

Анализ изменчивости рисунка надкрылий *Nicrophorus vespilloides* (Coleoptera, Silphidae) с помощью программы Q-GIS

An analysis of the *Nicrophorus vespilloides* (Coleoptera, Silphidae) elytra pattern variability using Q-GIS

О.А. Толстогузова, С.Н. Лябзина
O.A. Tolstoguzova, S.N. Lyabzina

Петрозаводский государственный университет, пр. Ленина 33, Петрозаводск 185000 Россия. E-mail: olga.tukacheva.91@mail.ru; slyabzina@petrsu.ru
Petrozavodsk State University, Lenina Ave. 33, Petrozavodsk 185000 Russia.

Ключевые слова: *Nicrophorus vespilloides*, жук-могильщик, рисунок надкрылий, непрерывная изменчивость.

Key words: *Nicrophorus vespilloides*, burying beetle, elytra pattern, continuous variability.

Резюме. С использованием программы Quantum GIS 2.2.0 выполнен анализ морфологической изменчивости рисунка надкрылий жука-могильщика чернобулавого, *Nicrophorus vespilloides* из с. Кончезеро (Карелия). Выявлена одна форма рисунка, состоящая из нескольких переходных вариаций. Распределение значений доли тёмных участков соответствует нормальному ($\chi^2 = 6,29, df = 3, p = 0,05$). Установлено, что пятна центральной черной полосы более изменчивы, чем перемычки.

Abstract. Burying beetles are necrophages, using small mammal corpses for their nutrition. They are brightly coloured, with three black and two orange stripes. The morphological variability of the elytra pattern of *Nicrophorus vespilloides*, a typical species for the republic of Karelia, was investigated using Quantum GIS 2.2.0 program. Although only one form of elytra pattern was found, it has several transitional variants with different proportions of dark areas. The distribution of dark area parts is normal ($\chi^2 = 6.29, df = 3, p = 0.05$), but the spots of the central black stripe are more variable than the connection lines between them.

Введение

Могильщик чернобулавый (*Nicrophorus vespilloides* (Hbst, 1807)) — обычный вид для республики Карелия, встречается в течение всего вегетационного периода, многочислен в лесных биоценозах [Лябзина, Узенбаев, 2013 (Lyabzina, Uzenbaev, 2013)]. Представители вида используют трупы мелких животных для питания будущего потомства. Самка и самец закапывают падаль в почву, где происходит развитие преимагинальных стадий. Окраска жуков чёрная с двумя оранжевыми перевязями (рис. 1). Рисунок складывается из пятен, соединённых между собой перемычками.

На сегодняшний день накоплены обширные литературные данные по изучению фенетической структуры популяций жесткокрылых. Эта информа-

ция важна в палеонтологических и микроэволюционных исследованиях [Яблоков, Ларина, 1985 (Yablokov, Larina, 1985)], в выявлении границ и сходств между популяциями [Новоженков, 1982 (Novozhenov, 1982)], в изучении антропогенной нагрузки на природные экосистемы [Батлутская, 2003 (Batlutskaya, 2003); Левых, Пузынина, 2013 (Levyh, Puzynina, 2013)], в решении практических задач сельского хозяйства [Белякова, Балужева, 2009 (Belyakova, Baluzheva, 2009)].

Морфологическую изменчивость покровов жуков исследуют по рисунку элитр [Негробов, 2010 (Negrobov, 2010)], иногда также рассматривают переднеспинку [Паутова, Пак, 2012 (Pautova, Pak, 2012)]. По изучению окраски жуков-могильщиков известны труды Erna Pukowski [1933] и И.Е. Трофимова [2008 (Trofimov, 2008)]. Обе работы основываются на



Рис. 1. Внешний вид имаго *Nicrophorus vespilloides*.
Fig. 1. General view of *Nicrophorus vespilloides* imago.

визуальном анализе структурных элементов рисунка: количество, величина и расположение пятен и перемычек.

