

УДК 595.4

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ *TROGULUS NEPAEFORMIS* (SCOROLI, 1763) (OPILIONES, TROGULIDAE) В КАРПАТСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ И КАРПАТСКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ ПРИРОДНОМ ПАРКЕ

Е.В.Прокопенко, А.В.Жуков

Введение

На территории Украины европейский сенокосец *Trogulus nepaeformis* (Scoroli, 1763) отмечен в Закарпатской, Ивано-Франковской, Тернопольской, Черновицкой, Киевской и Хмельницкой областях [1-5]. В Карпатах вид обитает в основном в светлых и сухих буковых лесах, на опушках ельников. Во влажных и затененных еловых лесах и елово-пихтовых субучинах его численность значительно снижается. *T. nepaeformis* отмечен в горах до высоты 800-870 м. н.у.м. А максимальная его численность была зарегистрирована на высоте около 295 м. н.у.м. (нижний лесной ярус).

Материал и методы

Данная работа является результатом обработки коллекции (сборы 1999-2005 гг.), переданной нам В.А.Чумаком (Ужгородский государственный университет). Материал был собран в Карпатском биосферном заповеднике (с. Малая Уголька, Закарпатская область), Карпатском национальном парке (г. Яремча, Ивано-Франковская область) и с. Лазы (Закарпатская область) с помощью почвенных ловушек. В качестве таковых были использованы стеклянные банки объемом 0,5 л. Были обследованы буковые, еловые леса и елово-пихтовые субучины. Выборка включает 123 самца *Trogulus nepaeformis* (внешний вид – рис. 1).

Промеры были сделаны окуляр-микрометром бинокулярного микроскопа МБС-10 И.И. Головковой с точностью до 0,10 мм. Измерялись следующие параметры: длина тела (ДТ) – от переднего края «капошона» до заднего края тела; ширина тела (ШТ), длина стернума (ДСт) – от переднего края половой крышечки до заднего края последнего абдоминального стернита; базальный членик лапки второй пары ног (ПЛ); дистальный членик лапки второй пары ног (Л). Кроме того, в качестве дополнительных морфометрических характеристик были использованы соотношения указанных промеров в разных сочетаниях (например, длина тела к его ширине и т.д.). Микрофотографии выполнены с помощью камеры для микроскопов KONUS #5827 CCD.

Результаты и обсуждение

Матрица морфометрических признаков была обработана с помощью многомерного анализа главных компонент (алгоритм *NIPALS*). Это позволило учесть нелинейную компоненту во взаимосвязи между изучаемыми признаками, что значительно расширяет возможности такого подхода в сравнении с классическими вариантами метода главных компонент. Было выделено 4 компоненты, которые в сумме описывают 90,24 % изменчивости признакового пространства (табл. 1).

Таблица 1. Результаты анализа главных компонент морфологических признаков *T. nepaeformis*

Признак	Важность признака	Компонента 1	Компонента 2	Компонента 3	Компонента 4
Длина тела	20	-0,74	-0,26	-0,14	0,16
Ширина тела	4	-0,88	-0,37	0,18	0,20
Дистальный членик лапки II	18	-0,57	0,71	0,23	0,06
Базальный членик лапки II	14	-0,81	0,41	-0,31	-0,06
Длина стернума	19	-0,64	-0,31	-0,53	0,15
Ширина стернума	7	-0,88	-0,40	0,16	-0,12
ДТ/ШТ	13	0,83	0,35	-0,28	-0,19
ДТ/Л	17	0,30	-0,83	-0,32	-0,01
ДТ/ПЛ	15	0,77	-0,44	0,35	0,06
ДТ/ДСт	21	0,10	0,17	0,66	-0,03
ДТ/ШСт	12	0,82	0,39	-0,26	0,20
ШТ/Л	9	-0,25	-0,94	-0,08	0,11
ШТ/ПЛ	16	0,85	-0,35	0,26	0,02
ШТ/ДСт	5	-0,73	-0,28	0,58	0,17
ШТ/ШСт	6	0,06	0,12	0,03	0,98
Л/ПЛ	8	0,73	-0,61	0,22	0,06
Л/ДСт	2	-0,26	0,83	0,48	-0,01
Л/ШСт	3	0,31	0,93	0,06	0,14
ПЛ/ДСт	10	-0,86	0,29	-0,35	-0,02
ПЛ/ШСт	11	-0,94	0,15	-0,17	-0,03
ДСт/ШСт	1	0,77	0,32	-0,50	0,21

