

УДК 575.17-595.768.11

ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ В БЕЛОРУССКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ *ALTICA OLERACEA* (LINNAEUS, 1758) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, GALERUCINAE)

О. Л. НЕСТЕРОВА¹⁾, Н. В. ВОРОНОВА¹⁾, А. А. ДВОРНИКОВА¹⁾

¹⁾Белорусский государственный университет, пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Беларусь

Исследование полиморфизма жилкования перепончатых крыльев листоедов-блошек *A. oleracea* из четырех белорусских популяций показало наличие у данного вида изменчивости морфологии как главных, так и второстепенных жилок. Все изученные выборки продемонстрировали невысокий уровень внутривидового разнообразия, но значительную долю редких морф, большая часть которых оказались уникальными для каждой популяции. Выделено 28 фенотипов жилкования крыла (из них 15 фенотипов являлись общими для всех популяций) и 29 фенотипов комплексов (ни один из них не был общим для всех популяций). Связь между степенью флуктуирующей асимметрии жилкования крыльев в популяциях и экологическими условиями среды обитания популяции не обнаружена.

Ключевые слова: листоеды; блошки; *Altica oleracea*; Chrysomelidae; фенетика; фен; полиморфизм; жилкование крыла; популяция.

Благодарность. Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант № Б20ЕА-051 от 6 ноября 2020 г.).

Образец цитирования:

Нестерова ОЛ, Воронова НВ, Дворникова АА. Фенетический анализ изменчивости жилкования крыльев в белорусских популяциях *Altica oleracea* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). *Экспериментальная биология и биотехнология*. 2024;1:54–65.
EDN: KOHPSJ

For citation:

Nesterova OL, Voronova NV, Dvornikova AA. Phenetic analysis of wing venation variability in Belarusian populations of the *Altica oleracea* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). *Experimental Biology and Biotechnology*. 2024; 1:54–65. Russian.
EDN: KOHPSJ

Авторы:

Оксана Львовна Нестерова – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры общей экологии и методики преподавания биологии биологического факультета.

Нина Владимировна Воронова – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры общей экологии и методики преподавания биологии биологического факультета.

Александра Александровна Дворникова – студентка биологического факультета. Научный руководитель – О. Л. Нестерова.

Authors:

Oxana L. Nesterova, PhD (biology), docent; associate professor at the department of general ecology and methods of biology teaching, faculty of biology.

oxanesterova@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-3226-4388>

Nina V. Voronova, PhD (biology), docent; associate professor at the department of general ecology and methods of biology teaching, faculty of biology.

ninavvoronova@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-2069-7450>

Alexandra A. Dvornikova, student at the faculty of biology.

PHENETIC ANALYSIS OF WING
VENATION VARIABILITY IN BELARUSIAN POPULATIONS
OF THE *ALTICA OLERACEA* (LINNAEUS, 1758)
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, GALERUCINAE)

O. L. NESTEROVA^a, N. V. VORONOVA^a, A. A. DVORNIKOVA^a

^a*Belarusian State University, 4 Niezaliezhnasci Avenue, Minsk 220030, Belarus*

Corresponding author: O. L. Nesterova (oxanesterova@gmail.com)

A study of the leaf beetles *A. oleracea* venation polymorphism of the membranous wings from four Belarusian populations showed the presence of variability in the morphology of both main and secondary veins. All studied populations demonstrated the low level of intrapopulation diversity and the large proportion of rare morphs, most of which turned out to be unique for each population. A total of 28 wing venation phenes have been identified, of which 15 phenes are common to all populations, and 29 phenocomplexes, none of which are common to all populations. There was also no connection between the degree of fluctuating asymmetry of wing venation in populations and the ecological conditions of the environment in which the population lives.

Keywords: leaf beetles; flea beetles; *Altica oleracea*; Chrysomelidae; phenetics; phene; polymorphism; wing venation; population.

Acknowledgements. The work was carried out with financial support from the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (grant No. B20EA-051 dated 2020 November 6).

Введение

Фенетические исследования до настоящего времени остаются удобным и простым инструментом для популяционного анализа различных групп животных. Особенно широко данный вид исследований применим для насекомых, поскольку у них легко получить выборки большого объема.

