

**МБОУ «ГИМНАЗИЯ № 28» ВАХИТОВСКОГО РАЙОНА Г. КАЗАНИ
РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН**

Всероссийский конкурс Юных исследователей окружающей среды

Номинация: Зоология и экология беспозвоночных животных

**на тему: ЗАВИСИМАЯ ОТ ПОЛА ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ
ЖУЖЕЛИЦ АЛЕКСЕЕВСКОГО И ЧИСТОПОЛЬСКОГО РАЙОНОВ
РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН**

Работу выполнила ученица 10 класса Шайбеян
Мария Аршавировна

Руководитель: Гатиятова Алсу Гумаровна –
учитель биологии и химии первой квалификационной
категории МБОУ «Гимназия № 28» Вахитовского
района г. Казани

Казань - 2019

Содержание:

Введение	3
ГЛАВА 1. Литературный обзор	4
1.1. Гетерохронная изменчивость полов в популяциях. История изучения фауны насекомых (жужелиц) в Республике Татарстан	4
1.1.1. Характеристика отряда Жесткокрылые (Coleoptera)	4
1.1.2. Эволюция, популяция и изменчивость	7
1.1.3. Морфометрическая структура популяций жужелиц	9
1.2. К вопросу о проблеме пола	9
1.2.1. Пол и половое размножение	9
1.2.2. Половой диморфизм и его значение в эволюции	11
Глава 2. Характеристика места исследования	12
ГЛАВА 3. Материал и методика	13
ГЛАВА 4. Результаты	15
Выводы	22
Литература	23

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время все большее значение начинают приобретать исследования на популяционном уровне. Эти тенденции определяются тем, что именно популяция живых организмов представляет собой непосредственный объект воздействия различных природных и антропогенных факторов. Устойчивость вида, его реакция на комплекс условий существования, возможность эксплуатации и контроля численности отдельных видов целиком зависят от состояния популяций, их реакции на различные воздействия, способности сохраняться в условиях сложной и динамической среды.

При изучении популяции животных часто обращаются к количественным признакам, поскольку:

- большинство важных с точки зрения морфологии и физиологии признаков - количественные;

- они являются биологическими «индикаторами среды»;

- за ними может стоять большое число генов, возможно, представляющих *иную* часть генома, чем локусы, выявляемые методами биохимической генетики. Адаптивность количественных признаков заключается в том, что они могут маркировать процессы онтогенеза, коррелятивно отражающиеся на изменчивости количественных признаков.

Число генотипических классов для количественных признаков достаточно велико, чтобы ограничиваться классическими методами генетического анализа, поэтому прибегают к биометрическим методам.

Проблема пола и дифференцированной смертности мужского и женского пола является весьма значимой при изучении природных популяций животных.

В связи с этим имеется возможность связать основные характеристики раздельнополой популяции (соотношение полов, дисперсию полов, половой диморфизм) с условиями среды, с одной стороны, и с эволюционной пластичностью, с другой.

Проблема пола является центральным элементом многих исследований. Несмотря на то, что она разрабатывается уже более 150 лет и особенно интенсивно в последние 20, ответа на вопрос - для чего существует пол и в чем его эволюционное значение — до сих пор нет. Возникновение полового процесса (имеется в виду появление гермафродитов) представляется оправданным разнообразием генотипов при смене поколений, может увеличиться в два раза. Половая дифференциация (то есть раздельнополость) автоматически уменьшает это разнообразие по меньшей мере в два раза. Так почему же эволюционно продвинутые таксоны — млекопитающие, птицы, насекомые, двудомные растения - раздельнополы?

Таким образом, становится актуальным рассмотрение вопроса проблемы пола. При изучении природных популяций важно знание биологии и экологии объекта. В этом плане семейство жуужелиц вполне может быть модельным объектом в достижении поставленных нами целей.

Цель: Оценить степень проявления гетерохронной изменчивости полов в популяциях жуужелиц.

Задачи:

1. Проанализировать морфометрическую изменчивость в популяции жуужелиц *C.granulatus* и *C.hortensis*, отловленных в Алексеевском и Чистопольском районах.

2. Провести анализ фенотипическую изменчивость в тех же популяциях карабид.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. Гетерохронная изменчивость полов в популяциях.

История изучения фауны насекомых (жужелиц) в Республике Татарстан

История научной энтомологии в Республике Татарстан насчитывает почти два столетия, начало которой положили ученые Э.А. Эверсман и В.П. Вагнер. В середине 19-го века они создали богатейшую энтомологическую коллекцию в музее Казанского императорского университета. В 1902 году первый каталог жесткокрылых, или жуков, включающий семейства скакунов и жужелиц, которые настоящее время объединены в одно семейство, в коллекциях музея был опубликован П.В. Штанге. Список насчитывал более 800 видов, из которых 185 были отмечены для Казанской губернии.

Вклад в изучении насекомых на территории Республики Татарстан внесли такие знаменитые ученые, как А.М. Бутлеров, Э.А. Майер, Н.А. Ливанов, А.И. Лебедев, Н.П. Забусов. Работы того времени в основном были фаунистического плана, которые оказали определенное воздействие на дальнейшее развитие, как науки, так и мировоззрения людей.

Более глубокое изучение жужелиц в экологическом плане было начато в 40-х годах при создании лаборатории почвенной зоологии при Казанском институте биологии КНЦ АН СССР, возглавляемой М.М. Алейниковой. В работах лаборатории жужелицы рассматривались как составной компонент почвенной фауны, подчеркивалась их роль в борьбе с вредителями леса и сельскохозяйственных культур в различных ландшафтах Среднего Поволжья.

В настоящее время, наравне с традиционными исследованиями, все больше внимания уделяется изучению биоценотических связей жужелиц в различных условиях окружающей среды, возможности их использования в качестве модельной группы для мониторинга и индикации антропогенных воздействий.

Фауна жужелиц Республики Татарстан, по последним данным, включает 303 вида, относящихся к 61 роду, что составляет 82 % всей фауны карабид Среднего Поволжья. Многочисленными являются 80 видов, 16 видов занесены в Красную книгу РТ. Большое разнообразие объясняется тем, что территория Республики Татарстан расположена на границе таежной и лесостепной ландшафтно-географических зон и в географическом плане разделена на 6 регионов: Западное Предкамье и Восточное Предкамье южно-таежных лесов, лесостепь Низменного Предкамья, Высокого Предволжья, Низменного и Высокого Закамья.

В таежной зоне зарегистрировано 216 видов, в лесостепной - 260. Наличие в республике таких крупных рек как Волга, Кама, Вятка с их многочисленными притоками способствует проникновению далеко на юг северных видов и степных на север. Здесь для многих видов проходят границы ареалов их распространения. Пойменные экосистемы насчитывают 245 видов, основу которых составляют влаголюбивые виды (обитатели влажных пойменных лесов, болот) (Жеребцов, Гринько, 2000).

1.1.1. Характеристика отряда Жесткокрылые (Coleoptera)

Научная классификация

Царство: Животные

Тип: Членистоногие

Класс: Насекомые

Отряд: Жесткокрылые

Подотряд: Adephaga

Жужелицы (Carabidae) — Одно из самых больших и многочисленных семейств жуков. Число видов мировой фауны по разным оценкам колеблется от 25000 до 50000, в том числе в России и сопредельных странах уже сейчас известно более 3000 видов. Число открытых видов ежегодно возрастает.

Морфология имаго

Размеры от очень маленьких, едва превышающих 1 мм, до очень крупных, почти 10 см.

Форма тела очень разнообразна, и хотя большинство видов обладают удлинённым более или менее овальным телом, для некоторых групп характерна округлая форма в виде двояковыпуклой линзы или плоское листообразное тело.

Окраска чаще всего черноватая или металлическая, пигментная окраска характерна только для определённых, большей частью, эпифитных и приводных групп жужелиц. Для скрытноживущих видов характерна депигментация тела.

Голова направлена вперёд и заканчивается сильными заострёнными челюстями, форма которых зависит от типа питания. Глаза у видов с дневной или преимущественно сумеречной активностью большие и выпуклые (особенно большие у некоторых скакунов), у ночных — средней величины, у многочисленных почвенных или пещерных форм в большей или меньшей степени редуцированы вплоть до полного исчезновения.

Переднеспинка самой разнообразной формы. Экологическая специализация часто отражается именно в форме переднеспинки, характер сочленения которой с надкрыльями во многом определяет степень подвижности передней части тела — чем уже основание переднеспинки, тем выше эта подвижность. Поэтому наиболее специализированные роющие виды и различные типы скажников отличаются своеобразной перетянутой формой тела. Щиток у огромного большинства видов хорошо развит, лишь в исключительных случаях редуцирован — например, у некоторых пещерных форм.