Компонента 1 отражает изменчивость размеров тела, а также те изменения в его пропорциях, которые связаны с увеличением размеров. Скорость возрастания ширины тела опережает таковую его длины, поэтому более крупные животные имеют более широкое тело. Базальный членик второй пары ног

(рис. 2) по скорости увеличения длины опережает как длину, так и ширину тела. Компонента 2 отражает изменчивость длины лапки II, компонента 3 – изменчивость длины стернума, компонента 4 – пропорции ширины тела и стернума. В табл. 1 указана важность признаков в порядке убывания значения. Важность признака основывается на том, в какой степени он представлен статистической моделью, в данном случае методом главных компонент. Очевидно, что большую роль играют не исходные признаки, а производные от них (индексы), которые указывают на изменение пропорций тела животного.

Главные компоненты можно рассматривать как переменные, которые охватывают наиболее важные аспекты изменчивости линейных размеров и их соотношений, поэтому значения этих переменных можно использовать для кластеризации животных в соответствии с их морфологией (рис. 3). Иерархический кластерный анализ позволяет графически представить отношения подобия между особями в выборке. Уровень выделения дискретных групп достаточно субъективен. Мы остановились на уровне, позволяющем выделить 4 кластера-морфотипа. Эти кластеры достаточно обособлены друг от друга (как следует из дендрограммы), число выделенных кластеров на 1 больше числа пунктов сбора, количество особей, которые относятся к каждому кластеру, соразмерно (табл. 2).



Рис. 1. Внешний вид *T. nepaeformis*



Рис. 2. Базальный и дистальный членик лапки второй пары ног

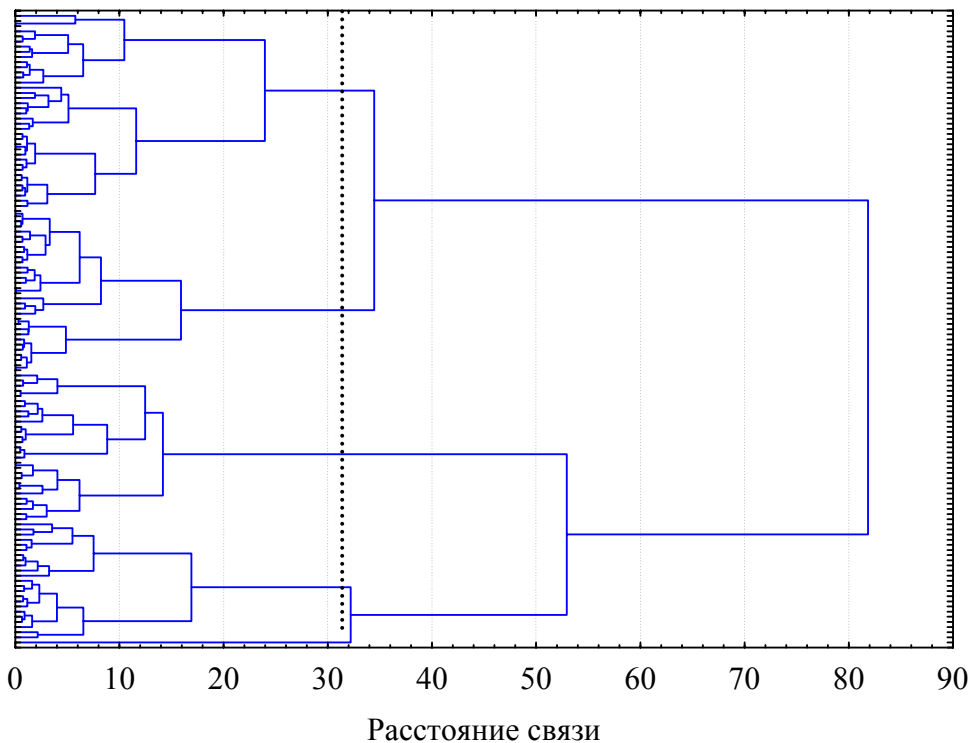


Рис. 3. Дендрограмма кластерного анализа морфометрических признаков *T. nepaeformis* (расстояние Чебышева, метод кластеризации Ворда). Штрих-линией показан уровень выделения 4 морфотипов

Таблица 2. Число особей *T. nepaeformis*, относящихся к различным морфометрическим кластерам

Место сбора	Кластеры				Общий итог
	1	2	3	4	
с. Лазы	1	15	2	4	22
с. Малая Уголька	18	24	16	29	87
г. Яремча	6	4	1	3	14
Общий итог	25	43	19	36	123

Выделенные кластеры-морфотипы отражают морфологическое разнообразие исследованных популяций. Интерпретация (диагностика) морфотипов может быть сделана с точки зрения реальных морфометрических признаков (табл. 3) или с точки зрения статистических признаков – главных компонент (рис. 4).