Целью работы было изучение нескольких популяций жуков-листоедов группы земляных блошек (Alticini) методами фенетики. Жуки-листоеды (Insecta, Coleoptera, Chrysomelidae) являются одним из крупнейших семейств жесткокрылых как в мировой фауне, так и в фауне Беларуси. Они играют важнейшую роль в экосистемах как консументы первого порядка; все фазы их развития – от яйца до имаго – входят в цепи питания животных разных таксонов.

Объектом исследования выбран листоед *Altica oleracea* (Linnaeus, 1758) с транспалеарктическим типом ареала. Вид строго приурочен к кормовым растениям, поэтому его биотопическое распределение связано с местами произрастания кипрея *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., 1771. Как личинки, так и имаго питаются его листьями [1–4]. Имаго также могут подгрызать листья птичьего горца, земляники, переходя на них после выхода из куколки в июле – августе и апреле – мае до начала вегетации основного кормового растения (рис. 1).



Рис. 1. Имаго *A. oleracea*
на кормовых растениях: а – кипрей; б – земляника
Fig. 1. *A. oleracea* imago on food plants: a – fireweed; b – strawberry

Вид *A. oleracea* является бивольтинным, зимует на стадии имаго. Кроме того, он интересен флуктуирующим соотношением полов в популяциях. Нередко самки численно значительно преобладают над самцами, иногда до полного отсутствия самцов в популяции. Это позволяет предполагать наличие партеногенеза у данного вида блошек.

Для того чтобы изучить популяционную структуру *A. oleracea*, авторы исследовали особенности жилкования второй пары крыльев. Изменчивость жилкования крыльев у летающих насекомых может служить хорошим маркером внутривидовых и внутривидовых группировок, а также общего состояния отдельных популяций. Жилкование крыльев исследовалось у различных, как правило крупных, видов семейства Chrysomelidae [5; 6]. В данной работе изучается вид листоедов-блошек Alticini, который имеет довольно мелкие размеры (4–5 мм) и к тому же взлетает с субстрата в прыжке. Предполагается, что при этом нагрузка на крылья получается значительно ниже, чем у других активно летающих жуков. В связи с этим изменчивость и стабильность отдельных элементов жилкования крыльев представляют особый интерес.

Материалы и методы исследования

Сбор материала для исследования осуществлялся в Минском и Воложинском районах Минской области в 2021–2022 гг. (табл. 1) с использованием стандартных энтомологических методов (кошение энтомологическим сачком, сбор эксгаустером).

Таблица 1

Объем исследуемого материала

Table 1

Volume of material being studied

Номер выборки	Расположение популяций	Дата сбора	Объем выборки, экз.
1	Минская область, Воложинский район, д. Калдыки (54,136691° с. ш., 26,413188° в. д.)	Июль 2021 г.	50
2	Минская область, Минский район, д. Колядичи (53,826591° с. ш., 27,567474° в. д.)	Июль 2022 г.	33
3	Минская область, Минский район, памятник природы республиканского значения «Дубрава» (53,834787° с. ш., 27,472911° в. д.)	Май 2022 г.	94
4	Минская область, Воложинский район, д. Калдыки (54,136691° с. ш., 26,413188° в. д.)	Июль 2022 г.	70
5	Минская область, Минский район, памятник природы республиканского значения «Дубрава» (53,834787° с. ш., 27,472911° в. д.)	Июль 2022 г.	81
6	Город Минск, лесопарк «Медвежино» (53,889983° с. ш., 27,454064° в. д.)	Август 2022 г.	49
Всего			377

Для исследования жилкования крыльев изготавливались фиксированные препараты перепончатых крыльев на предметных стеклах в глицериножелатиновой среде.

Оценка фенетического разнообразия проводилась с использованием традиционных показателей популяционной изменчивости и сходства по полиморфным признакам [7–9].

Результаты и их обсуждение

Для вида *A. oleracea*, как и для всех листоедов, характерен кантароидный тип жилкования перепончатых крыльев с упрощенной кубитально-анальной системой (рис. 2).

Выделение фенов жилкования крыла проводилось по форме жилок, их расположению, редукции отдельных продольных или поперечных жилок, разветвлению, наличию добавочных жилок и других образований на крыле (табл. 2). Всего выделено 28 фенов жилкования крыла *A. oleracea*.