Ноги обычно тонкие и сравнительно длинные, хорошо приспособленные для ходьбы и бега; у роющих форм они сильно утолщены и зазубрены вдоль наружного края и часто снабжены зубцами и выростами. Лапки 5-члениковые, задние тазики без бедренных покрывок, обычно соприкасаются у средней линии и пересекают первый сегмент брюшка. Вертлуги хорошо развиты, иногда очень длинные, в исключительных случаях даже длиннее бёдер. На передних голених большинства жужелиц имеется вырезка — специальный орган туалета, предназначенный для чистки усиков.

Крылья с характерным, так называемым карабидным жилкованием. Степень развития крыльев зависит не только от таксономической группы, но часто варьирует даже внутри вида. В последнем случае в зависимости от характера доминирования соответствующего гена наблюдаются различные типы крылового полиморфизма.

Надкрылья обычно довольно твёрдые, большей частью, почти целиком покрывающие брюшко, лишь на вершине иногда срезаны. У бескрылых видов они могут срастаться вдоль шва; обычно их поверхность с продольными бороздками, которые могут быть пунктированными. Количество бороздок чаще всего равно 9, но может увеличиваться за счёт раздвоения или, наоборот, уменьшаться; такие изменения чаще всего кратны 3. На такой основе иногда развивается довольно сложная скульптура или вся скульптура редуцируется и поверхность становится зеркально гладкой.

Брюшко в зависимости от группы с 6-8 видимыми стернитами.

У подавляющего большинства жужелиц самцы характеризуются одним или несколькими расширенными члениками на передних и иногда средних лапках, нижняя поверхность которых снабжена прикрепительными волосками, служащими для удержания самки во время копуляции. Часто пол можно определить по особенностям расположения

надкрылий, по особенностям микроскульптуры и т. д. Помимо качественных признаков самцы часто отличаются от самок пропорциями тела. Настоящие и хорошо выраженные вторичнополовые признаки, которые хорошо известны среди других жуков, у жужелиц встречаются сравнительно редко. Самым известным примером являются расширенные членики лапки(лат. tarsus) у самцов жужелиц из рода *Carabus*.

Личинки жужелиц известны значительно хуже имаго и в настоящий момент являются объектом интенсивного изучения.

Требования к абиотическим факторам

Среди всех абиотических факторов для большинства жужелиц важнейшим является влажность почвы. Подавляющее число видов предпочитают влажные биотопы со сравнительно невысокими температурами. Такие требования особенно характерны для неспециализированных хищников-полифагов. Среди фитофагов значительно выше доля мезоксерофильных видов, поскольку эти виды, как и другие фитофаги, способны компенсировать недостаток влаги в организме за счет растительных тканей. Среди паразитов также имеется значительное число устойчивых к недостатку влаги и высоким температурам видов. Обширная группа жужелиц выдерживает сильное засоление и встречается по берегам солёных озёр и солончаков.

Места обитания

Необычайная экологическая пластичность представителей семейства является причиной повсеместного обилия этих жуков. Жужелицы населяют практически весь диапазон широт от холодных тундр до пустынь и тропических лесов; в горах они поднимаются до субнивального пояса и в большинстве случаев являются одним из самых характерных компонентов аднивальных экосистем.

Суточная активность

У жужелиц известны все основные типы суточной активности. Весной в условиях сравнительно высокой влажности почвы, обилия осадков и невысоких температур многие виды, обычно причисляемые к ночным, ведут дневной образ жизни. Приуроченность пика суточной активности большинства видов именно к заходу, а не к восходу солнца доказывает, что ключевым неблагоприятным фактором, к которому идет приспособление, является дефицит влажности, а не высокие температуры, так как именно за счет уменьшения температуры происходит увеличение относительной влажности воздуха в вечерние часы. По всей вероятности, важнейшим неблагоприятным фактором может быть и солнечная инсоляция.

Сезонная динамика

Подавляющее большинство жужелиц относится к моновольтинным видам и дает лишь одно поколение за год. В полярных областях и на больших высотах некоторые из этих видов не успевают закончить развитие за один сезон и тогда развитие продолжается два года. Зимующие жуки обычно разновозрастные и часть из них зимует второй раз. Некоторые виды развиваются всегда более одного года.

Традиционно по типу сезонной динамики жужелицы делятся на 3 основные группы: весенние с осенней активностью (перезимовавшие имаго размножаются весной, за лето жуки заканчивают развитие, осенью у молодых имаго наблюдается активность), весенние без осенней активности (в отличие от предыдущей группы имаго осенью не выходят из куколочной колыбельки) и осенние виды (зимуют личинки, имаго размножаются во второй половине лета и осенью).

Практическое значение

Подавляющее число жужелиц относится к хищникам полифагам, что в сочетании с высокой численностью во многом определяет их практическое значение. Из-за отсутствия

нарастание численности вредителя ещё до достижения последним порога вредоносности. Сложность разведения, вероятно, никогда не позволит применять в отношении полезных жужелиц метод наводняющих выпусков, метод сезонной колонизации и пр., но использование щадящих средств защиты растений, продуманного расположения различных культур, правильного севооборота позволяют повысить эффективность этих энтомофагов в рамках интенсивно развиваемой сейчас стратегии рационального землепользования.

Классификация

Объем и границы семейства до сих пор не устоялись и зависят от автора и соответствующей научной школы. Наиболее дробная система принята французскими энтомологами, которые делят жужелиц на почти полсотни самостоятельных семейств, большей частью, соответствующих подсемействам и трибам в понимании других авторов.

Основа классификации жужелиц фауны России и стран бывшего СССР (Крыжановский, 1995)

По системе О.Л. Крыжановского (1983), в состав семейства Carabidae входят 84 трибы. Для фауны России и сопредельных стран отмечено 3000 видов, относящихся к 5 подсемействам и 45 трибам (Kryzhanovskij et al., 1995).

Основа классификации жизненных форм жужелиц (Шарова, 1981):

Экологическое и морфо-адаптивное многообразие жужелиц велико и наиболее наглядно может быть продемонстрировано на примере их жизненных форм. Под жизненной формой понимается морфо-адаптивное сходство видов со сходными экологическими особенностями. Впервые система жизненных форм имаго и личинок жужелиц была разработана И.Х. Шаровой (1981): зоофаги, геобионты эпигеобионты, стратобионты, дендрохортобионты (фитобионты), псаммоколимбеты, миксофитофаги, стратобионты, геохортобионты, стратохортобионты, симфилы, мирмекофилы.

Иерархия системы жизненных форм имаго жужелиц отражает общие морфо-адаптивные особенности групп видов жужелиц с нарастанием морфо-адаптивного сходства от высших категорий к низшим. Соподчинённые категории выделены в системе по разным экологическим принципам. Высшие категории жизненных форм жужелиц характеризуются наиболее общими морфо-адаптивным сходством в зависимости от типа питания, яруса обитания в биогеоценозах и типу движения.

Низшие категории жизненных форм отличаются по более частным адаптациям: к существованию в разных почвенно-растительных условиях, микроклимату, к суточной, сезонной активности, пищедобывающему и защитному поведению и т.д.

Морфологическая характеристика жизненных форм жужелиц позволяет определять основные черты экологии собранных видов в разных природных условиях: выявлять их тип питания, занимаемый ярус в биоценозах, тип движения. Спектры жизненных форм жужелиц по видовому и численному обилию могут служить биоиндикаторами состояния почвенно-растительных условий в различных биогеоценозах. Так, жужелицы-миксофитофаги обильны там, где развит травяной покров и почти отсутствуют в мёртвопокровных лесах с развитой подстилкой и моховым покровом. Для каждого типа биоценоза характерен специфический спектр жизненных форм жужелиц. Жизненные формы жужелиц уже давно используются для диагностики и прогноза состояния почвенных экосистем.

1.1.2. Эволюция, популяция и изменчивость

На Земле существует огромное разнообразие видов, примерно 2 млн. животных и до 0,5 млн. растений. Как возникло такое многообразие и их приспособленность к среде обитания? Ответ на этот вопрос дает эволюционное учение, раскрывающее

Несомненной заслугой Ч.Дарвина является не установление самого факта эволюции, а вскрытие основных причин и движущих сил ее. Он ввел термин «естественный отбор» и доказал, что основой для естественного отбора и эволюции является наследственная изменчивость организмов. Результатом его многолетней работы явилась книга «Происхождение видов путем естественного отбора» в 1859 году (Полянский, 1983).

