremippus* Uv. (Orthoptera, Acrididae). Цитогенетический анализ // Кариосистематика беспозвоночных животных. Сб. научн. тр. Т. 2. СПб. С. 18–20.
- Высоцкая Л.В., 1983. Цитогенетическое исследование видов семейства Acrididae (Orthoptera). Автореф. дисс. канд. биол. н. Новосибирск. 16 с.
- Высоцкая Л.В., 1993. Закономерности эволюционных преобразований кариотипов саранчовых. Автореф. дисс. докт. биол. н. Новосибирск. 48 с.
- Гусаченко А.М., Бугров А.Г., Высоцкая Л.В., 1993. Система внутривидового кариотипического полиморфизма как таксономический признак на примере триб Gomphocerini и Bryodemini (Orthoptera, Acrididae) // Кариосистематика беспозвоночных животных. Сб. научн. тр. Т. 2. СПб. С. 21–23.
- Озерский П.В., 2011. О применимости концепции стабилизирующего отбора к представителям жизненной стратегии эксплерентов // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 11. СПб: Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена. С. 11–27.
- Раменский Л.Г., 1935. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и

экологии // Сов. ботаника. № 4. С. 25–42.

- Раменский Л.Г., 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 620 с.
- Сергеев М.Г., 1986. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. 238 с.
- Стебаев И.В., 1970. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-Западного Алтая // Зоол. Журн. Т. 49. № 3., С. 325–338.
- Стебаев И.В., 1987. Морфоадаптогенез саранчовых и система их жизненных форм // Журн. общ. биол. Т. 48. № 3. С. 626–639.
- Стебаев И.В., Омельченко Л.В., 1981. Общие особенности морфоадаптационных типов, или жизненных форм, саранчовых Южной Сибири и сопредельных территорий // Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиогенезами. Новосибирск: изд-во НГУ. С. 13–39.
- Стебаев И.В., Бугров А.Г., Высоцкая Л.В., 1984. Анализ филогенетических отношений короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Caelifera, Eumastacoidea и Acridioidea) фауны СССР на основании синтеза цитогенетических, таксономических и экологических данных // Журн. общ. биол. Т. 45. № 4. С. 456–471.
- Bugrov A., 1997. Karyotype evolution in Palearctic Podisminae (=Melanoplinae) // Metalepeta. Vol. 17. № 2. P. 23.
- Grime J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. Vol. 111. № 977. P. 1169–1194.
- Mantel N., 1967. The detection of disease clustering and generalized regression approach // Cancer Res. Vol. 27. № 2. P. 209–220.

*P.V. Ozerski*

***To a question about the relationship between the ecological specialization and the cytogenetic features in grasshoppers***

**SUMMARY**

A hypothesis about the close relation between the ecological specialization and the level of the combinative variability in grasshoppers (Acrididae) published at the end of the XX century is tested using Mantel's correlation analysis. It is demonstrated that this hypothesis needs the further examination.