На правах рукописи

Солонкин Игорь Андреевич

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ БОЯРЫШНИЦЫ *APORIA CRATAEGI* L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В РАЗНЫХ ФАЗАХ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

1.5.15. Экология (биологические науки)

1.5.12. Зоология (биологические науки)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2022

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель **Захарова Елена Юрьевна**,
кандидат биологических наук

Официальные оппоненты: **Татаринов Андрей Геннадьевич**,
доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник отдела экологии животных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»;
Ермолаев Иван Владимирович,
кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического сада Уральского отделения Российской академии наук

Ведущее учреждение: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук

Защита состоится 28 марта 2023 г. в 11-00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

Факс: (343) 260-82-56, e-mail: dissovet@ipae.uran.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, http://ipae.uran.ru.
Автореферат разослан «_____» января 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук Золотарева Наталья Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Изучение фенотипической изменчивости играет важную роль в эволюционной экологии, экологии популяций и сообществ [Шварц, 1980; Васильев, 2005; 2021; Why intraspecific trait…, 2011; Hendry, 2017; Computer vision…, 2021]. Особое внимание исследователей привлекает фенотипическая пластичность – способность живых организмов менять свой фенотип под действием внешних факторов, позволяющая особям на индивидуальном уровне приспосабливаться к быстро меняющимся условиям окружающей среды [Whitman, Agrawal, 2009; Beldade et al., 2011; Pfennig, 2021].

Эруптивные (способные к вспышкам массового размножения) виды насекомых могут оказывать существенное влияние на лесные и сельскохозяйственные экосистемы, поэтому их изучение представляет значительный теоретический и практический интерес [Надзор, учёт и прогноз…, 1965; Воронцов, 1978; Популяционная динамика..., 2001; Пальникова и др., 2002; Myers, Cory, 2013; Динамика численности…, 2015]. Влияние плотности популяции на изменчивость морфофизиологических признаков эруптивных видов чешуекрылых подробно изучено в лабораторных условиях [Коников, 1978; Ruohomäki, 1992; Bauerfeind, Fischer, 2005; Алексеев, 2007; Despland, Huu, 2007; Rosa et al., 2017; The effect of population density…, 2019; Влияние фазы динамики плотности…, 2021 и др.]. Однако работы по изучению динамики морфофизиологических характеристик особей в природных популяциях в ходе вспышек массового размножения немногочисленны, а их результаты противоречивы [см., например, Пальникова и др., 2002; Reduction in size…, 2004; Klemola et al., 2008; Ермолаев, Ижболдина, 2012; Rhainds, 2019].

Представляется актуальным исследовать различные аспекты фенотипической изменчивости эруптивного вида чешуекрылых в ходе градационного цикла в природных популяциях с учётом влияния ряда экологических факторов – в частности, погодных условий во время развития преимагинальных стадий, кормового растения гусениц и т.д. Модельным объектом для решения этой задачи была выбрана боярышница *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Pieridae) – широ-

ко распространённый в Палеарктике эруптивный вид лесных чешуекрылых, являющийся экономически значимым вредителем плодовых культур [Баранчиков, 1987; Насекомые и клещи…, 1999; Gorbunov, Kosterin, 2003; Чернов, Татаринов, 2006].

Цель исследования – провести эколого-морфологический анализ популяций боярышницы *Aporia crataegi* L. в разных фазах динамики численности с учётом влияния ряда экологических факторов.

Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Проанализировать динамику эколого-демографических параметров модельных популяций боярышницы в ходе градационных циклов.

2. Изучить изменчивость размерно-весовых признаков имаго боярышницы в зависимости от кормового растения гусениц, погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной и плотности популяции.

3. Охарактеризовать закономерности изменчивости жилкования крыльев боярышницы в зависимости от кормового растения гусениц, погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной и плотности популяции.

Научная новизна. Впервые на материале из природных популяций предпринята попытка многолетнего анализа изменчивости комплекса фенотипических признаков имаго эруптивного вида чешуекрылых (боярышницы) в зависимости от плотности популяции с учётом влияния ряда экологических факторов, таких, как погодные условия во время развития преимагинальных стадий и кормовое растение гусениц. Разработана оригинальная система описания и классификации нарушений жилкования крыльев булавоусых чешуекрылых. Впервые изменчивость жилкования крыльев насекомых (на примере боярышницы) проанализирована с применением концептуальных и статистических подходов современной фенетики. В результате была получена информация о закономерностях проявления нарушений жилкования, позволяющая содержательно интерпретировать паттерны их встречаемости в популяциях. Показано, что частоты встречаемости нарушений жилкования могут использоваться для фенетического анализа дифференциации популяций и внутрипопуляционных групп. Впервые описано влияние