Основными движущими силами эволюции, по Ч.Дарвину, являются борьба за существование и естественный отбор на основе наследственной изменчивости (Андреев, Марков, 1999). Результатом естественного отбора является многообразие видов, населяющих Землю.

Вид - это группа очень сходных между собой особей. Это группа морфологически сходных организмов, имеющих общее происхождение и потенциально способных к скрещиванию между собой в естественных условиях. Обычно виды образуют более или менее изолированные группы, называемые популяцией.

Эволюция происходит потому, что в популяциях различных организмов, каждый из которых производит избыточное число потомков и передает им свои признаки, вероятность выживания некоторых особей и их потомков выше, поскольку они производят больше потомков или обладают некоторыми фенотипическими признаками, повышающими выживаемость, или же по обеим этим причинам одновременно.

Для того чтобы могла происходить эволюция путем естественного отбора, необходимо наличие в популяции изменчивости фенотипических признаков, детерминированной генетически; т.е., образующие популяцию особи не могут быть генетически идентичными. Поскольку в настоящее время мы обычно не можем определить изменчивость, непосредственно исследуя генотип, приходится ограничиваться анализом фенотипической изменчивости с помощью статистических методов. Этими методами пользуются в селекции растений и животных, где они оказались весьма полезными. Поэтому необходимо иметь некоторое представление о способах получения статистических оценок.

Степень изменчивости измеряется и выражается через дисперсию. Если за значения признака принимаются отклонения от среднего для данной популяции, то дисперсия - это просто среднее квадратов этих значений. Полная дисперсия - это реально измеряемая фенотипическая дисперсия, и она равна сумме генетической дисперсии и дисперсии, обусловленной факторами среды, поскольку наблюдаемое значение того или иного признака зависит от тех генов, которые его детерминируют, и от среды обитания данного организма.

Анализ фенотипической, в частности морфологической изменчивости, является одним из простых и перспективных для изучения состояния популяций в ответ на различные изменения.

Морфометрический анализ популяций давно зарекомендовал себя как относительно легко выполнимый и адекватный способ оценки изменчивости в популяциях, поскольку была обнаружена связь морфометрических параметров с молекулярной изменчивостью. Морфометрические признаки, как правило, в той или иной степени связаны с репродуктивными характеристиками особи.

Таким образом, морфометрический анализ используется в целях изучения динамики адаптивных признаков, гетерогенности популяций по биохимическим маркерам, репродуктивной стратегии видов самых разнообразных таксонов.

Громадное влияние внешних условий на морфофизиологические особенности насекомых. Во многих случаях внешняя среда действует как переключатель,

Анализ фенотипической, в частности морфометрической изменчивости, является одним из простых и перспективных для изучения состояния популяций в ответ на различные изменения окружающей природной среды (Захаров, Яблоков, 1985).

1.1.3. Морфометрическая структура популяций жужелиц

Морфометрическая структура популяции жужелиц обсуждается во многих работах.

Сравнивали морфометрическую структуру популяций жужелиц, обитающих в пойме и на водоразделе. Результаты многомерного анализа по комплексу мерных признаков показали, что морфометрическая структура популяций карабид четко отличается от таковой на водоразделе (Гринько, Жеребцов, 2002). Размер жуков из водораздельных популяций несколько меньше по сравнению с пойменными или островными тех же видов. Наиболее вариабельны жужелицы из пойменных популяций, что объясняется, по-видимому, многообразием мест обитания и ослабленным действием отбора в пойме (Гринько, 2000).

Динамика морфометрической структуры популяции жужелиц рассматривалась в условиях частичной изоляции сухопутным барьером в целях изучения влияния автотранспорта на биотоп.

В качестве популяционных параметров проводился анализ изменчивости морфометрических характеристик, половая структура, репродуктивное состояние и плодовитость самок.

В сходных биотопах сравнивались по три микропопуляции *C.hortensis* и *P.melanargus*. Показано, что они имеют статически значимые отличия по общему размеру тела и его габитусу, а также по величине изменчивости. Приводимые данные говорят о том, что структура популяций жужелиц даже по мерным признакам может изменяться под влиянием изоляции. Не последнюю роль здесь играет мозаичности их обитания, а также относительно низкая миграционная активность (Гринько, 2000). Сравнение данных по 6 другим видам жужелиц, отловленных на каждой из сторон шоссе в 1998-1999 гг. не показывает закономерных направленных изменений, но в целом вариабельность признаков увеличилась (Жеребцов, Гринько, 2001).

Таким образом, полная изоляция ведет к формированию самостоятельных элементов в морфометрической структуре популяций жужелиц, что, в частности, выражается в несколько расширенном габитусе. Такой феномен не наблюдается в условиях частичной изоляции, когда, пусть очень редко, изолированные популяции соединяются и обмениваются мигрантами (Гринько, 2002).

1.2. К вопросу о проблеме пола

1.2.1. Пол и половое размножение

Круг вопросов, связанных с явлениями пола и полового размножения, представляет собой очень широкую и многоплановую по своим теоретическим аспектам биологическую проблему, имеющую ряд выходов в практику сельского хозяйства и медицины. В той мере, в какой проблема пола касается человека, она также связана со сложным комплексом социальных, демографических, культурных, моральных и этических проблем.

Явления пола, той или иной форме, свойственны практически всему органическому миру. Хорошо известно, что явление, составляющее самую сущность полового процесса, - рекомбинация наследственного материала двух особей. Она сопровождается его перераспределением и возникновением третьего, нового сочетания генов и контролируемых ими наследственных признаков, свойственна как миру не только высших организмов, но и миру микроорганизмов.

На протяжении полутора веков пол остается центральной проблемой эволюционной

Гольдшмидт, Фишер, Меллер. Но, несмотря на это проблема пола остается открытой.

Биологи давно обратили внимание на более короткую продолжительность жизни самцов по сравнению с самками у многих изученных животных. Продолжительность жизни противопоставляется ее высокому темпу, что имеет биологические обоснования. В общем, наиболее вероятно, что наблюдаемые половые различия в продолжительности жизни обусловлены различиями в интенсивности обмена веществ и в типе поведения; другими словами, они представляют собой следствие физиологического и анатомического различия между женским и мужским организмами.

Классическим трудом, проливающим свет на происхождение пола и принципы полового отбора, численного перевеса одного пола над другим, является исследование Ч.Дарвина «Происхождение человека и половой отбор».

Ч.Дарвин рассматривает сформировавшееся численное соотношение полов у представителей разных видов как результат эволюционного естественного отбора, основанного на принципах полового подбора. Автор отмечает, что половой подбор был бы слишком прост, если бы самцы численно значительно превосходили самок. Причина большей смертности мужского пола перед женским неизвестна за исключением того, что вторичные половые признаки более изменчивы и что обладают ими обыкновенно одни самцы. Половой и естественный подбор привели к тому, что самцы весьма во многих случаях стали значительно отличаться от самок; но независимо от подбора оба пола, вследствие различий в строении стремятся изменяться несколько различным способом.

Дарвин предполагает, что в некоторых случаях шел двойной процесс отбора: самцы выбирали более привлекательных самок, а последние более привлекательных самцов. Такой процесс привел к изменению определенных признаков в каждом из полов.

Однако все же остается неясным вопрос, почему в процессе эволюционного развития сформировалось «перепроизводство» мужского пола, для которого характерна повышенная смертность по сравнению с женским полом.

На этот счет имеются гипотезы и догадки.

В соответствии с гипотезой Геодакяна (1966) существует своего рода «разделение труда» между полами в воспроизводстве потомства. Оно выражается в разном отношении к таким параметрам потомства как качество, количество и вариабельность. Чем больше самок в популяции, тем больше количество потомства. Чем больше самцов, тем лучше отбор и выше скорость изменения качества. Такая специализация полов имеет своим следствием то, что потенциальные возможности самца в передаче генетической информации несравненно выше, чем возможности самки. У большинства видов, для которых были составлены полные таблицы выживания, большая смертность самцов свидетельствует об их сравнительно пониженной жизнеспособности.

Одно из характерных свойств живых организмов, будь то животные или человек, - умение приспосабливаться к изменившимся условиям среды. Процесс приспособления, при котором получается новое качество, не может обойтись без потерь за счет количества. При контактировании с вредными условиями среды какие-то особи погибают. Такая плата за приспособление является неременным условием связи со средой. Так ясно, что потеря самок от неблагоприятных факторов среды сильно отражается на количестве потомства, не оказывая существенного влияния на его качество. Потеря же самцов способствует изменению качества популяции в нужном направлении, а именно в улучшении адаптации к условиям среды.