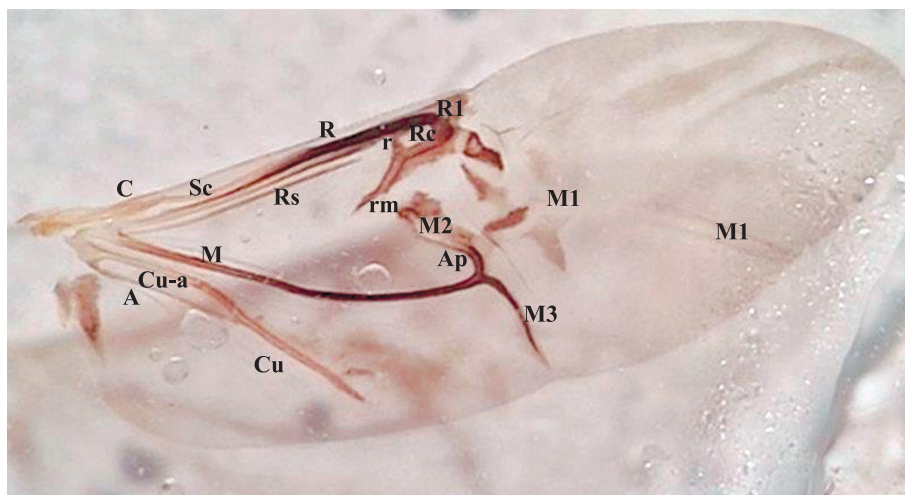


Рис. 2. Жилкование перепончатого крыла *A. oleracea*:

C – костальная жилка; Sc – субкостальная жилка; R, R1 – радиальные жилки;
Rs – сектор радиуса; M, M1, M2, M3 – медиальные жилки;
Cu – кубитальная жилка; A – анальная жилка; r – поперечная радиальная жилка;
rm – поперечная радиально-медиальная жилка;
Cu-a – кубитально-анальная ячейка; Ap – медиальная ячейка; Rc – радиальная ячейка
Fig. 2. Membranous wing venation of *A. oleracea*: C – costal vein; Sc – subcostal vein;
R, R1 – radial veins; Rs – sector of radius; M, M1, M2, M3 – medial veins; Cu – cubital vein;
A – anal vein; r – transverse radial vein; rm – transverse radial-medial vein;
Cu-a – cubital-anal cell; Ap – medial cell; Rc – radial cell

Таблица 2


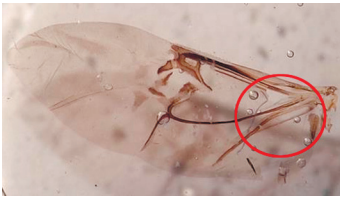
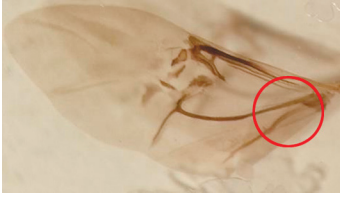





Фены жилкования крыла *A. oleracea* и их встречаемость в выборках

Table 2

Wing venation phenes of *A. oleracea* and their frequency in samples

Фен	Расположение признака	Описание	Частота встречаемости, %, в выборке					
			№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
F1.1		Медиальная жилка M1 не выражена	8,5	1,5	18,2	18,4	21,5	12,2
F1.2		Медиальная жилка M1 хорошо склеротизирована	4,8	7,3	6,8	0,1	0	0,8
F2.1		Наличие склеротизированного участка рядом с кубитальной жилкой	0,3	8,5	0	0	0	0,3




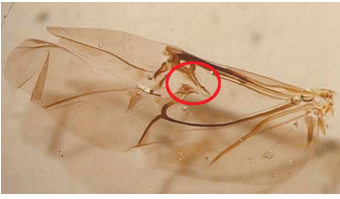
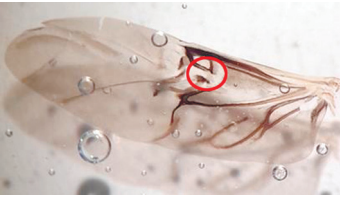



