Российский государственный педагогический университет
имени А. И. Герцена

Функциональная морфология,

экология и жизненные циклы животных

Научные труды кафедры зоологии

Выпуск **12**

Санкт-Петербург
2012

Albrecht A. Utbredningen av rätvinger, kackerlackor och tvestjärtar i Östra Fennoskandien (Orthoptera, Blattodea, Dermaptera) // Notulae Entomologicae. 1979. Vol. 59. P. 53—64.

Cederhielm I. Faunae Ingricae Prodromus exhibens methodicam descriptionem Insectorum agri Petropolensis. Lipsiae: Impensis Iohann. Fried. Hartknoch, 1798. 348 p.

Harz K. Orthopterologische Beiträge IV (Schluß) // Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen. 1962. Jg. 11. № 7. S. 65—69.

Podgornaya L. I. Orthoptera of Leningrad Province // Acta Zool. Fennica. 1995. № 199. P. 5—9.

Simmons A. D., Thomas C. D. Changes in dispersal during species' range expansions // The American Naturalist. 2004. Vol. 164. № 3. P. 378—395.

Spungis V. Fauna and ecology of grasshoppers (Orthoptera) in the coastal dune habitats in Ziemupe nature reserve, Latvia // Latvijas Entomologs. 2007. Vol. 44. P. 58—68.

ABOUT SOME INTERESTING FINDS OF ORTHOPTERAN INSECTS IN PSKOV REGION

P. V. Ozerski

Keywords: Orthoptera; Pskov Region; distribution of Orthoptera.

Four rare and interesting species of bush-crickets and three interesting species of locusts and grasshoppers were firstly collected in Ostrov district (W Pskov Region, NW Russia). Possible causes of their expansion into new territories are discussed.

УДК 595.727+595.728+591.572.8+59.018+575.174.015.3+574.38+591.5

О ПЕРСПЕКТИВАХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОКРАСКИ В КЛАССИФИКАЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

П. В. Озерский

Ключевые слова: прямокрылые; полиморфизм окраски; жизненные формы.

Прямокрылые насекомые (Orthoptera) с начала XX века являются традиционным объектом экологических исследований. Целый ряд публикаций отечественных и зарубежных авторов (Morse, 1904, 1907; Uvarov, 1938, 1943; Бей-Биенко, 1948, 1950а,б; Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Правдин, 1978; Стебаев, 1970, 1987; Стебаев, Омельченко, 1981; Горохов, 1979, 1983; Стороженко, 1982; Черняховский, 1970) посвящен классификации их жизненных форм, в других же (Правдин, Мищенко, 1980) с использованием ранее разработанных систем осуществлялись попытки использования спектров жизненных форм в характеристике региональных экофаун. Тем не менее, систему жизненных форм прямокрылых нельзя считать завершенной. В настоящее время остается нерешенным целый ряд проблем, относящихся к принципам построения системы и выбору диагностических признаков жизненных форм.

Как ни странно, разногласия имеются даже в отношении самого объекта классификации жизненных форм. В более ранних публикациях (до 70-х—80-х годов)

этот объект прямо не назывался, хотя из контекста работ можно понять, что таковым полагался вид. При этом фактически в большинстве случаев в классификациях использовались исключительно признаки имаго. Впервые же вопрос об объекте классификации жизненных форм был поставлен в работе А. В. Горохова (1983), где таковым был объявлен семафоронт — индивидуум, находящийся на определенной стадии онтогенеза. Вместе с тем, практика разработки систем жизненных форм прямокрылых, как до, так и после указанной публикации Горохова, далеко не всегда согласовывалась с этой точкой зрения. Так, в целом ряде работ разных авторов (Стебаев, 1970, 1987; Стебаев, Омельченко, 1981; Горохов, 1979; Стороженко, 1982) при выделении групп жизненных форм использовались так называемые «линии полового диморфизма» — отрезки, соединявшие «точку самца» и «точку самки» на графиках, по осям которых откладывались значения морфометрических показателей. При этом в характеристиках жизненных форм учитывались не только координаты концов отрезка как таковые, но и положение «точки самца» и «точки самки» друг относительно друга. Поскольку «линия полового диморфизма» содержит данные, относящиеся, по меньшей мере, к двум морфологически различным особям, очевидно, что при таком подходе объектом классификации не может считаться ни семафоронт, ни особь. Более того, логически развивая этот подход, принципиально возможно перейти от «линий полового диморфизма» к более сложным графам, включающим в себя, помимо характеристик взрослых самцов и самок, также характеристики личинок разных возрастов (следует заметить, что у прямокрылых, помимо экологических различий, отражающихся в морфологии, между самцами и самками, распространены также и аналогичные различия между личинками и имаго).