1.2.2. Половой диморфизм и его значение в эволюции

Признаки, с которыми связывается понятие «пол», представляют собой приспособления, эффективно обеспечивающие осуществление полового процесса.

приспособительным признаком вида, который повышает уровень приспособительности вида в целом, обеспечивает победу в межгрупповом соревновании. Полиморфизм повышает темп эволюции. Он действует косвенно, благодаря увеличению численности вида. Благодаря скрещиванию создается возможность сочетания разных генотипов, перекомбинирования возникших мутаций, наследственная пластичность вида возрастает.

В случае полового диморфизма разделение функций, связанное с резкой морфологической дифференциацией полов, обеспечивает диморфизм яйцеклеток и спермиев, приспособительное значение которого огромно.

Эволюция механизма реализации пола совершается сходно в самых различных группах органического мира. Она представляет собой блестящий пример направленности эволюционного процесса. Каждый шаг эволюции пола контролируется естественным отбором, который протекает на основе межгруппового соревнования.

Проблема половых различий в устойчивости, выживаемости и продолжительности жизни приобретает чрезвычайную актуальность в связи с драматической тенденцией к увеличению разрыва в продолжительности жизни мужчин и женщин. Повышенная смертность мужского пола как общебиологическое явление, тесно связанное с эволюционными преимуществами раздельнополости, занимает особое место. При исследовании различных видов (человек, животные или растения), разных уровней организации (особь, орган, ткань или клетка) или устойчивости к разным вредным факторам среды (низкие и высокие температуры, голод, яды, паразиты болезни и др.) - повсюду наблюдается повышенная смертность или повреждаемость мужских систем по сравнению с соответствующими женскими.

Обзор дифференциальной смертности полов для 70 видов, включая такие различные формы жизни как нематоды, моллюски, ракообразные, насекомые, паукообразные, птицы, рептилии, рыбы, млекопитающие показал, что у 62 видов (89 %) средняя длительность жизни самцов короче, чем у самок; у большинства остальных нет разницы, и лишь в отдельных случаях длительность жизни самцов короче, чем у самок.

Некоторые исследователи считают, что высокая смертность мужского пола зависит от его гетерогаметной конституции, отсутствия второй X-хромосомы в мужском наборе. Для того, чтобы ущербный (леталь, полулеталь) рецессивный ген проявился у мужской особи, ему достаточно его получить только от одного родителя, а для того, чтобы такой ген проявился у женской особи ей необходимо его получить от обоих родителей.

Повышенная смертность мужского пола - общебиологическое явление. На основании развитой ранее концепции о дифференциации полов как специализации по альтернативным аспектам эволюции - сохранения и изменения (Геодакян, 1965) - выдвигается новая гипотеза, согласно которой норма реакции особей мужского пола должна быть меньше соответствующей нормы реакции женских особей в популяции. Пониженная норма реакции мужского пола делает его фенотипическую дисперсию, шире, а чувствительность к факторам среды (смертность) выше, чем у женского. Явление «упреждающей» смертности мужского пола - выгодная для популяции форма информационного контакта со средой. Следовательно, в филогенетическом плане более пластичен мужской пол, а в онтогенетическом - женский

Глава 2. Характеристика места исследования

Исследования проводились на территории Алексеевского и Чистопольского районов Республики Татарстан.

Алексеевский район занимает низменную равнину с высотами 100-150 м. Почва темно-серая, серая, светло-серая. Черноземная почва по долинам рек.

В масштабе геоботанического деления изучаемый район располагается в лесостепной растительной зоне. В целом, леса встречаются почти на всех водоразделах в виде небольших массивов, отдельных колков, приовражных лесных урочищ, а также в поймах рек. Открытые биотопы представлены участками естественной растительности степного и лугового типов.

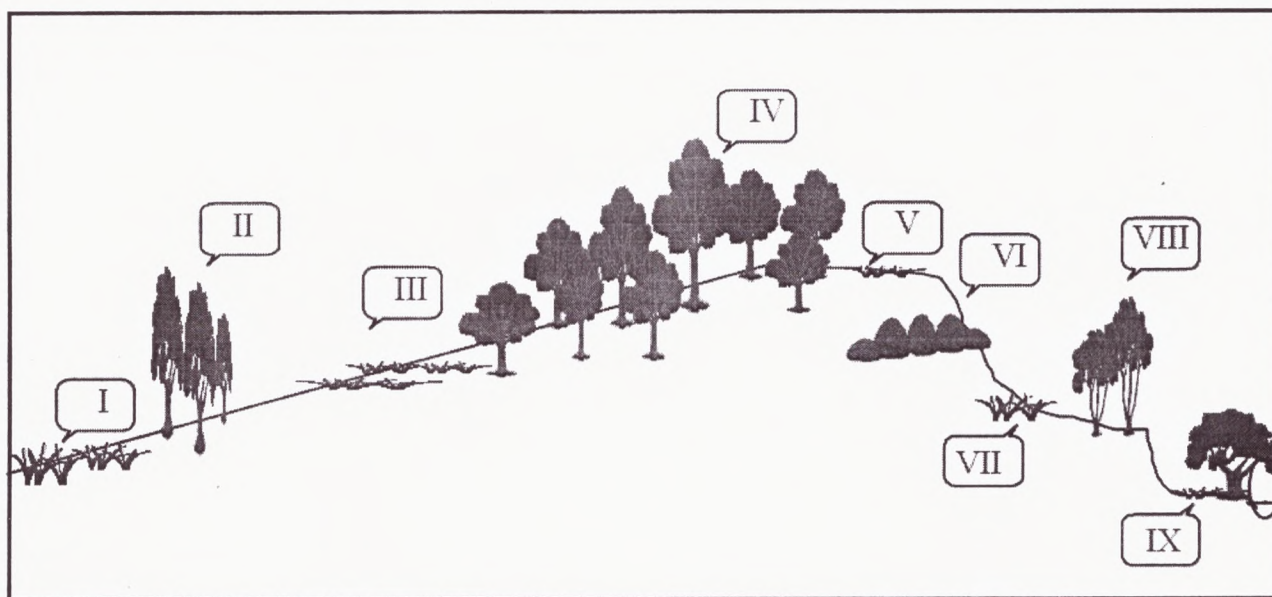


Рис. 1. Схема ландшафтно-геоморфологического профиля между р. Кама и ее притоком. Римскими цифрами отмечены растительные сообщества слагающие фитоценотический комплекс водораздела и прилежащих склонов

Характеристика растительных сообществ, слагающих фитоценотический комплекс водораздела и прилежащих склонов:

I. сырой луг, примыкающий к берегу притока р. Кама Господствующая растительность – осоки, лисохвост луговой, костер безостый, девясил высокий, синюха голубая, череда трехраздельная, крапива двудомная и др. др. Изредка встречается подрост осины (до 1,5 м высотой).

II. осинник. В древостое почти исключительно осины, густой подлесок из лещины и бересклета, травянистый покров сильно разрежен вследствие сильного затенения и представлен в основном снытью, ландышем, а в понижениях микрорельефа и по берегам лесных ручьев – хвощом приречным.

III. участок луговой растительности, расположен вдоль по склону в небольшом понижении. Господствующая растительность – злаки, осоки, лютик едкий, герань луговая, шпательник черепитчатый, валериана лекарственная и др. Весной, в период снеготаяния сильно увлажняется стекающими из леса вешними водами, в дождливые годы центральная часть остается влажной в течение всего сезона.

IV. широколиственный лес, занимает верхнюю часть северо-восточного склона и водораздел. В древостое липы, клены, дубы; развит подлесок; в травянистом покрове преобладают ландыш, сныть, осока, звездчатка.

V. опушка леса, расположена на границе водораздела и крутого склона. Растительность ксерофитная: злаки, клубника, истод, спаржа, василек русский, тимьян.

VI. кустарниковая степь, занимает верхний крутой участок юго-западного склона. Кустарниковая растительность представлена бобовником, вишней степной, караганой. Травянистая растительность между группами кустарников: ковыль астра альпийская, истод, глобулярия, скабиоза и др.

VII. луговая степь, располагается на участке с малым уклоном. Характеризуется богато-разнотравной растительностью: таволга, васильки, кровохлебка, клевер горный, шалфей, козелец, девясил шершавый, изредка – ковыль.