Целью данной работы является изучение морфологической изменчивости рисунка могильщика чернобулавого с помощью программы Quantum GIS 2.2.0-Valmiera.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили сборы, проведённые на территории биологической станции Петрозаводского государственного университета (с. Кончезеро, Кондопожский р-н, 62°06' с.ш., 34°00' в.д.) в июне–июле 2013 и 2015 г. Для отлова жуков использовались почвенные ловушки с трупными приманками мелких позвоночных животных (птица, рыба, мелкие млекопитающие), массой от 20 до 390 г. Приманки были размещены в сосняке зеленомошном на расстоянии не менее 50 метров друг от друга. Сбор материала проводился ежедневно, всего собрано 127 особей.

В лаборатории пойманных жуков фотографировали 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.

Полученные растровые снимки внедряли в среду Quantum GIS 2.2.0-Valmiera по условным контрольным точкам. Путём ректификации «подгоняли» фотографии к единому контуру надкрылий. Метод ректификации (геометрической коррекции) позволяет исправлять пространственные искажения на снимках: информация о расположении пикселей образцового изображения используется для изменения позиций пикселей других снимков [Коросов, 2005 (Korosov, 2005)].

Дальнейшая обработка материала проводилась по правому надкрылью. Для каждой особи была найдена общая площадь надкрылья, вручную обрисованы участки тёмного цвета как векторный регион в одном общем векторном слое, рассчитана их площадь и доля (%) от общей площади надкрылья.

Анализ полученных значений проводили в среде Microsoft Excel. Для графического отображения полученных результатов весь диапазон изменчивости изучаемого признака был разбит на классы. Количество классов определяли по эмпирической формуле:

$K = 1 + 3,32 \cdot \lg(n)$, где n — объём выборки [Ивантер, Коросов, 2011 (Ivanter, Korosov, 2011)].

Оценку нормальности проводили с использованием критерия Пирсона, χ^2 .

Для изучения изменчивости отдельных элементов рисунка были проведены измерения в четырёх, заранее выбранных участках общего контура надкрылья (рис. 2). При едином масштабе, промерены расстояния (мм) от контура с наименьшей изменчивостью (условно принят за «точку отсчёта») до всех остальных контуров в данном участке. Статистическое оценивание полученных значений проводили с помощью метода описательной статистики в среде Microsoft Excel. Для попарного сравнения выборок использовали критерий Фишера (F).

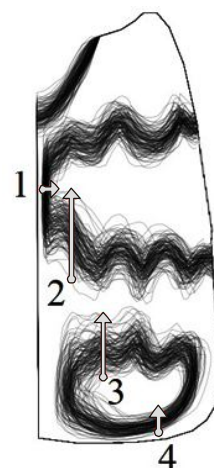


Рис. 2. Сравнимые участки общего контура рисунка надкрылий *Nicrophorus vespilloides*: 1, 4 — слабо варьирующие, 2, 3 — сильно варьирующие элементы рисунка.

Fig. 2. Compared areas of *Nicrophorus vespilloides* elytra pattern: 1, 4 are slightly varying areas, 2, 3 are highly variable elements of the elytra pattern.

Таблица 1. Статистическая оценка изменчивости отдельных элементов рисунка
Table 1. Statistic evaluation of variability of elytra pattern individual elements

Показатель	Перемычка (участок 1)	Пятно (участок 2)	Пятно (участок 3)	Перемычка (участок 4)
Среднее арифметическое	8,7	95,2	50,8	21,5
Стандартное отклонение	4,47	31,30	25,96	9,67
Дисперсия выборки	20,02	979,46	673,78	93,59
Медиана	8	94,5	48	20
Мода	10	109	64	19
Объём выборки	126			
Критерий Фишера, F	48,92		7,20	
$F(0,05; 125; 125)$	1,34			

Результаты и обсуждение

На основе статистических данных, выявлена высокая изменчивость центральных элементов рисунка (участок 2 и 3). Слабо варьируют перемычки по нижнему краю (участок 4) и шву надкрылий (участок 1). Достоверность отличий подтверждают значения критерия Фишера (F) (табл. 1). Отмечено, что с увеличением площади тёмных участков расстояние между пятнами второй чёрной полосы постепенно уменьшается. Похожая закономерность выявлена в популяции жука могильщика-исследователя (*N. investigator* (Zett., 1824)) из г. Петрозаводск [Толстогузова, Лябзина, 2015 (Tolstoguzova, Lyabzina, 2015)]. Вероятно, разница в изменчивости элементов рисунка объясняется заполнением пигментом, в первую очередь, центров меланизации — пятен, а уже затем — перемычек [Васильев, 1988 (Vasil'ev, 1988)].