На мой взгляд, описанная проблема относится не только к прямокрылым, она носит гораздо более общий характер. Ее истоки можно проследить с самого начала формирования концепции жизненной формы, которое происходило не в зоологических, а в ботанических работах. Центральный вопрос, породивший эту проблему, состоит в следующем: следует ли считать жизненную форму чем-то неизменным или же рассматривать как процесс, происходящий во времени и сопровождающийся изменением фенотипа. Выбор первого из ответов закономерно приводит к представлению о последовательных сменах жизненных форм организма в ходе его онтогенеза. Из числа ботаников такие смены признавал, например, И. Г. Серебряков (1962). Еще более распространенной эта точка зрения оказалась среди зоологов (Friederichs, 1930; Remane, 1944; Северцов 1951; Мазохин-Поршняков, 1954; Правдин, 1978; Алеев, 1986), что, несомненно, следует связывать с широкой распространенностью именно в животном царстве явления метаморфоза, сопровождающегося сменой образа жизни и характера экологических связей организма. Очевидно, что такой подход легко распространим также на экологически различающиеся поколения в сложных жизненных циклах, на самцов и самок при наличии экологически значимого полового диморфизма и на другие подобные внутрипопуляционные группы, названные Г. Хитвоулом (Heatwole, 1989) эконами. Тем не ме-

нее, принятие такой трактовки жизненной формы порождает ряд серьезных проблем. Прежде всего, оно делает невозможным выстраивание тесной связи между двумя понятиями, «жизненная форма» и «экологическая ниша» (как, например, это делалось в работах С. А. Северцова (1937, 1941), поскольку последнюю принято связывать с видом (Hutchinson, 1957; Chase, Leibold, 2003) или с популяцией (Пианка, 1981; Федоров, Гильманов, 1980; Яблоков, 1987), но не с отдельными стадиями развития, поколениями сложного жизненного цикла или формами полиморфного вида. Прямым следствием этого обстоятельства является невозможность полноценного и последовательного использования «спектров жизненных форм» для сравнительного анализа сколь-либо масштабных экосистем (это при том, что, например, К. Раункиер (Raunkiaer, 1934) предлагал использовать их для подразделения суши на фитоклиматические регионы). Кроме того, закономерную связь между разными «жизненными формами» в рамках одной и той же популяции игнорировать невозможно, и это обстоятельство приводило к введению дополнительных понятий, таких, как «биологический тип» (Мазохин-Поршняков, 1954) и «экоморфологический цикл» (Алеев, 1986), выступавших своеобразными «надстройками» над «жизненными формами».

Второй подход, рассматривающий жизненную форму как динамическое явление, единое для всех стадий онтогенеза организма, более характерен для ботанических работ и восходит ко взглядам Э. Варминга (Warming, 1908). Из более поздних авторов, ему следовал, например, Е. Л. Нухимовский (1973, 1997). По моему мнению, именно подобные трактовки жизненной формы, несмотря на их кажущуюся громоздкость, позволяют наилучшим образом связать между собой это понятие с понятием экологической ниши. При этом необходимость учета внутрипопуляционных экологических различий, имеющихся не только между особями, находящимися на разных стадиях онтогенеза, но и между представителями разных поколений в сложных жизненных циклах и разных форм в рамках полиморфизма, привела меня к выводу о целесообразности переноса понятия с «жизненная форма» с отдельных организмов (особей) на популяции в целом. Из этих соображений мною (Озерский, 2010) была выдвинута концепция популяционного метафенотипа как системы взаимодействующих фенотипов особей, обусловленной популяционном генофондом и средой обитания (стацией). В одной из последующих публикаций (Озерский и др., 2011) на основе понятия «метафенотип» мною было предложено новое определение жизненной формы как комплекса свойств популяции, обуславливающего ее экологическую нишу; при этом предлагалось различать фундаментальные (обусловленные только генофондом) и реализованные (обусловленные генофондом и стацией) жизненные формы.