VIII. березняк – небольшой разреженный колок, расположенный на краю террасы. Подлесок отсутствует, травянистый покров остепненный – злаки, клубника, адонис, душица, зопник и др.

IX. ольхово-крапивно-снытьевое сообщество. Открытые участки поросли крапивой и, местами, снытью.

Чистопольский район, занимает возвышенную равнину или плато с высотами 170-190 м. Почва темно-серая, серая, светло-серая. Черноземная почва по долинам рек. .

В масштабе геоботанического деления изучаемый район располагается в лесостепной растительной зоне. Основными почвами являются лесные почвы, дерново - подзолистые, они сформировались преимущественно под широколиственными лесами (дубом, липой, кленом, вязом). Серые лесные почвы в почвенном фонде занимают 64% площади, а дерново-подзолистые - 20,7%, пойменные почвы-10,4%, болотные и полуболотные почвы - 1,8% и на долю оврагов, круч, крутых склонов (голых) приходится 2,7% площади.

В целом, леса встречаются почти на всех водоразделах в виде небольших массивов, отдельных колков, приовражных лесных урочищ, а также в поймах рек. Открытые биотопы представлены участками естественной растительности степного и лугового типов.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

3.1. Объект исследования

Сбор материала для настоящей работы осуществлялся с мая по август включительно в 2018 г., с июля по октябрь 2019 г. включительно на прилежащих склонах р. Кама и ее притоком, где выделялись типичные участки растительности. Изучали два вида жужелиц рода *Carabus*. Это крупные, часто ярко окрашенные жужелицы. Крылья обычно редуцированы, модифицированы, надкрылья удлененные. Мандибулы без косых морщинок. Хищники. В республике 14 видов.

Carabus granulatus (Карабус зернистый). Крупный жук с бронзовым или медным верхом, часто с зеленым блеском, иногда бронзово-черный, бедра иногда красные. Ямки на надкрыльях небольшие, мало заметные. Переднеспинка равномерно густо точечная. Усики длинные, у самца достигают середины надкрыльев. Обычен в сырых местах. Между каждыми двумя рядами ямок на надкрыльях имеются семь промежутков или же надкрылья покрыты равномерной мелкой зернистостью иногда ямки не различимы. Надкрылья с крупными золотистыми ямками и тонкими бороздками, умеренно выпуклые.

Carabus hortensis (Карабус садовый). Черный жук с фиолетовым блеском, края переднеспинки и надкрыльев фиолетовые. Надкрылья с крупными золотистыми ямками и тонкими бороздками, умеренно выпуклые. Характерен для лесов и садов.

3.2. Техника исследования

Жуки отлавливались ловушками Барбера в соответствующих биотопах.

Ловушка Барбера, или почвенная ловушка - это стеклянная, металлическая или пластиковая банка, вкопанная в землю так, чтобы ее верхний край находился на уровне поверхности земли. Животные передвигаясь попадают в ловушку, из которой их периодически извлекают.

3.3. Методика исследования

После определения видовой принадлежности жуков дифференцировали по полу и проводили индивидуальный обмер особей под бинокулярным микроскопом с окуляр-микрометром. Величины линейных признаков даны в единицах мерной шкалы окуляр-микрометра. Жуков измеряли под бинокулярным микроскопом МБС-9 с увеличением 8х2.

Анализовались (Рис 2.):

Для жуков вида *Carabus granulatus*:

1. Длина надкрыльев - расстояние по шву от середины бортика до вершины (А).
2. Длина переднеспинки - длина переднеспинки по средней линии от основания до вершины (Б).
3. Длина головы - расстояние от шеи до верхней губы (С).
4. Длина голени передних ног, причём левая и правая сторона голени мерились отдельно (Г).

5. Ширина надкрыльев - расстояние между плечевыми углами, причём левая и правая сторона надкрыльев мерились отдельно (Д).

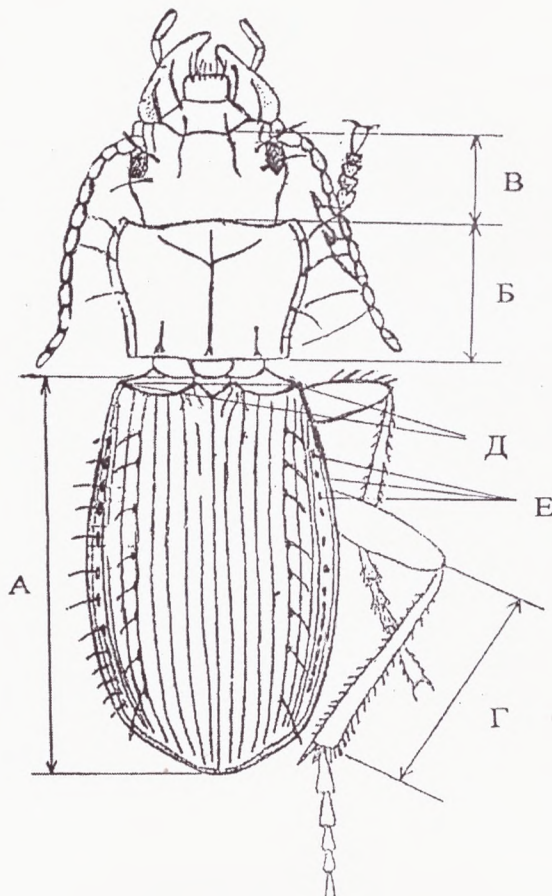
6. Количество бугорков - с левой и правой стороны от срединной линии надкрыльев по первой борозде (Е).

Для жуков вида *Carabus hortensis*:

Жуки анализировались также как и *Carabus granulatus*, только учитывалось количество ямок на надкрыльях по дистальной, медиальной, проксимальной линиях их расположения.

Далее в тексте все анализируемые признаки кодируются своими символами: соответственно по тексту - А, Б, В, Г, Д, Е. Результаты вносились в соответствующую таблицу.

Рис.2



Условные обозначения мерных признаков:

А - Длина надкрыльев - расстояние по шву от середины бортика до вершины.

Б - Длина переднеспинки - длина переднеспинки по средней линии от основания до вершины.

В - Длина головы - расстояние от шеи до верхней губы.

Г - Длина голени задних ног.

Д - Ширина надкрыльев - расстояние между плечевыми углами.

Е - Количество бугорков - с левой и правой стороны от срединной линии надкрыльев по бороздам.

3.4. Статистическая обработка результатов

При обработке материалов вычислялись следующие параметры:

1. Среднее значение ($\bar{x}$). $\bar{X} = \sum x_i/n$, где x_i - отдельные значения промера; n - число особей. Среднее значение какого-либо признака ($\bar{X}$), для данной популяции, равно сумме его значений для отдельных особей, деленной на число измерений.

2. Стандартное отклонение показывает насколько велик разброс этого признака в популяции: $\delta = \sqrt{(\sum x_i^2 - n\bar{x}^2)/(n-1)}$

3. Одним из относительных показателей вариации является коэффициент вариации, выражаемый в процентах от величины средней арифметической. В отношении одного и того же признака значение коэффициента вариации остается более или менее устойчивым при симметричных распределениях и обычно не превышает 50%. При сильно асимметричных рядах распределения C_v может достигать 100% и даже выше. Варьирование считается слабым, если не превосходит 10%, средним - 11-25%, и значительным при $C_v > 25\%$.

Коэффициент вариации - показывает насколько варьирует признак:

$$C_v = \frac{\delta}{\bar{X}} \times 100, \text{ где } \bar{x} - \text{среднее значение, } \delta - \text{стандартное отклонение.}$$

4. Ошибка среднего: $m_{\bar{x}} = \delta/\sqrt{n}$. Ошибка среднего вычислялась как сумма значений признака деленная на количество проанализированных особей

5. Ошибка коэффициента вариации: $m_{C_v} = \sqrt{C_v^2/2n}$.

6. Достоверность разности между значениями признаков вычислялось по критерию Стьюдента (T_{st}). (Г.Ф. Лакин.1990):

$$T_{st} = \frac{p_1 - p_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$$

где p_1 - среднее значение признака по самкам, p_2 - среднее значение признака по самцам, m_1 - ошибка среднего значения по самкам, m_2 - ошибка среднего значения по самцам.

7. Для сравнения разных групп особей используется суммарная величина абсолютных различий между сторонами $\sum |d_{l-r}|$ при стандартном числе особей, либо ее отношение к числу особей. Чаще для оценки флуктуирующей асимметрии используется величина соответствующей дисперсии -

$$\delta^2 = \frac{\sum d_{l-r}^2}{n-1}, \text{ где } \delta - \text{отклонение, } n - \text{количество особей.}$$

ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Морфометрический анализ популяции *C.hortensis*.