А.Ю. Утевский [2010 (Utevskii et al., 2010)] при изучении окраски медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* L. объяснял неодинаковую изменчивость отдельных элементов рисунка географической изоляцией сравниваемых популяций. Представители близкорасположенных популяций имели наибольшее сходство в рисунке. В своей работе Л.Ю. Русина и др. [2005 (Rusina et al., 2005)] также связали изменчивость окраски 1-го тергита брюшка осы *Polistes gallicus* L. с географическим расстоянием между выборками. Е.Н. Хорольская с соавторами [2006 (Hogol'skaya et al., 2006)] составила каталог вариаций переднеспинки клопа-солдатика *Pyrrhocorus apterus* L., основываясь на высокой изменчивости одного из элементов рисунка.

Распределение значений доли тёмных участков могильщика чернобулавого соответствует нормальному ($\chi^2 = 6,29$, $df = 3$, $p = 0,05$). Гистограмма отображает непрерывную изменчивость исследуемого признака (рис. 3).

Доля тёмных участков варьирует от 49 до 71 %. Сравнительно небольшая изменчивость популяции могильщика чернобулавого и отсутствие рисунков, «выпадающих» из непрерывного вариационного ряда, может указывать на невысокую антропогенную нагрузку в районе исследования [Ерёмина, 1985 (Eryomina, 1985)]. Это предположение подтверждается наличием aberrантной формы в городской популяции могильщика-исследователя, где антропогенное воздействие должно быть выше [Толстогузова, Лябзина, 2015 (Tolstoguzova, Lyabzina, 2015)]. Смещение максимума числа особей в сторону с большей долей тёмных участков, вероятно, может прогнозировать увеличение количества более тёмных жуков в последующие годы.

Окраска могильщиков плавно изменяется от более светлой до почти полностью тёмной (рис. 4). Выделено два редких и пять типичных вариантов надкрылий.

По характеру рисунка часто встречаемые варианты мало отличаются друг от друга, имеют харак-

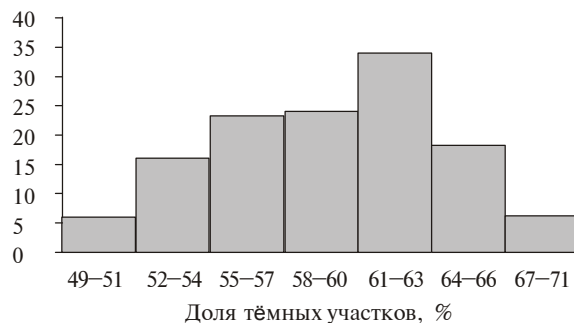


Рис. 3. Гистограмма распределения доли тёмных участков у *Nicrophorus vespilloides*.

Fig. 3. Frequency distribution histogram of *Nicrophorus vespilloides* elytra dark areas.

терный чёрный рисунок: узкая кайма по нижнему боковому краю и шву надкрылий и три поперечные перевязи — у основания, посередине и на вершине, доля тёмных участков — 52–66 %, частота встречаемости — 90 %. Крайние варианты отличаются невысокой долей чёрных участков — 49–51 % или, наоборот, очень тёмным рисунком надкрылий — 67–71 %, частота встречаемости каждой — 5 % (табл. 2).

Факторы, определяющие изменчивость окраски жуков-могильщиков, пока неясны. В своей работе Франсиско Айала и Джон Кайгер [1988 (Ayala, Kiger, 1988)] пишут, что непрерывная изменчивость обусловлена отчасти влиянием внешней среды, а отчасти генетическими различиями, которые наследуются подобно другим генам. Генотип определяет спектр возможностей развития признака, а их реализацию — условия, в которых происходит развитие организма [Марков, 2010 (Markov, 2010)]. Температура является одним из важных факторов, вызывающих изменения окраски. Обычно при высокой температуре общий тон окраски светлеет, а при низкой — темнеет [Шовен, 1953 (Chauvin, 1953)]. Так, например, гусеницы капустной совки *Mamestra brassicae* L. становятся более тёмными при воздействии низких температур [Goulson, 1994]. С.К. Холин [1988 (Holin, 1988)] наблюдал увеличение числа тёмных особей коровки *Harmonia axyridis* Pall. в районах с высокой влажностью.