Представляется достаточно очевидным, что в экологических классификациях прямокрылых элементы такого «надорганизменного», «метафенотипического» подхода прослеживаются, по крайней мере, начиная с работы И. В. Стебаева (1970). Подобным элементом, безусловно, является использование обсуждавшихся выше «линий полового диморфизма». Вместе с тем, половой диморфизм пред-

ставляет собой лишь одно из проявлений такого многогранного явления, как полиморфизм у прямокрылых насекомых. Помимо него, безусловного внимания (и учета в классификациях и характеристиках жизненных форм) заслуживает, по моему мнению, полиморфизм окраски.

Нельзя сказать, что явление полиморфизма окраски до сих пор полностью игнорировалось в экологических исследованиях прямокрылых. Однако оно использовалось в исследованиях структуры популяций, взаимосвязи между ней и условиями обитания (Gill, 1979; Hamrick, Hamrick, 1989), но не в описании жизненных форм. В то же время, опыт полевой работы с прямокрылыми однозначно свидетельствует о том, что представители разных жизненных форм имеют разные закономерности в представленности тех или иных типов окраски тела в локальных популяциях. Так, особи с преобладанием зеленого цвета явно господствуют у многих хортобионтных видов, у видов с переходным фитофильно-геофильным образом жизни такая окраска встречается существенно реже, а для открытых геофилов она не характерна. В то же время, количественных оценок взаимосвязи между жизненной формой и частотой встречаемости тех или иных вариантов окраски до сих пор, по-видимому, никто не осуществлял.

Исходя из этих соображений, мною начаты количественные исследования встречаемости разных вариантов криптической окраски у прямокрылых разных жизненных форм. Предварительные исследования, проведенные мною совместно со студентами РГПУ им. А. И. Герцена В. А. Басыгысовым и И. А. Богомоловой на высоко полиморфных видах прямокрылых (*Decticus verrucivorus* (L.), *Omocestus viridulus* (L.), *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.)), показали большую сложность интерпретации полученных результатов, поэтому было принято решение начать более подробные исследования в этом направлении с использованием видов, для которых характерно малое количество цветовых форм, хорошо различимых в полевых условиях. В условиях Северо-Запада России таким требованиям вполне удовлетворяют два вида прямокрылых — представитель кузнечиковых (Tettigoniidae) короткокрылый скачок (*Metrioptera brachyptera* (L.)) и представитель саранчовых (Acrididae) краснобрюхая травянка (*Omocestus haemorrhoidalis* (Charp.)). Обоим этим видам свойственны два варианта окраски, один из которых характеризуется зеленым цветом верха переднеспинки и надкрылий, другой же — бурым (у *M. brachyptera*) или серым (у *O. haemorrhoidalis*).

В конце августа 2012 г. мною были произведены полевые учеты особей этих двух видов на территории Островского района Псковской области (между деревнями Воронцово и Врев). Для каждой обнаруженной особи определялись тип окраски и пол. Всего было учтено 55 особей короткокрылого скачка (из них 19 самцов и 36 самок) и 195 особей краснобрюхой травянки (из них 115 самцов и 80 самок). Для самцов и самок вместе, а также для каждого пола по отдельности определялась доля особей, имеющих зеленые верх переднеспинки и надкрылья:

$$p_з = N_з / N,$$

где $p_з$ — доля особей с зелеными элементами окраски (верхом переднеспинки и

надкрылий); $N_з$ — количество обнаруженных особей с зелеными элементами окраски; N — общее количество обнаруженных особей. Полученные доли сравнивались с соотношением 1:1 по критерию хи-квадрат и друг с другом по методу Фишера (Зайцев, 1984).