Морфометрический анализ, популяции *C.hortensis* в Алексеевском районе показал, что по средним значениям жуки имеют следующие данные (табл.1): А-8,39, Б-2,6, В-1,69, Г-4,14 и 4,13 (правое и левое), Д-0,77 (правое и левое). Средние значения количества бугорков на надкрыльях колеблются от 9,9 (левая сторона, проксимальная борозда) до 8,1 (левая сторона медиальная борозда).

Среднее квадратичное отклонение имеет следующие значения: А-0,55, Б-0,26, В-0,3, Г-0,21 (правая) и 0,19 (левая), Д-0,16 (правая и левая). Значения по количеству бугорков на надкрыльях колеблются от 0,7 (правая сторона, дистальная борозда) до 1,7 (левая сторона, медиальная борозда).

Большее значение коэффициента вариации имеет признак ширины надкрыльев (20,8) и количества бугорков на надкрыльях с левой стороны по медиальной борозде (21) и с правой стороны по медиальной борозде (19).

Ошибка средней и коэффициента вариации колеблется в малых пределах.

Продифференцировав выборку по признакам пола, мы получили следующие результаты, представленные в таблице 2.

Просматривается тенденция, что по среднему значению самки больше самцов по всем измеряемым признакам.

Значение среднего квадратичного отклонения у самок по длине надкрыльев (0,61) и по количеству бугорков на надкрыльях на правой стороне по дистальной (1,4), медиальной (2,2) и проксимальной (2,2) бороздам, на левой стороне по проксимальной борозде (2,2) больше, чем у самцов. Значения длины переднеспинки (0,26) и ширине надкрыльев (0,16) одинаковы у того и другого пола. Самцы имеют большие значения, чем у самок по следующим параметрам: А-0,3, Г (левая и правая)- 0,21 и 0,19, Е (левая сторона, дистальная борозда)- 1,3, (левая сторона, медиальная борозда) - 1,7.

Значения коэффициента вариации больше у самцов по длине надкрыльев (6,51), длине переднеспинки (9,93), длине головы (17,9), длине левой и правой голени (5,0 и 4,58), ширине надкрыльев (20,8) и по количеству бугорков на надкрыльях с правой стороны по медиальной борозде (19), с левой стороны по дистальной (13) и медиальной (21) бороздам.

Ошибка среднего и коэффициента вариации колеблется в пределах от 0,2 до 0,01.

Таблица № 1. Морфометрические параметры в популяциях *C.hortensis*.

	А	Б	В	Г		Д		Е						
				прав	лев	прав	лев	правая			левая			пол
								дис	мед.	прк	дис	мед	прк.	
	9,6	2,8	1,7	4,3	4,4	0,8	0,8	10	10	11	8	8	10	жен
	10	2,6	1,5	4,3	4,3	1	1	8	9	12	11	9	9	жен
	8	3,3	2,1	4,1	4,1	0,7	0,7	10	10	12	11	11	11	жен
	10,4	2,9	2,1	4,5	4,5	0,7	0,7	9	10	10	11	10	12	жен
	8,5	2,7	1,5	4,2	4,2	0,6	0,6	9	8	10	10	8	10	жен
	10	3	1,9	4,5	4,5	0,7	0,7	8	9	11	10	9	9	жен
	9,5	2,7	1,9	4,2	4,2	0,8	0,8	9	9	9	9	8	12	жен
	10	2,8	1,8	4,5	4,4	1	1	8	8	8	10	7	15	жен
	10	2,3	1,5	4,5	4,5	1	1	8	12	14	11	8	14	жен
	9,9	2,5	1,6	4,5	4,5	1	1	12	10	14	9	7	16	жен
	9,5	2,6	1,7	4,3	4,3	1	1	11	9	8	10	8	12	жен
	10,1	3	1,8	4,6	4,6	1,1	1,1	11	10	12	10	9	13	жен
	10,3	2,8	1,8	4,5	4,5	1,1	1,1	10	10	13	12	10	11	жен
	9,6	2,6	1,4	4,3	4,3	0,7	0,7	10	9	11	11	10	12	жен
	10	2,3	1,5	4,5	4,5	1	1	8	12	14	11	8	14	жен
	9,9	2,5	1,6	4,5	4,5	1	1	12	10	14	9	7	16	жен
	9,5	2,6	1,7	4,3	4,3	1	1	11	9	8	10	8	12	жен
	8,8	2,7	1,8	4,5	4,5	0,7	0,7	9	8	8	8	10	11	муж
	7,9	2,5	1,8	4,1	4,1	0,7	0,7	8	6	6	10	7	8	муж
	8	3,1	1,1	3,8	3,9	1	1	9	11	9	9	9	10	муж
	8	2,6	2	4,2	4,1	0,7	0,7	10	7	8	9	5	8	муж
	8	2,6	1,9	4,1	4	0,6	0,6	9	9	9	9	9	11	муж
	8,7	2,3	1,7	4,1	4,1	0,7	0,7	9	9	9	10	8	11	муж
	9,3	2,4	1,5	4,2	4,2	1	1	10	9	11	12	9	10	муж
Ср.	8,39	2,6	1,69	4,14	4,13	0,77	0,77	9,1	8,4	8,6	9,6	8,1	9,9	

В.от кл														
Коэ ф.ва р.	6,51	9,93	17,9	5	4,58	20,8	20,8	7,5	19	18	13	21	14	
Ош. ср.	0,11	0,05	0,06	0,04	0,04	0,03	0,03	0,1	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	
Кв.о шиб	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	
Кв.о шиб .Cv	0,88	2,05	6,7	0,52	0,44	9	9	1,2	7,7	6,5	3,7	8,8	3,9	

Таблица 2. Статистические параметры в дифференцированной по полу популяции *C. hortensis*.

	А	Б	В	Г		Д		Е					
				прав	лев	прав	лев	правая			левая		
								дис	мед	прк	дис	мед	прк
Самки													
Ср.знач.	9,69	2,71	1,71	4,39	4,39	0,89	0,89	9,6	9,6	11	10	8,5	12
Ср.кв.откл	0,61	0,26	0,21	0,15	0,14	0,16	0,16	1,4	1,1	2,2	1	1,2	2,2
Коэф.вар.	6,32	9,46	12,2	3,31	3,21	18,3	18,3	15	12	19	10	14	18
Ошибка	0,15	0,06	0,05	0,04	0,03	0,04	0,04	0,3	0,3	0,5	0,2	0,3	0,5
Кв.ошиб.	0,02	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0,3	0,1	0,1	0,3
<u>Kb.olu.Cv</u>	1,18	2,63	4,38	0,32	0,3	9,87	9,87	6,3	3,9	11	2,9	5,6	9,5
Самцы													
Ср.знач.	8,39	2,6	1,69	4,14	4,13	0,77	0,77	9,1	8,4	8,6	9,6	8,1	9,9
Ср.кв.откл	0,55	0,26	0,3	0,21	0,19	0,16	0,16	0,7	1,6	1,5	1,3	1,7	1,3
Коэф.вар.	6,51	9,93	17,9	5	4,58	20,8	20,8	7,5	19	18	13	21	14
Ошибка	0,21	0,1	0,11	0,08	0,07	0,06	0,06	0,3	0,6	0,6	0,5	0,6	0,5
Кв.ошиб.	0,04	0,01	0,01	0,01	0,01	0	0	0,1	0,4	0,3	0,2	0,4	0,3
Кв.ош.Cv	3,03	7,04	23	1,78	1,5	30,9	30,9	4,1	26	22	13	30	13
Tst самки/ самцы													
по среднему	2,99	0,4	0,1	1,21	1,31	0,59	0,59	0,8	1,5	2,9	0,9	0,5	2,7
по коэф.вар.	0,09	0,15	1,1	1,16	1,02	0,39	0,39	2,2	1,4	0,3	0,8	1,1	0,9

При сравнении данных по самцам и самкам по коэффициенту Стьюдента выяснилось, что значения последнего ни по средним, ни по коэффициенту вариации не превышают порогового (3,19), значит, самцы и самки в этом биотопе по мерным признакам не имеют различий.

4.2 Морфометрический анализ популяций *C. granulatus*

Данные морфометрического анализа жуков *C. granulatus* в Чистопольском районе представлены в таблице 5.

Таблица 3. Морфометрические параметры в популяциях *C. granulatus*.