Таблица 3. Морфометрическая характеристика (размеры в мм) морфотипов *T. nepaeformis*

Признак	Морфотип				В целом
	1	2	3	4	
Длина тела	6,86	6,85	6,67	6,72	6,79
-95%	6,76	6,76	6,42	6,64	6,73
+95%	6,96	6,94	6,94	6,80	6,85
Ширина тела	2,66	2,70	2,64	2,69	2,68
-95%	2,62	2,65	2,51	2,64	2,65
+95%	2,70	2,75	2,77	2,73	2,71
Дистальный членик лапки II	2,14	1,95	2,07	2,08	2,04
-95%	2,11	1,93	2,03	2,06	2,03
+95%	2,16	1,97	2,12	2,10	2,06
Базальный членик лапки II	0,70	0,63	0,64	0,65	0,65
-95%	0,69	0,62	0,60	0,63	0,64
+95%	0,71	0,65	0,68	0,66	0,66
Длина стернума	5,11	5,11	4,92	4,88	5,01
-95%	5,03	5,05	4,74	4,81	4,96
+95%	5,18	5,17	5,11	4,95	5,06
Ширина стернума	2,64	2,67	2,51	2,66	2,63
-95%	2,60	2,62	2,41	2,61	2,61
+95%	2,68	2,71	2,62	2,70	2,66

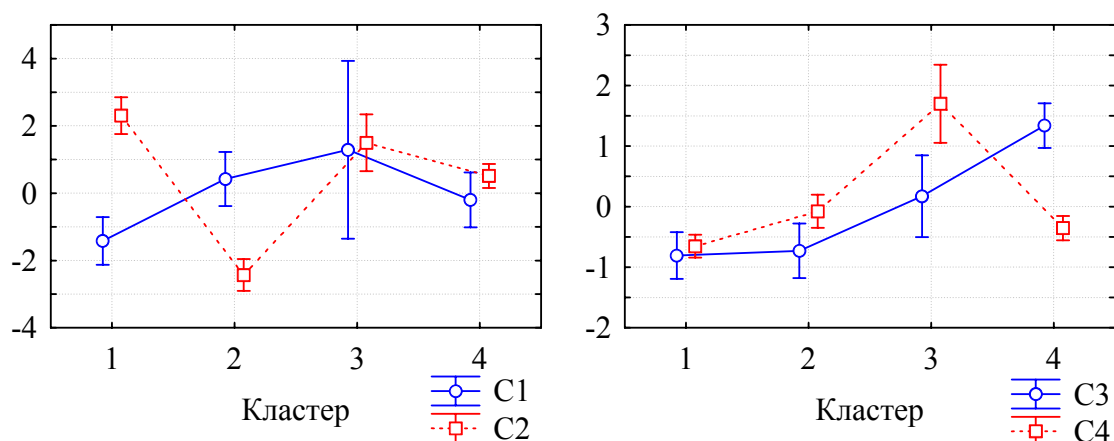


Рис. 4. Значения главных компонент выделенных морфотипов. Условные обозначения: C1-C4 – главные компоненты 1-4

Распределение морфотипов в пунктах сбора материала указывает на своеобразие морфологической изменчивости в различных экологических условиях и на связь между популяциями. Анализ соответствия данных, представленных в табл. 3, позволяет установить соотношение между морфотипами и местами отбора проб (рис. 5). Наиболее тесное соответствие наблюдается для кластера 2 и елового леса в с. Лазы. С буковыми пралесами в с. Малая Уголька сопряжен кластер 4, а с елово-пихтовыми суббучина-

ми в г. Яремча – кластер 1. Кластер 3 наиболее близок к Малой Угольке, но в целом достаточно далеко дистанцирован от этого места. Дистанцию следует понимать в морфологическом контексте. Если морфологическая изменчивость сопряжена с пространственной составляющей, то эта дистанция имеет, в том числе, географический смысл. Если есть связь с особенностями местообитаний, то можно предполагать экологическую проекцию. Кроме того, нельзя не учитывать онтогенетическую составляющую изменчивости, которая может быть сопряжена как с географическим, так и экологическим пространством. Если подробнее, то кластер 3 можно предположительно рассматривать как некоторый стартовый пул особей на ранних этапах онтогенетического развития.