Из всех учтенных особей короткокрылого скачка зеленую окраску верха переднеспинки и надкрылий имели 18 самцов и 31 самка, из всех учтенных особей краснобрюхой травянки — 9 самцов и 12 самок. У обоих видов соотношение между встречаемостью двух цветовых форм статистически значимо отличалось от 1:1, как при рассмотрении самцов и самок по отдельности, так и для обоих полов вместе ($p < 0{,}01$). Статистически значимых внутривидовых половых различий между долями особей с зелеными элементами окраски выявлено не было ($p > 0{,}05$). В то же время, доли таких особей значимо различались при сравнении между собой двух видов ($p < 0{,}001$), как по обоим полам вместе, так и по каждому полу в отдельности. В целом, можно сказать, что у *M. brachyptera* отчетливо преобладали особи с зелеными элементами в окраске, а у *O. haemorrhoidalis* — особи без зеленого.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что сходство характера полиморфизма на качественном уровне (в данном случае оно состоит в существовании у обоих исследовавшихся видов двух четко обособленных цветовых форм, с зеленым и с не-зеленым верхом) может сопровождаться отчетливыми количественными различиями. Природа этих различий в данном случае пока остается неизвестной: речь может идти и об устойчивых частотах аллелей (проявлении закона Харди—Вайнберга), различающихся у разных видов[1], и о модификационной изменчивости, и о дифференциальной гибели особей с разной окраской к концу теплого сезона. Остается также неизученной у обоих видов географическая (межпопуляционная) изменчивость соотношения между встречаемостью двух цветовых форм. Несмотря на это, полученные данные убедительно свидетельствуют о целесообразности изучения изменчивости окраски прямокрылых и о перспективности использования соотношений между встречаемостью разных цветовых форм в описании и классификации жизненных форм этих насекомых.

ЛИТЕРАТУРА

Алеев Ю. Г., 1986. Экоморфология. Киев: Наукова думка. 424 с.

Бей-Биенко Г. Я., 1948. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые — Dermaptera // Животный мир СССР. Т. 2. Зона пустынь. М.—Л.: изд-во АН СССР. С. 270—291.

Бей-Биенко Г. Я., 1950а. Прямокрылые — Orthoptera, кожистокрылые — Dermaptera // Животный мир СССР. Т. 3. Зона степей. М.—Л.: изд-во АН СССР. С. 379—424.

Бей-Биенко Г. Я., 1950б. Фауна прямокрылых насекомых (Orthoptera) пустынь Средней

1 Наследственная, аллельная природа изменчивости элементов окраски доказана для родственного краснобрюхой травянке вида саранчовых — обыкновенного конька *Chorthippus brunneus* (Thunb.) (Gill, 1991).

Азии и задачи ее изучения // Пустыни СССР и их освоение. М.—Л.: изд-во АН СССР. С. 130—139.

Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л., 1951. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Т. 1. М. —Л.: изд-во АН СССР. 378 с.

Горохов А. В., 1979. Жизненные формы сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) Средней Азии // Экологическое обозрение. Т. 5. № 3. С. 506—521.

Горохов А. В., 1983. Жизненные формы сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) Дальнего Востока СССР // Научные доклады высшей школы. Биол. Науки. № 1. С. 49—56.

Зайцев Г. Н., 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 424 с.

Мазохин-Поршняков Г. А., 1954. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera) // Зоол. журн. Т. 33. № 4. С. 822—840.

Нухимовский Е. Л., 1973. О понятии «жизненная форма» // Майсурадзе Н. И. (ред.). Интродукция новых лекарственных растений. Сб. научн. работ. Вып. 5. М.: ВНИИ лекарственных растений. С. 222—232.

Нухимовский Е. Л., 1997. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра. 630 с.

Озерский П. В., 2010. Метафенотип популяции как структурно-функциональное отражение ее экологической ниши // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 10. СПб.: Тесса. С. 15—29.