Продолжение табл. 2
 Continuation of the table 2

Фен	Расположение признака	Описание	Частота встречаемости, %, в выборке					
			№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
F2.2		Отсутствие склеротизированного участка рядом с кубитальной жилкой	13,0	0,3	24,9	18,6	21,5	12,7
F3.1		Медиальная и кубитальная жилки соприкасаются в проксимальных концах	8,8	4,2	0	2,4	0	0,8
F3.2		Медиальная и кубитальная жилки не соприкасаются в проксимальных концах	4,5	4,5	24,9	16,2	21,5	12,2
F4.1		Наличие склеротизированного участка под медиальной жилкой М3	0,3	8,5	0	0	0	0
F4.2		Отсутствие склеротизированного участка под медиальной жилкой М3	13,0	0,3	24,9	18,6	21,5	12,3
F5.1		Наличие склеротизированного участка под радиальной жилкой	0,3	8,5	0	0	0	0,5
F5.2		Отсутствие склеротизированного участка под радиальной жилкой	13,0	0,3	24,9	18,6	21,5	12,5
F6.1		Наличие склеротизированного участка с наружной стороны от сектора радиуса	0	0,7	0	0	0	0,5


Продолжение табл. 2
Continuation of the table 2

Фен	Расположение признака	Описание	Частота встречаемости, %, в выборке					
			№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
F6.2		Отсутствие склеротизированного участка с наружной стороны от сектора радиуса	13,3	8,1	24,9	18,6	21,5	12,5
F7.1		Расслоение радиальной жилки	11,8	0,3	24,9	18,6	21,5	12,5
F7.2		Радиальная жилка является цельной	1,5	8,5	0	0	0	0,5
F8.1		Наличие под сектором радиуса участка с сильной склеротизацией	12,1	8,1	24,9	18,6	21,5	12,5
F8.2		Наличие под сектором радиуса участка с остаточной склеротизацией	1,2	0,7	0	0	0	0,5
F9.1		Склеротизированные участки под сектором радиуса соприкасаются	0,3	8,5	0	0	0	0,5
F9.2		Склеротизированные участки под сектором радиуса не соприкасаются	13,0	0,3	24,9	18,6	21,5	12,5
F10.1		Наличие выраженного отростка радиальной жилки снаружи радиальной ячейки	13,0	0,3	24,9	18,6	21,5	12,5

Продолжение табл. 2
 Continuation of the table 2

Фен	Расположение признака	Описание	Частота встречаемости, %, в выборке					
			№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
F10.2		Отсутствие выраженного отростка радиальной жилки снаружи радиальной ячейки	0,3	8,5	0	0	0	0,5
F11.1		Угол между медиальной жилкой и ее ответвлением M2 составляет $\approx 80^\circ$	13,0	0,3	24,9	18,6	21,5	12,5
F11.2		Угол между медиальной жилкой и ее ответвлением M2 составляет $\approx 35^\circ$	0,3	8,5	0	0	0	0,5
F12.1		Наличие вытянутого отростка радиальной ячейки	13,0	0,3	24,9	18,6	21,5	12,5
F12.2		Отсутствие вытянутого отростка радиальной ячейки	0,3	8,5	0	0	0	0,5
F13.1		Соотношение ширины и высоты радиальной ячейки составляет 5 : 2, соотношение длины крыла и ширины ячейки – 25 : 1	13,0	0,3	24,9	18,6	21,5	12,5
F13.2		Соотношение ширины и высоты радиальной ячейки составляет 5 : 2, соотношение длины крыла и ширины ячейки – 10 : 1	0,3	8,5	0	0	0	0,5
F14.1		Отсутствие дополнительной склеротизации рядом с кубитальной жилкой	8,4	8,5	9,8	12,2	18,0	7,7

Окончание табл. 2
Ending of the table 2

Фен	Расположение признака	Описание	Частота встречаемости, %, в выборке					
			№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
F14.2		Наличие дополнительной склеротизации рядом с кубитальной жилкой	4,9	0,3	15,1	6,4	3,5	5,3
Количество фенов в выборках			19	19	16	17	15	27

В ходе анализа частоты встречаемости фенов в исследуемых популяциях (см. табл. 2) обнаружено 15 общих фенов, из них 4 фена являются доминирующими для всех выборок, 11 фенов также обладают высокой частотой встречаемости везде, кроме выборки № 2 (д. Колядичи, Минский район). Уникальных фенов, встречающихся только в какой-либо одной популяции, не выявлено.

Анализ индивидуального сочетания фенов позволил выделить 29 фенокомплексов жилкования крыла *A. oleracea* (табл. 3).