В различных участках географического и экологического ареала вида мы встречаем разную интенсивность роста животных. В процессе роста происходит изменение пропорций тела, что позволяет выделять морфотипы. Если предположить, что линька (а, значит, и увеличение размеров) этих животных имеет место и в половозрелом состоянии (данных, подтверждающих это у нас нет, но линька некоторых взрослых пауков с многолетним жизненным циклом известна, а троглуосы живут, как минимум, несколько лет (Šilhavý, 1956)) морфологическая структура популяции является описанием его возрастной структуры.

Таким образом, морфотипы могут быть различными этапами в индивидуальном развитии сенокосцев. Но морфотипы могут иметь и другую природу, быть не только промежуточными этапами онтогенеза, а его различными конечными звеньями. В таком случае можно предполагать адаптивный характер их возникновения. Альтернативой является случайный характер появления морфотипов.

Если рост животного происходит без превращения в онтогенезе, то в качестве критерия дискретности может выступать подобие между частями тела у животных различных кластеров (морфотипов). Корреляционная матрица морфологических признаков отражает характер взаимосвязи между количественными характеристиками частей тела. Два кластера могут иметь статистически равные значения морфологических признаков, но разные корреляционные матрицы, что дает основание рассматривать их как различные дискретные группы – качественно различные морфотипы. Если у кластеров наблюдаются достоверные количественные различия признаков, но имеет место равенство корреляционных матриц, то речь идет о количественно различных морфотипах. Они могут возникать в результате роста, а качественно различные морфотипы – в результате дивергенции.

Таким образом, сравнение корреляционных матриц дает возможность ответить на вопрос о природе соответствующих морфотипов.

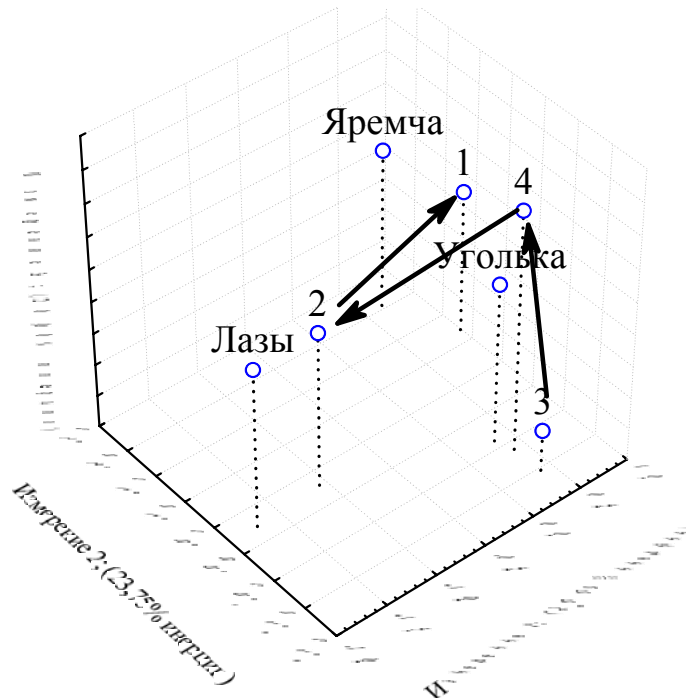


Рис. 5. Распределение мест отбора проб и морфотипов (кластеров, обозначены цифрами) в пространстве измерений 1, 2 и 3, полученных в результате множественного анализа соответствий. Стрелками указан вероятный характер связи между морфотипами