	№	А	Б	В	Г		Д		Е		
	1				прав.	лев.	прав.	лев.	прав.	лев.	пол
	2	14,6	3,7	3	3,6	3,1	1,7	1,5	12	13	муж
	3	11,2	3,5	3,2	3,3	3,4	1,8	1,4	11	10	жен
	4	13,2	4,1	3	3,6	3,3	1,7	1,5	12	13	муж

	6	11,5	3,6	3,3	3	3	1,8	1,6	12	12	муж
	7	11,4	3,5	3,3	3	3	1,8	1,7	10	11	муж
	8	11,4	3,7	3,2	3	3	1,7	1,7	12	11	жен
	9	11,3	3,4	3	3	2,9	1,8	1,5	10	9	жен
	10	11,7	3,5	3,1	3,1	3	1,6	1,3	11	9	жен
	11	10,6	3,2	2,9	2,9	3,1	1,7	1,4	9	10	жен
	12	11,5	3,5	2,9	2,9	2,5	1,5	1,3	11	10	жен
	13	11	3,4	3,1	2,9	2,5	1,5	1,3	9	9	жен
	14	11,3	3,6	3,3	3	3	1,4	1,3	13	10	жен
	15	10,8	3,1	3,1	3,1	3,2	1,6	1,3	10	12	жен
	16	11,4	3,5	3,4	3	3,1	1,5	1,4	11	12	жен
	17	12,6	3,5	3,4	3,1	3	1,2	1,6	10	11	муж
	18	12	3,5	2,9	3,4	3	1,3	1,5	10	9	жен
	19	11,5	3,4	3,3	3	3	1,7	1,2	9	12	жен
	20	11,5	3,5	3,5	2,8	3	1,5	1,7	11	11	жен
	21	12	3,5	3,5	3,1	3,2	1,7	1,3	9	10	жен
	22	11	3	3	3	3,1	1,4	1,3	10	10	жен
	23	11,5	3,5	3	3,5	3,5	1,5	1,5	11	11	жен
	24	11,1	3,4	3	3,2	3,3	1,5	1,4	10	11	жен
	25	11,2	3,3	3,5	3,1	3	1,6	1,2	12	11	жен
	26	11,5	3,5	3,3	3,5	3,3	1,5	1,5	10	10	жен
	27	11,1	3,5	3,2	3,4	3,5	1,5	1,4	10	12	жен
	28	11,6	3,5	3,1	3,5	3,5	1,5	1,3	10	11	жен
	29	11,5	3,6	3,4	3,1	3	1,6	1,5	13	11	жен
	30	10,7	3	2,8	3	3	1,4	1,3	10	11	жен
	31	12	3,5	3	3,1	3	1,7	1,6	11	12	жен
	32	10,6	3,4	2,8	2,8	3	1,6	1,5	12	13	жен
Ср.знач.		11,55	3,46	3,14	3,14	3,07	1,58	1,43	10,74	10,90	
Ср.кв.откл.		0,78	0,20	0,21	0,23	0,24	0,15	0,14	1,15	1,16	
Коеф.вар.		6,79	5,94	6,55	7,29	7,85	9,50	9,94	10,74	10,68	
Ошибка ср.		0,14	0,03	0,04	0,04	0,04	0,03	0,03	0,20	0,21	
Кв.ошибки		0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,04	
<u>Kb.olu.Cv</u>		0,72	0,55	0,67	0,83	0,96	1,41	1,54	1,80	1,78	

По средним значениям жуки имеют следующие показатели: А-11,5, Б-3,46, В-3,14, Г (правая и левая)- 3,14 и 3,07, Д (правая и левая)- 1,58 и 1,43, Е (правое и левое)- 10,74 и 10,9 соответственно.

Среднее квадратичное отклонение имеет следующие значения: А-0,78, Б-0,2, В-0,21, Г (правая и левая) - 0,23 и 0,24, Д (правая и левая) - 0,15 и 0,14, Е (правое и левое)- 1,15 и 1,16 соответственно.

Коэффициент вариации показал, что наиболее разнообразным признаком среди измеряемых параметров является количество бугорков на надкрыльях с левой (10,68) и правой (10,74) сторон, ширина надкрыльев - левого (9,94) и правого (9,5), а наименее - длина переднеспинки (5,94).

Значения ошибки среднего и коэффициента вариации колеблются в пределах от 0,21 (количество бугорков на левом надкрылье) до 0.

В таблице 6 представлен результат морфометрического анализа популяции *C.granulatus*, дифференцированной по признакам пола.

При сравнении средних значений признаков видно, что самцы имеют большие значения, чем самки почти по всем параметрам, кроме длины левой голени (3,08) и имеются одинаковые значения по длине головы (3,14).

по многим параметрам: длине головы (0,22), длине левой голени (0,25), ширине правого (0,13) и левого (0,14) надкрыльев, количеству бугорков на левом (1,1) и правом (1,15) надкрыльях.

По коэффициенту вариации самки имеют большие значения, чем самцы по длине головы (6,88), длине левой голени (8,19), ширине надкрыльев - левого (9,75) и правого (8,23), количеству бугорков на левом (10,37) и правом (10,89) надкрыльях. Самцы более изменчивы по следующим параметрам: длина надкрыльев (10,8), длина переднеспинки (6,77), длине правой голени (9,25).

Ошибка среднего и коэффициента вариации по всем параметрам имеют большие значения у самцов.

Таблица 4. Статистические параметры в дифференцированной по полу популяции *C.granulatus*.

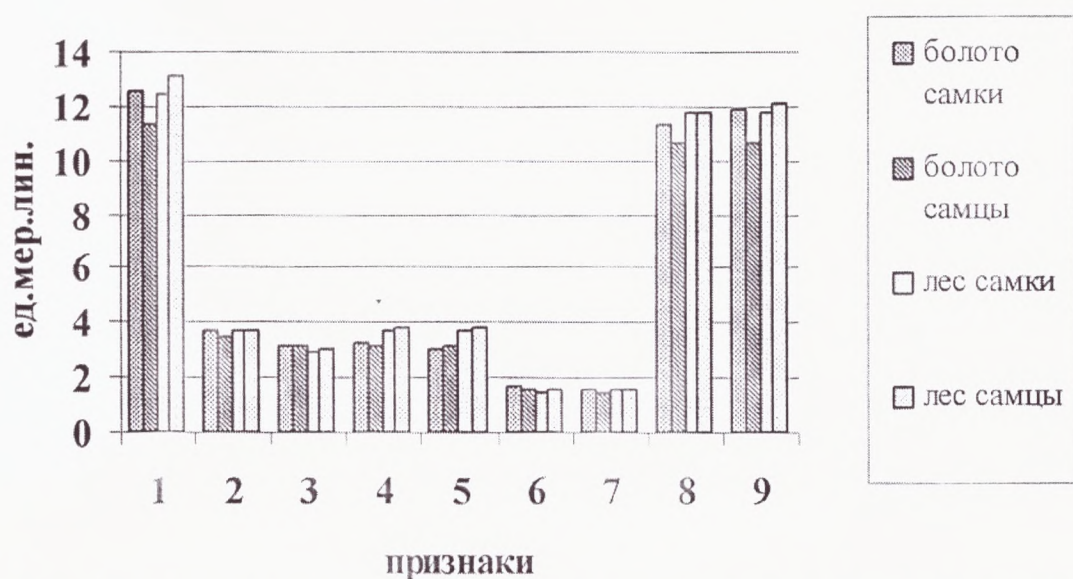
	А	Б	В	Г		Д		Е	
				прав.	лев.	прав.	лев.	прав.	лев.
Самки									
Ср.знач.	11,32	3,42	3,14	3,11	3,08	1,56	1,40	10,6	10,68
Ср.кв.откл.	0,4	0,18	0,22	0,21	0,25	0,13	0,14	1,15	1,11
Коеф.вар.	3,53	5,13	6,88	6,82	8,20	8,23	9,75	10,89	10,37
Ошибка ср.	0,08	0,04	0,04	0,04	0,05	0,03	0,03	0,24	0,23
Кв.ошибки	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,05
<u>Kb.olu.Cv</u>	5,16	7,50	10,04	9,96	11,97	12,02	14,23	15,9	15,14
Самцы									
Ср.знач.	12,54	3,68	3,14	3,28	3,02	1,72	1,54	11,6	12
Ср.кв.откл.	1,36	0,25	0,15	0,30	0,22	0,08	0,11	0,89	1
Коеф.вар.	10,81	6,77	4,83	9,25	7,18	4,86	7,40	7,71	8,33
Ошибка	0,61	0,11	0,07	0,14	0,1	0,03	0,05	0,4	0,45
Кв.ошиб.	0,37	0,01	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,16	0,2
<u>Kb.olu.Cv</u>	11,69	4,58	2,33	8,55	5,15	2,37	5,48	5,95	6,94
Tst самки/самцы									
по среднему	1,99	2,22	0,00	1,21	0,58	3,41	2,34	2,15	2,63
По коеф.вар.	1,77	0,47	0,58	0,56	0,25	0,89	0,53	0,68	0,43

Сравнение средних значений по коэффициенту Стьюдента показало, что по мерным признакам различий между самцами и самками нет, т.к. данные не превышают пороговое 3,19, кроме признака ширины надкрыльев (3,41).