Таблица 3

Встречаемость выделенных фенокомплексов в выборках

Table 3

The identified phenocomplexes and their frequency in the samples

Фенокомплекс	Сочетание фенов	Частота встречаемости, %, в выборке					
		№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
Fc1	F1.2, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.2	6,0	1,5	0	0	0	0
Fc2	F1.2, F2.2, F3.2, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.1	3,0	0	9,0	0,7	0	2,0
Fc3	F1.2, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.1	14,0	0	0	0	0	0
Fc4	F1.2, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.2, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.2	1,0	0	0	0	0	0
Fc5	F1.1, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.1	19,0	0	0	7,1	0	4,1
Fc6	F1.1, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.2, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.1	1,0	0	0	0	0	0
Fc7	F1.1, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.2	13,0	1,5	0	5,7	0	2,0
Fc8	F1.1, F2.2, F3.2, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.1	13,0	0	30,0	58,0	84,0	47,0
Fc9	F1.1, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.2, F8.2, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.2	2,0	0	0	0	0	0
Fc10	F1.1, F2.2, F3.2, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.2	8,0	0	43,0	29,0	16,0	39,0
Fc11	F1.2, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.2, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.1	2,0	0	0	0	0	0
Fc12	F1.2, F2.2, F3.2, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.2	4,0	0	18,0	0	0	0
Fc13	F1.2, F2.2, F3.2, F4.2, F5.2, F6.2, F7.2, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.1	2,0	0	0	0	0	0
Fc14	F1.1, F2.2, F3.2, F4.2, F5.2, F6.2, F7.2, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.1	2,0	0	0	0	0	0

Фенокомплекс	Сочетание фенов	Частота встречаемости, %, в выборке					
		№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
Fc15	F1.2, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.2, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.2	2,0	0	0	0	0	0
Fc16	F1.1, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.2, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.1	2,0	0	0	0	0	0
Fc17	F1.2, F2.1, F3.2, F4.1, F5.1, F6.2, F7.1, F8.1, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	2,0	0	0	0	0	0
Fc18	F1.2, F2.1, F3.2, F4.1, F5.1, F6.2, F7.2, F8.1, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	0	32,0	0	0	0	0
Fc19	F1.2, F2.1, F3.1, F4.1, F5.1, F6.2, F7.2, F8.1, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	0	36,0	0	0	0	0
Fc20	F1.1, F2.1, F3.2, F4.1, F5.1, F6.1, F7.2, F8.1, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	0	1,5	0	0	0	0
Fc21	F1.1, F2.1, F3.2, F4.1, F5.1, F6.2, F7.2, F8.1, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	0	7,6	0	0	0	0
Fc22	F1.2, F2.1, F3.2, F4.1, F5.1, F6.1, F7.2, F8.1, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	0	3,0	0	0	0	0
Fc23	F1.2, F2.1, F3.2, F4.1, F5.1, F6.2, F7.2, F8.2, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	0	7,6	0	0	0	0
Fc24	F1.1, F2.1, F3.1, F4.1, F5.1, F6.2, F7.2, F8.1, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	0	6,1	0	0	0	0
Fc25	F1.2, F2.1, F3.1, F4.1, F5.1, F6.1, F7.2, F8.1, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	0	3,0	0	0	0	0
Fc26	F1.1, F2.2, F3.2, F4.2, F5.1, F6.1, F7.2, F8.2, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	0	0	0	0	0	2,0
Fc27	F1.2, F2.2, F3.2, F4.2, F5.1, F6.1, F7.2, F8.2, F9.1, F10.2, F11.2, F12.2, F13.2, F14.1	0	0	0	0	0	2,0
Fc28	F1.2, F2.1, F3.2, F4.2, F5.2, F6.2, F7.1, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.1	0	0	0	0	0	2,0
Fc29	F1.1, F2.2, F3.1, F4.2, F5.2, F6.2, F7.2, F8.1, F9.2, F10.1, F11.1, F12.1, F13.1, F14.2	1,0	0	0	0	0	0
<i>Количество фенокомплексов в выборках</i>		<i>18</i>	<i>10</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>2</i>	<i>8</i>

Анализ гетерохронных выборок, собранных в одном сезоне (выборки № 3 и 5), показал снижение изменчивости изучаемых параметров в популяции в течение сезона. Однако гетерохронные выборки одной и той же популяции второй генерации, собранные в разные годы (выборки № 1 и 4), демонстрируют также значительные различия в количестве фенокомплексов. Кроме того, популяция *A. oleracea*, вышедшая из зимовки (выборка № 3), характеризуется невысокой изменчивостью жилкования крыльев относительно таковой у остальных проанализированных популяций вида. Таким образом, на данном этапе исследования авторы не выявили какой-либо закономерности в изменении степени разнообразия жилкования крыльев в пределах популяции вида по генерациям и сезонам.