Наличие в популяции нескольких переходных вариаций делает её более устойчивой к воздействию внешней среды. При изменении давления отбора популяция сможет быстро изменить свою структуру и приспособиться к новым условиям обитания [Новоженков, 1980 (Novozhenov, 1980)].

Заключение

Таким образом, для популяции могильщика чернобулавого из с. Кончезеро выделено семь вариантов рисунка надкрылий. Часто встречаемые варианты (90 % случаев) характеризуются чётко

Таблица 2. Характеристика выделенных рисунков надкрылий *Nicrophorus vespilloides*
Table 2. Characteristics of *Nicrophorus vespilloides* selected elytra patterns

Характеристики рисунка	Рисунок 1	Рисунки 2–6	Рисунок 7
Описание	Площадь светлых и тёмных участков одинакова, пятна средней тёмной полосы небольшие, легко отличимы, перемычки тонкие	Часто встречаемые варианты. Окраска надкрылий более тёмная. По мере увеличения доли чёрных участков, размер пятен второй чёрной полосы постепенно увеличивается, а перемычки — уменьшаются	Рисунок очень тёмный, сильно увеличивается меланизация вблизи шва надкрылий
Доля тёмных участков, %	49–51	52–66	67–71
Количество особей	6	115	6
Частота встречаемости, %	5	90	5

выраженным чёрным рисунком, доля тёмных участков — 52–66 %. Редкие варианты либо очень светлые, со слабо выраженным чёрным рисунком — 49–51 %, либо, наоборот, очень тёмные — 67–71 %.

Установлено, что изменчивость пятен рисунка достоверно выше изменчивости перемычек по нижнему краю и шву надкрылий, что может быть связано с порядком заполнения пигментом элементов рисунка.

Благодарности

Статья подготовлена к публикации по итогам проведения IV школы по почвенной зоологии и экологии для молодых учёных (грант РФФИ № 15-34-10305 мол-г).

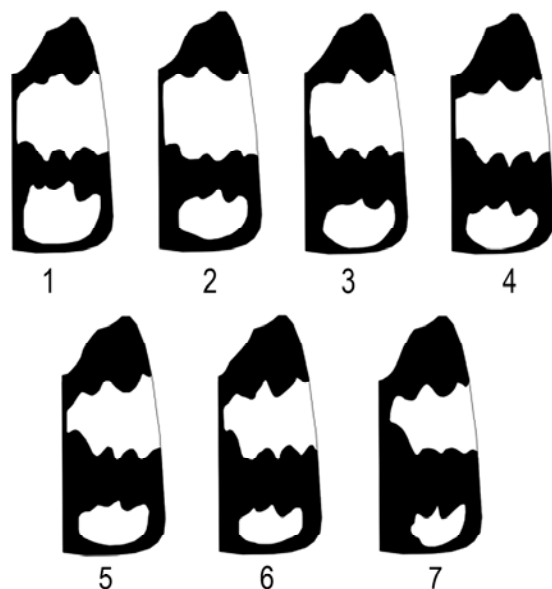


Рис. 4. Варианты рисунка надкрылий *Nicrophorus vespilloides*, расположенные в порядке увеличения тёмных участков: 1, 7 — редкие варианты рисунка; 2–6 — часто встречаемые варианты рисунка.

Fig. 4. Variations of the *Nicrophorus vespilloides* elytra pattern, arranged in order of dark areas increasing: 1, 7 — rare variants of elytra pattern; 2–6 — typical variants of elytra pattern.