Озерский П. В., Боброва Т. В., Кузнецова Л. С., 2011. К вопросу о функциональном значении угла наклона лба у саранчовых разных жизненных форм: постановка проблемы и проверка одной из гипотез // Известия Российского государственного педагогического университета имени А. И. Герцена. № 141. С. 124—131.

Пианка Э., 1981. Эволюционная экология М.: Мир. 398 с.

Правдин Ф. Н., 1978. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды. М.: Наука. 272 с.

Правдин Ф. Н., Мищенко Л. Л., 1980. Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии. М.: Наука. 156 с.

Северцов С. А., 1937. Дарвинизм и экология // Зоологический журн. Т. 16. № 4. С. 591—613.

Северцов С. А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л.: изд-во АН СССР. 316 с.

Северцов С. А., 1951. О конгруэнциях и понятии целостности вида // Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Т. 1. М.: изд-во АН СССР. С. 30—57.

Серебряков И. Г., 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 380 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 агробиогеоценозами. Новосибирск: изд-во НГУ. С. 13—39.

Стороженко С. Ю., 1982. Жизненные формы кузнечиковых и ложнокузнечиковых

(Orthoptera: Tettigonioidea; Gryllacridoidea) Дальнего Востока СССР // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 9. С. 40—52.

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г., 1980. Экология. М.: Изд-во Московского гос. ун-та. 464 с.

Черняховский М. Е., 1970. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых // Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина. № 394. С 47—63.

Яблоков А. В., 1987. Популяционная биология. М.: Высш. Школа. 303 с.

Chase J. M, Leibold M. A., 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago Press. 221 p.

Friederichs K., 1930. Die Grundlagen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwissenschaftlichen Zoologie, insbesondere Entomologie. Erster Band: Ökologischer Teil. Berlin: P. Parey. 430 S.

Gill P., 1981. The genetics of colour-patterns in the grasshopper *Chorthippus brunneus* // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 16. № 3. P. 213—259.

Gill P. D., 1979. Colour-pattern variation in relation to habitat in the grasshopper *Chorthippus brunneus* (Thunberg) // Ecological Entomology. Vol. 4. № 3. P. 249—257.

Hamrick K. J., Hamrick J. L., 1989. Genetic variation within and among populations of an alpine grasshopper, *Aeropedellus clavatus* // Journal of Heredity. Vol. 80. № 3. P. 186—192.

Heatwole H., 1989. The concept of the econe, a fundamental ecological unit // Trop. Ecol. Vol. 30. № 1. P. 13—19.

Hutchinson G. E., 1957. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. Vol. 22. P. 415—427.

Morse A. P., 1904. Researches on North American Acrididae. Carnegie Inst. Washington publication № 18. Washington: W. F. Roberts. 55 p.

Morse A. P., 1907. Further researches on North American Acrididae. Carnegie Inst. Washington publication № 68. Washington: Wilkens-Sheiry. 54 p.

Raunkiaer C., 1934. The life forms of plants and statistical plant geography being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford: The Clarendon Press. 648 p.

Remane A., 1944. Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie // Biologia Generalis. Bd. 17. S. 164—182.

Uvarov B. P., 1938. Ecological and biogeographical relations of eremian Acrididae // Soc. de Biogeogr. Vol. 6. P. 231—273.

Uvarov B. P., 1943 Orthoptera of the Siwa Oases // Proc. Linn. Soc. Lond. Vol. 155. № 1. P. 8—30.

Warming E., 1908. Om planterigets livsformer. Kjøbenhavn: G. E. C. Gad. 86 h.

ABOUT PERSPECTIVES OF USE OF COLOUR VARIABILITY IN CLASSIFICATION OF LIFE FORMS OF ORTHOPTERAN INSECTS

P. V. Ozerski

Keywords: Orthoptera; colour polymorphism; life forms.

Colour variability in two populations of a bush-cricket *Metrioptera brachyptera* and a grasshopper *Omocestus haemorrhoidalis* was investigated. Both species demonstrated a presence of two colour forms, with green and with non-green pronotum and parts of forewings. Nevertheless, a quantitative study of colour variability in these species demonstrated significant differences between them. A significance of these differences for life form theory is discussed.