Не обнаружено ни одного общего для всех выборок фенокомплекса. Лишь 2 фенокомплекса (Fc8 и Fc10) доминируют везде, кроме выборки № 2 (д. Колядичи, Минский район), которая, в свою очередь, обладает 7 уникальными фенокомплексами.

Проанализированы гетерохронные выборки, собранные в д. Калдыки в 2021–2022 гг. (выборки № 1 и 4), а также выборки, собранные на территории памятника природы республиканского значения «Дубрава» в 2022 г. и являющиеся разными поколениями одного сезона (выборки № 3 и 5). На выборки № 1 и 4 приходится 18 фенокомплексов, из которых 5 фенокомплексов являются общими. В обеих выборках доминирует фенокомплекс Fc10. Новых фенокомплексов, не представленных в выборке предыдущего года, в выборке 2022 г. не обнаружено. На выборки № 3 и 5 приходится всего 4 фенокомплекса, из них 2 фенокомплекса являются общими, доминирующими и в большинстве остальных выборок.

Для анализируемых феноккомплексов жилкования крыла были рассчитаны показатели внутривнутрипопуляционного разнообразия (μ) и доли редких морф (h), а также ошибки показателей внутривнутрипопуляционного разнообразия ($S\mu$) и доли редких морф (Sh), позволяющие оценить степень и структуру этого разнообразия.

Самым высоким показателем внутривнутрипопуляционного разнообразия обладает выборка № 1, собранная в д. Калдыки в 2021 г., самым низким – выборка № 5, собранная на территории памятника природы республиканского значения «Дубрава». Наибольшей долей редких морф характеризуется выборка № 6 из лесопарка «Медвежино», наименьшей – выборка № 3 с территории памятника природы республиканского значения «Дубрава» (табл. 4).

Таблица 4

Значения показателей внутривнутрипопуляционного разнообразия выборок *A. oleracea* по жилкованию перепончатого крыла

Table 4

Intrapopulation diversity of *A. oleracea* samples by membranous wing venation

Номер выборки	$\mu \pm S\mu$	$h \pm Sh$
1	14,47 ± 0,71	0,20 ± 0,04
2	7,17 ± 0,55	0,28 ± 0,06
3	3,72 ± 0,07	0,07 ± 0,02
4	3,57 ± 0,19	0,29 ± 0,04
5	1,73 ± 0,05	0,13 ± 0,03
6	4,93 ± 0,39	0,38 ± 0,05

В целом популяции демонстрируют невысокий уровень внутривнутрипопуляционного разнообразия, но большую долю уникальных для каждой из них морф.

Исследуемые выборки популяций *A. oleracea* сравнивались между собой по частотам вариаций каждого анализируемого феноккомплекса с использованием показателя попарного сходства (r) (табл. 5).

Таблица 5

Результаты попарного сравнения популяций

Table 5

The results of pairwise comparison of populations

Сравниваемые выборки	Показатель попарного сходства (r)					
	Выборка № 1	Выборка № 2	Выборка № 3	Выборка № 4	Выборка № 5	Выборка № 6
Выборка № 1	–	0,02	0,08	0,12	0,12	0,10
Выборка № 2	0,02	–	0	0,01	0	0,0003
Выборка № 3	0,08	0	–	0,29	0,32	0,31
Выборка № 4	0,12	0,01	0,29	–	0,53	0,39
Выборка № 5	0,12	0	0,32	0,53	–	0,46
Выборка № 6	0,10	0,0003	0,31	0,39	0,46	–

Наибольшим сходством обладают выборки № 4 и 5, собранные в один год, но в разных локациях. Наименьшим сходством характеризуются выборки № 2 и 6 и выборки № 2 и 4, которые были собраны в разных локациях и в разные годы. Выборки № 2 и 3 и выборки № 2 и 5 вообще не имеют ничего общего. В результате попарного сравнения популяций можно заметить, что наименьшим сходством или отсутствием сходства с другими выборками обладает выборка № 2.