Сравнение корреляционных матриц может быть проведено с помощью процедуры *SEPATH*-анализа (моделирование структурных уравнений) (табл. 4). В основе вычисления лежит итеративная процедура нахождения экстремума функции несоответствия. Эти функции могут быть различной природы, чаще используются функции ML – максимальное подобие и GLS – генерализованные наименьшие квадраты. В таблице 3 указан р-уровень, который соответствует доверительной вероятности отклонения нулевой гипотезы о равенстве матриц. Тип функции GLS дает такой результат, что во всех комбинациях сравнения корреляционных матриц нулевая гипотеза не может быть отклонена на уровне значимости 0,05. Иначе говоря, во всех случаях пар сравнения корреляционные матрицы равны. Это говорит об однородности выборки. Функция ML является более мощным средством и позволяет дифференцировать пары сравнения. По этому критерию равными можно признать пары 2-4, 3-4, граничную позицию занимает пара 1-2. Для пар 1-3, 1-4, 2-3 нулевая гипотеза о равенстве корреляционных матриц может быть отвергнута на 0,05 уровне значимости.

Таблица 4. Результаты *SEPATH*-анализа сравнения корреляционных матриц кластеров 1-4

Пары кластеров	1-2		1-3		1-4		2-3		2-4		3-4	
	ML	GLS	ML	GLS	ML	GLS	ML	GLS	ML	GLS	ML	GLS
DF	0,38	0,23	1,20	0,37	0,50	0,32	0,58	0,22	0,21	0,17	0,44	0,22
MRC	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
χ^2	25,0	14,9	50,5	15,6	29,2	19,0	34,5	13,0	16,0	12,8	23,1	11,9
СС	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
р-уровень	0,05	0,46	0,00	0,41	0,02	0,21	0,00	0,60	0,38	0,62	0,08	0,69

Условные обозначения: DF – функция несоответствия; MRC – максимальный косинус остатка; СС – степени свободы; ML – максимальное подобие; GLS – генерализованные наименьшие квадраты

Если сопоставить информацию о равенстве корреляционных матриц и расположение морфотипов в пространстве, полученном в результате анализа соответствий (рис. 5), то можно выдвинуть гипотезу о характере отношений между морфотипами (на рисунке указаны стрелками).

Морфотип 3 в пространстве измерений (рис. 5) несколько удален от всех остальных морфотипов и точек отбора проб. Равенство корреляционной матрицы морфотипа 3 как показатель связи подтверждено только для морфотипа 4. При диагностике морфотип 3 наиболее хорошо дифференцируется от всех остальных по размерам (наиболее мелкие особи) и пропорциям (более широкое тело в сравнении с шириной стернума). Все это позволяет рассматривать его как совокупность особей с инфантильными признаками, которые формируют источник для развития остальных морфотипов. Поэтому начальная стрелка указывает от морфотипа 3 к морфотипу 4.

Морфотип 4, приуроченный к с. Малая Уголька, имеет равную корреляционную матрицу с морфотипом 2, приуроченным к с. Лазы, но отличную матрицу от морфотипа 1, который наиболее близок к г. Яремча. Поэтому следующая стрелка связывает морфотипы 4 и 2. Морфотип 2 в отличие от морфотипа 4 включает коротконогих животных с более длинным телом относительно длины стернума. Эти морфотипы имеют различные пропорции некоторых частей тела, при этом размеры животных статистически не различаются и сохраняются единые корреляционные связи морфологических признаков. Можно предполагать, что эти морфотипы обладают адаптивными возможностями в различных условиях обитания сенокосцев, поэтому в Уголке преимущество получают представители морфотипа 4, а в Лазях – морфотипа 2. Морфотип 1 имеет корреляционную преемственность только от морфотипа 2 (граничный показатель уровня значимости для функции ML). Различия между ними состоят в длине лапки второй пары ног (морфотип 1 – наиболее длинноногие из всех особей).

Вполне возможен альтернативный характер связи между морфотипами (рис. 6). В качестве исходного может выступать морфотип 2, от которого производными являются морфотипы 1 и 4. В свою очередь, от морфотипа 4 происходит морфотип 3. Морфотип 2 недостоверно отличается по размерам от морфотипа 3, поэтому с точки зрения относительно малых размеров может рассматриваться как начальный этап роста, кроме того, морфотип 3 весьма не однороден с точки зрения размеров. Тогда инфантильными можно считать признак морфотипа 2 – длинные лапки II.