Рис 3. Морфометрические параметры в популяциях *C.hortensis*



Рис. 4. Морфометрические параметры
в популяциях *C. granulatus*



В нестабильных условиях среды соотношение полов сдвигается в сторону самцов, ярче выражается половой диморфизм.

Для сравнения были взяты два вида жуужелиц *C. hortensis* и *C. granulatus*, которых лес - это благоприятное местообитание, по сравнению с болотом.

Исходя из вышеуказанных данных, мы провели сравнительный анализ жуков, дифференцированных по полу.

В Алексеевском районе по среднему значению самки вида *C. hortensis* больше по параметрам, а по коэффициенту вариации наблюдается обратная картина.

Самки вида *C. granulatus* в Чистопольском районе (болото) по среднему значению и по коэффициенту вариации имеют большие значения признаков, самцы, кроме длины левой голени (Г).

Таблица 5. Сравнительный анализ значений признаков и их изменчивость
дифференцированных по полу популяциях жуужелиц.

Район	Вид	Среднее значение	Коэффициент вариации
Алексеевский	<i>C. hortensis</i>	А↑, Б↑, В↑, Г↑, Д↑.	А↓, Б↓, В↓, Г↓, Д↓
Чистопольский	<i>C. granulatus</i>	А↓, Б↓, Г _{пр} ↓, лев ↑, Д↓	А↑, Б↑, В↑, Г _{пр} ↓, лев ↑, Д↑

↑ - значение у самок больше, чем у самцов.

↓ - значение у самок меньше, чем у самцов.

У *C. hortensis* выражен половой диморфизм в обоих биотопах, т.е. различия между самками и самцами практически нет, ни по метрическим признакам, ни по объему изменчивости. У *C. granulatus* половой диморфизм четче выражен болотистом биотопе, по сравнению с лиственным лесом.

Неоднородность полученных результатов может объясняться разными адаптивными возможностями (эврибионтностью). Видно, что *C. granulatus* больше стенобионтен и микроэволюционные сдвиги у него должны идти быстрее.

4.3. Фенотипическая изменчивость в исследованных популяциях жуужелиц.

Для анализа фенотипической изменчивости был проведен подсчет бугорков на надкрыльях с левой и с правой сторон. Результаты представлены в таблице 14.

Таблица 6. Сравнительная характеристика объема фенотипической изменчивости.

Район	Пол	Количество бугорков					
		Правая			Левая		
		дист.	мед.	прокс.	дист.	мед.	прокс.
<i>S. hortensis</i>							
Среднее значение							
Алексеевский район	Самки	↑	↑	↑	↑	↑	↑
	Самцы	↑	↓	↑	↓	↓	↑
Кoeffициент вариации							
<i>S. granulatus</i>							
Среднее значение							
Чистопольский район	Самки	↓			↓		
	Самцы	↑			↑		
Кoeffициент вариации							

↑ - значение у самок больше, чем у самцов.

↓ - значение у самок меньше, чем у самцов.

Исходя из вышеуказанной таблицы, прослеживается тенденция увеличения количества бугорков на надкрыльях у самок, хотя данные неоднородны.

В Алексеевском районе по среднему значению у самок абсолютно по всем параметрам количество бугорков больше. По коэффициенту вариации самки имеют большие значения только по правому (дистальная и проксимальная борозды) и по левому (проксимальная борозда) надкрыльям.

Анализ данных по *S. granulatus* показал, что в Чистопольском районе по среднему значению самки имеют только меньшие значения, а по коэффициенту вариации большие.

Прослеживается следующая тенденция: в неблагоприятном биотопе (Чистопольский район, Алексеевский район) изменчивость больше варьирует у самцов, чем у самок, по сравнению с благоприятным местообитанием.

Учитывая, что общий обзор не дает направленных изменений в количестве бугорков ни у *S. hortensis*, ни у *S. granulatus* в разных биотопах, мы оценили флуктуирующую асимметрию по этому признаку и получили такие результаты, что лес является более благоприятным местообитанием по сравнению с болотом. И, действительно, ФА в болоте значительно выше, как у самок, так и у самцов. Стоит подчеркнуть, что именно в этом биотопе самцы показывают повышенный уровень ФА по сравнению с самками, что подтверждает нашу гипотезу о том, что в неблагоприятных условиях среды изменчивость в самцовой части популяции возрастает. Во всех других биотопах уровень ФА невысокий (от 1 до 3), и именно в таких оптимальных условиях фенотипическая изменчивость больше у самок.

Таким образом, можно заключить, что уровень ФА как показателя нестабильности развития увеличен в неблагоприятных условиях именно в самцовой части популяции.

Выводы

1. Выборки самок и самцов, принадлежащие к одной популяции жужелиц, как правило, не отличаются по средним значениям метрических признаков, но имеют существенные различия в вариации этих признаков в соответствующих биотопах.

2. Объем фенотипической изменчивости, оцененной по показателю флуктуирующей асимметрии количества бугорков на надкрыльях, наибольший в экологически неблагоприятном биотопе, причем именно в нем величина флуктуирующей асимметрии у самцов больше, по сравнению с самками; в благоприятных биотопах флуктуирующая асимметрия числа бугорков на надкрыльях больше выражена у самок.

3. Учитывая вышеизложенное, можно заключить, что явление гетерохронной изменчивости полов регистрируется в популяциях *C. hortensis* и *C. granulatus*; для выяснения механизмов его проявления требуются дальнейшие исследования.

1. [https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%96%D1%83%D0%B6%D0%B5%D0%BB%D0%B8%D1%86%D1%8B_\(%D1%80%D0%BE%D0%B4\)](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%96%D1%83%D0%B6%D0%B5%D0%BB%D0%B8%D1%86%D1%8B_(%D1%80%D0%BE%D0%B4))
2. Почвы Куйбышевской области / Под ред. Г.Г.Лобова. -Куйбышев: Кн. изд-во, 1984. - 392 с.
3. Леонтьева О.В., Кривопалова С.А. Комплексы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) естественных биотопов и агроценозов Исаковского государственного биологического заказника // Изуч. и охр. биол. разнообраз. ландшафт. Русск. равн.: -Пенза, 1999. С. 222-224.
4. Утробина Н.М. Обзор жужелиц Среднего Поволжья // Почв. фауна Ср. Поволжья: Сб. ст. -М.: Наука, 1964. С. 93-119.
5. Крыжановский О.Л. Жуки подотряда Adephaga: семейства Rhysodidae, Trachypachidae; семейство (вводная часть и обзор фауны СССР) - Фауна СССР, Новая серия, том 1, выпуск 2, 1983. 341 с.
6. Жеребцов А.К. 1985. Фауна и жизненные формы жужелиц Среднего Поволжья // IX Междунар. коллокви. по почв. зоол., Москва, 16-20.08.85, Тез. докл. С. 323.
7. Макаров К.В., Егоров С.Л. 1986. Жизненные формы рода Carabus (L.) Thoms. (Coleoptera, Carabidae) // Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих. МГПИ. С. 10-25.
8. Шарова И.Х. 1960. Морфо-экологические типы личинок жужелиц (Carabidae) // Зоол. журн. Т. 39 (5) С. 691-708.
9. Шарова И.Х. 1974. Жизненные формы имаго жужелиц // Зоол. журн. Т. 53 (5) С. 692-709.
10. Шарова И.Х. 1975. Эволюция жизненных форм имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. Т. 54 (1) С. 49-67.
11. Шарова И.Х. 1976. Жизненные формы личинок жужелиц и их эволюционные взаимоотношения // Эволюционная морфология личинок насекомых. С. 56-80.
12. Шарова И.Х. 1979. Метод жизненных форм в зоологии // Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании. Тез. докл. научн. конф. зоологов педагогических институтов. Т. 1 С. 188-189.
13. Шарова И.Х. 1981. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Наука. С. 1-283.