При анализе половой структуры популяций были определены доля самок и самцов в каждой из них, количество феноккомплексов, встречающихся отдельно у самок и самцов, а также количество общих феноккомплексов (табл. 6). В большинстве случаев численность самок значительно превосходит численность самцов. Кроме того, самки отличаются большей вариабельностью анализируемых признаков, чем самцы.

Таблица 6

Половая структура популяций и распределение фенокомплексов по полу

Table 6

The sex structure of populations and distribution of phenocomplexes by sex

Номер выборки	Доля самок, %	Доля самцов, %	Количество фенокомплексов самок	Количество фенокомплексов самцов	Количество общих фенокомплексов
1	78	22	17	9	8
2	36	64	7	7	3
3	99	1	4	1	1
4	91	9	5	3	3
5	84	16	2	2	2
6	90	10	7	2	1

Проанализировано соотношение полов в гетерохронных выборках. Так, в популяции, обитающей на территории памятника природы республиканского значения «Дубрава», в выборке зимовавшего поколения (выборка № 3) доля самцов существенно меньше, чем в выборке новой генерации (выборка № 5). Это говорит о низкой выживаемости самцов в течение зимовки. Однако при сравнении полового соотношения в выборках одной и той же генерации, но разных лет (д. Калдыки, выборки № 1 и 4) доля самцов может значительно колебаться.

В проанализированных выборках у самок имеются уникальные фенокомплексы, у самцов обнаружены единичные уникальные морфы (выборки № 1 и 6). Все остальные фенокомплексы являются общими для обоих полов в пределах каждой популяции.

Исключение составляет выборка новой генерации популяции из д. Колядичи (выборка № 2). Численность самцов здесь вдвое превышает численность самок. Кроме того, в этой популяции и у самцов, и у самок выявлены уникальные фенокомплексы.

Анализ изменчивости жилкования крыльев *A. oleracea* позволил обнаружить явление флуктуирующей асимметрии (табл. 7), характеризующееся явными отклонениями от билатеральной симметрии. Показатель асимметрии указывает на наличие в среде обитания живых организмов негативного фактора.

Таблица 7

Флуктуирующая асимметрия жилкования крыльев *A. oleracea*

Table 7

Fluctuating asymmetry of wing venation of *A. oleracea*

Номер выборки	Доля асимметричных особей, %
1	20,0
2	9,09
3	18,08
4	18,57
5	6,17
6	0

Самой высокой доля жуков с асимметрией жилкования крыльев была в гетерохронных выборках популяции из д. Калдыки. Сбор блошек производился в одном и том же месте, которое представляет собой густые заросли кипрея на лугу, не подверженном антропогенному воздействию. В популяции из лесопарка «Медвежино», расположенного в черте г. Минска, явление флуктуирующей асимметрии жилкования крыльев не установлено, что говорит о благоприятности среды обитания данной популяции. Сбор блошек проводился на окраине парка в нескольких метрах от автомобильной дороги. Какой-либо корреляции между уровнем морфологической асимметрии в популяциях и качеством их мест обитания выявить не удалось.

Заклучение

Таким образом, анализ особенностей жилкования перепончатых крыльев листоедов-блошек *A. oleracea* из разных популяций показал наличие у данного вида изменчивости морфологии как главных, так и второстепенных жилок. Исследование полиморфизма вида по этому признаку позволило выделить ряд фенотипов и феноккомплексов, дающих возможность анализировать фенотипическую структуру отдельных популяций. Все изученные выборки продемонстрировали невысокий уровень внутривидовой изменчивости, но значительную долю редких морф, большая часть которых оказались уникальными для каждой популяции. Связь между степенью флуктуирующей асимметрии жилкования крыльев в популяциях и экологическими условиями среды обитания популяции не обнаружена.