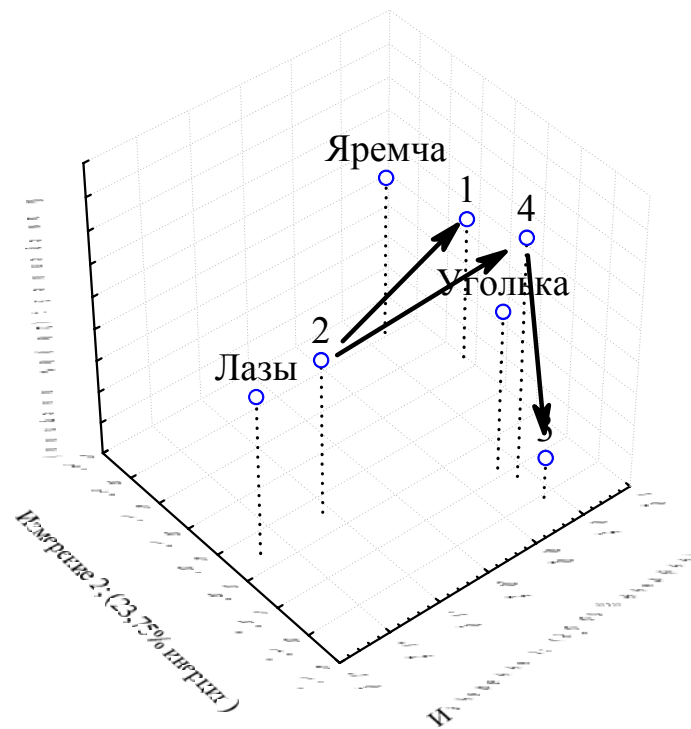


Рис. 6. Распределение мест отбора проб и морфотипов (кластеров, обозначены цифрами) в пространстве измерений 1, 2 и 3, полученных в результате множественного анализа соответствий. Стрелками указан вероятный характер связи между морфотипами.

Выводы

Большую роль в диагностике морфотипов *Trogulus nepaeformis* играют не исходные морфометрические признаки, а производные от них (индексы), которые указывают на изменение пропорций тела животных. Основным отличием между выделенными морфотипами являются пропорции тела. Размеры являются важной особенностью, но дифференциальное значение этого признака для выделения морфотипов не велико. Распределение морфотипов в пунктах сбора материала указывает на своеобразие морфологической изменчивости в различных экологических условиях и на связь между исследованными популяциями.

РЕЗЮМЕ

На материале, собранном в Закарпатской и Ивано-Франковской областях, проведен морфометрический анализ и выделены четыре морфотипа сенокосцев *Trogulus nepaeformis*. Определен комплекс диагностических признаков, дифференцирующих отдельные морфотипы, а также характер их связи между собой и с пунктами сбора материала.

SUMMARY

On a material assembled in the Zakarpatye and Ivano-Frankovsk areas, is carried out the morphometrical analysis and four morphotips of the *Trogulus nepaeformis* are selected. The complex of diagnostic tags differentiating separate morphotips, and also character of their link among themselves and with items of collection of a material is defined.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Лукьянов Н. Список пауков (Araneina, Pseudoscorpionina Phalangina), водящихся в Юго-Западном крае и смежных с ним губерниях России // Зап. Киевск. общ-ва естествоиспыт. – 1897. – Т. 14, вып. 2. – С. 1–19.
2. Прокопенко Е.В., Головова И.И. Род *Trogulus* Latreille 1802 (Opiliones) в Карпатах // VII з'їзд Українського ентомологічного товариства (Ніжин, 14-18 серпня 2007 р.). Тез. доп. – Ніжин, 2007. – С. 108.
3. Прокопенко Е.В., Жуков А.В. Морфометрический анализ сенокосцев *Trogulus nepaeformis* (Scoroli, 1763) и *T. tricarinatus* (Linnaeus, 1758) Карпатского биосферного заповедника и Карпатского национального природного парка // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона: Межвед. сб. науч. тр. – Донецк: ДонНУ, 2007. – Вып. 7. – С. 128-136.
4. Чевризов Б.П. К фауне сенокосцев (Opiliones) Западных районов Европейской части СССР // Энтномол. обзор. – 1979а. – Т. LXIII, №2. – С. 426-430.
5. Чевризов Б.В. Краткий определитель сенокосцев (Opiliones) Европейской части СССР // Фауна и экология паукообразных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – Л. – 1979 б. – Т. 85. – С. 4-27.

Надійшла до редакції 06.11.2008 р.