Литература

- Ayala F., Kiger J. 1988. [Modern genetics]. Vol.3. Moscow: Mir. 332 p. [In Russian].
- Batlutskaya I.V. 2003. [Variability of elements melanistic of figure of covers *Pyrrhocoris apterus* L. in an estimation of anthropogenous influence] // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk. Vol.5. No.2. P.350–354. [In Russian].
- Belyakova N.A., Balueva E.N. 2009. [Food preferences of the lady bird *Harmonia axyridis* Pall. and prospects for its use in biological plant protection] // Doklady Rossiiskoi Akademii sel'sko-hozyaistvennyh nauk. No.5. P.30–32. [In Russian].
- Chauvin R. 1953. [Insect Physiology]. Moscow: Izdatelstvo Inostrannoi literatury. 494 p. [In Russian].
- Eryomina I.V. 1985. [Implementation of the phene pool as a means of identification of intraspecific variation and microevolution population status] // Fenetika populyatsii. Moscow: AN SSSR. P.9–12. [In Russian].
- Goulson D. 1994. Determination of larval melanisation in the cabbage moth, *Mamestra brassicae*, and the role of melanism in thermoregulation // Heredity. 73. P. 471–479.
- Holin S.K. 1988. [Phenotypic variability of *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) in the Primorsky territory at the geographical and chronological aspects] // Rol' nasekomyh v biotsenozah Dal'nego Vostoka. Vladivostok: DVO AN SSSR. P.106–116. [In Russian].
- Horol'skaya E.N. et al. 2006. [Variability of *Pyrrhocoris apterus* L. melanized pronotal pattern] // Nauchnye vedomosti. No.4. P.186–189. [In Russian].
- Ivanter E.V., Korosov A.V. 2011. [Introduction to quantitative biology: textbook for students]. Petrozavodsk: PetrGU. 302 p. [In Russian].
- Korosov A.V., Korosov A.A. 2005. [Techniques of GIS]. Petrozavodsk: PetrGU. 188 p. [In Russian].
- Levyh A.Yu., Puzynina G.G. 2013. [Phenetic analysis of animal populations in conditions of urboecosystem] // Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. No.6. P.87–95. [In Russian].
- Lyabzina S.N., Uzenbaev S.D. 2013. [Ecology of carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Karelia] // Uchyonye zapiski PetrGU. No.2. P.27–31. [In Russian].
- Markov A.V. 2010. [A birth of complexity. Evolutionary biology today: unexpected discoveries and new questions]. Moscow: Astrel'. 527 p. [In Russian].
- Negrobov S.O. 2010. [Aberration variability elytra pattern of genus *Agrilinus* (Aphidiidae, Coleoptera) in the Central Chernozem] // Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Vol.21. No.13. P.69–72. [In Russian].
- Novozhenov Yu.I. 1980. [Polymorphism and continuous variability in populations of insects] // Zhurnal obshchei biologii. Vol.41. No.5. P.668–679. [In Russian].
- Novozhenov Yu.I. 1982. [Geographical variability and population structure of the species] // Fenetika populyatsii. M.: Nauka. P.78–90. [In Russian].

- Pautova N.G., Pak I.V. 2012. [Estimation of polymorphism regarding a pattern of anterior back and elytrons with colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) habitating in Tyumen oblast] // Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya. No.12. P.104–107. [In Russian].
- Pukowski E. 1933. Okologische untersuchungen an *Necrophorus* F. // Zeitschrift für Morphologie und Oekologie der Tiere. Vol.27. No.3. P.518–586.
- Rusina L.Yu., Firman L.A., Skorokhod O.V., Gilev A.V. 2005. [Geographic and chronographic variations of coloration in population of *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera, Vespidae)] // Kavkazskii entomologicheskii byulleten'. Vol.1. No.2. P.179–188. [In Russian].
- Tolstoguzova O.A., Lyabzina S.N. 2015. [Morphological elytra pattern variability of *Nicrophorus investigator* (Coleoptera, Silphidae)] // Printsipy ekologii. P.29–37. [In Russian].
- Trofimov I.E. 2008. [Some results of the population-phenetic analysis of *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) from a Kaluga urban pinery] // Zoologicheskyy zhurnal. Vol.87. No.6. P.658–664. [In Russian].
- Utevskaia A.Yu. et al. 2010. [Polymorphism of the coloration pattern in the medicinal leech *Hirudo medicinalis* (Clitellata, Hirudinida)] // Vestnik Har'kovskogo natsional'nogo universiteta imeni V.N. Karazina. No.11. P.139–147. [In Russian].
- Vasil'ev A.G. 1988. [Epigenetic variability: non-metric thresholds signs, phenes and their compositions] // Fenetika prirodnykh populyatsii. M.: Nauka. P.158–169. [In Russian].
- Yablokov A.V., Larina N.I. 1985. [Introduction to population phenetics. A new approach to the study of natural populations] // M.: Vysshaya shkola. 159 p. [In Russian].

Поступила в редакцию 12.10.2015