Библиографические ссылки

1. Нестерова ОЛ. Таксономическое разнообразие листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) фауны Беларуси. *Вестник БГУ. Серия 2, Химия. Биология. География*. 2002;3:23–26.
2. Нестерова ОЛ. Трофическая специализация жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) фауны Беларуси. *Вестник БГУ. Серия 2, Химия. Биология. География*. 2003;1:104–106.
3. Лопатин ИК, Нестерова ОЛ. *Насекомые Беларуси: листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) = Insecta of Belarus: leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae)*. Минск: Технопринт; 2005. 294 с.
4. Нестерова ОЛ. Фауна листоедов-блошек (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae, Alticini) Беларуси. *Труды Белорусского государственного университета*. 2015;10(часть 1):345–358.
5. Круглова ОЮ, Ермоленко АВ. Фенетический анализ изменчивости морфометрических признаков и жилкования крыльев в популяциях лапландского листоеда (*Chrysomela lapponica*). В: Пахомов АЕ, Бригадиренко ВВ, Гайченко ВА, Гасо ВЯ, Дворецкий АН, Ивашов АВ и др., редакторы. *Биоразнообразие и роль животных в экосистемах. Материалы IV Международной научной конференции; 9–12 октября 2007 г.; Днепропетровск, Украина*. Днепропетровск: Издательство Днепропетровского национального университета; 2007. с. 267–269.
6. Милишев ОЮ. Фенетический анализ жилкования крыльев *Chrysomela populi* L. (Coleoptera, Chrysomelidae). *Вестник БГУ. Серия 2, Химия. Биология. География*. 1998;3:34–39.
7. Животовский ЛА. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. *Журнал общей биологии*. 1979;40(4):587–602.
8. Животовский ЛА. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. В: Яблоков АВ, редактор. *Фенетика популяций*. Москва: Наука; 1982. с. 38–44.
9. Животовский ЛА. *Популяционная биометрия*. Глотов НВ, редактор. Москва: Наука; 1991. 271 с.

References

1. Nesterova OL. The taxonomic diversity of Belarus leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) fauna. *Vestnik BGU. Seriya 2, Khimiya. Biologiya. Geografiya*. 2002;3:23–26. Russian.
2. Nesterova OL. The trophic speciality of the leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of Belarus fauna. *Vestnik BGU. Seriya 2, Khimiya. Biologiya. Geografiya*. 2003;1:104–106. Russian.
3. Lopatin IK, Nesterova OL. *Insecta of Belarus: leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae)*. Minsk: Tekhnoprint; 2005. 294 p. Russian.
4. Nesterova OL. The flea beetles fauna (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae, Alticini) of Belarus. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2015;10(part 1):345–358. Russian.
5. Kruglova OY, Ermolenko AV. Phenetic analysis of the morphometric indices and nervuration of *Chrysomela lapponica* populations. In: Pakhomov AE, Brigadirenko VV, Gaichenko VA, Gasso VYa, Dvoretzkii AN, Ivashov AV, et al., editors. *Bioraznობობრძიე i rol' zhyvotnykh v ehkosistemakh. Materialy IV Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii; 9–12 oktyabrya 2007 g.; Dnepropetrovsk, Ukraina* [Biodiversity and role of animals in ecosystems. Materials of the 4th International scientific conference; 2007 October 9–12; Dnipropetrovsk, Ukraine]. Dnipropetrovsk: Publishing House of the Dnipropetrovsk National University; 2007. p. 267–269. Russian.
6. Milyashevich OYu. [Phenetic analysis of wing venation of *Chrysomela populi* L. (Coleoptera, Chrysomelidae)]. *Vestnik BGU. Seriya 2, Khimiya. Biologiya. Geografiya*. 1998;3:34–39. Russian.
7. Zhivotovsky LA. [Indicator of similarity of populations by polymorphic traits]. *Zhurnal obshchei biologii*. 1979;40(4):587–602. Russian.
8. Zhivotovsky LA. [Indicators of population variability based on polymorphic traits]. In: Yablokov AV, editor. *Fenetika populyatsii* [Population phonetics]. Moscow: Nauka; 1982. p. 38–44. Russian.
9. Zhivotovsky LA. *Populyatsionnaya biometriya* [Population biometry]. Glotov NV, editor. Moscow: Nauka; 1991. 271 p. Russian.

Получена 28.10.2023 / исправлена 16.11.2023 / принята 17.11.2023.
Received 28.10.2023 / revised 16.11.2023 / accepted 17.11.2023.