количества осадков и температуры во время развития преимагинальных стадий на изменчивость жилкования крыльев имаго чешуекрылых.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования дополняют имеющиеся представления о закономерностях фенотипической пластичности имаго эруптивных видов чешуекрылых и тем самым вносят вклад в развитие эволюционной экологии насекомых. Также они могут быть использованы для мониторинга вспышек массового размножения боярышницы и разработки мер контроля численности этого вида. Результаты работы используются при проведении учебной полевой практики по зоологии беспозвоночных для студентов-биологов департамента «Биологический факультет» Института естественных наук и математики Уральского федерального университета имени первого Президента России Б.Н. Ельцина.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Плотность популяции не влияет на изменчивость изученных фенотипических признаков (размерно-весовых характеристик и нарушений жилкования крыльев) имаго боярышницы. Исключение составляют некоторые варианты нарушений жилкования, которые чаще встречаются в годы депрессии и стабильно-разреженного состояния популяции.

2. Изменчивость размерно-весовых признаков имаго боярышницы и встречаемость нарушений жилкования крыльев зависят от погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной. В годы с тёплой сухой весной развиваются более крупные имаго с меньшим количеством нарушений жилкования крыльев, а в годы с холодной дождливой весной – мелкие имаго с бóльшим количеством нарушений жилкования.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность полученных результатов и обоснованность сформулированных на их основе положений и выводов обусловлена анализом значительного объёма материала и применением современных статистических методов, адекватных поставленным задачам. Всего было собрано и изучено 1373 зимовочных гнезда боярышницы, 18203 гусениц младших возрастов, 6487 гусениц старших возрастов, предкуколок и куколок

и 12310 имаго из двух модельных популяций боярышницы (Свердловская и Новосибирская обл.). Воспроизводимость результатов обеспечена наличием коллекций этикетированных крыльев имаго боярышницы, гусениц младших возрастов, а также гусениц старших возрастов и куколок, погибших в ходе выращивания, и вышедших из них паразитоидов. Собранные коллекции хранятся в Музее Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург).

Результаты диссертационной работы представлены в форме устных и стендовых докладов на 6 конференциях молодых учёных ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2021); XV съезде Русского энтомологического общества (Новосибирск, 2017); международном симпозиуме «Экология и эволюция: новые горизонты», посвящённом 100-летию академика С.С. Шварца (Екатеринбург, 2019); XI Чтениях памяти О. А. Катаева «Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах» (Санкт-Петербург, 2020).

Работа выполнена в рамках тем НИР ИЭРиЖ УрО РАН (2013–2018 гг.: № 01201356803; 2018–2020 гг.: № АААА-А18-118021590100-8; 2019–2021 гг.: № АААА-А19-119031890087-7; 2022 г.: № 122021000091-2). В 2020–2022 гг. исследование было поддержано грантом РФФИ (проект № 20-34-90006 «Аспиранты»).

Личный вклад автора. Большая часть материала, использованного в диссертационной работе, собрана автором лично. Выборки имаго боярышницы из окр. д. Фомино за 2001–2014 гг. предоставлены Захаровой Е. Ю., Шкурихиным А.О. и Ослиной Т. С. Автором самостоятельно разработана оригинальная методика описания и классификации нарушений жилкования крыльев боярышницы, на предмет наличия нарушений жилкования изучено более 12 тыс. имаго. Автор лично проанализировал и обобщил литературу по теме диссертационной работы, выполнил статистический анализ данных, выявил и проанализировал полученные закономерности, написал текст диссертационной работы, сформулировал результаты и выводы.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 научных работ, из них 6 – в изданиях из Перечня ВАК, в том числе 4 – в научных журналах, индексируемых в международных базах Web of Science и Scopus.

Структура работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и 11 приложений. Работа изложена на 217 страницах, основной текст содержит 16 таблиц и 44 рисунка. Список литературы включает 380 источников, из них 254 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность к.б.н. Е. Ю. Захаровой за научное руководство, помощь и поддержку на всех этапах исследования, предоставление выборок имаго боярышницы, участие в сборе и обработке материала; к.б.н. А. О. Шкурихину и к.б.н. Т. С. Ослиной за предоставление выборок имаго боярышницы, участие в сборе и обработке материала, ценные советы и замечания при анализе данных и обсуждении результатов; д.б.н., профессору А.Г. Васильеву и д.б.н. И. А. Васильевой за бесценные советы и замечания при обсуждении результатов исследования. Автор благодарит всех, кто в разные годы помогал в сборе полевого материала, организации полевых и камеральных работ – д.б.н. В. Ю. Крюкова, к.б.н. М. В. Чибиряка, к.б.н. А. В. Иванова, П. В. Рудоискателя; К. И. Фадеева и Г. В. Юрлову, а также всех сотрудников лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН. Также автор благодарен д.б.н. А. В. Ильиных за диагностику вируса ядерного полиэдроза боярышницы. Особую благодарность автор выражает директору Школы бакалавриата ИЕНиМ УрФУ к.б.н. С. А. Зимницкой и директору биологической станции УрФУ Е. А. Мельникову за предоставление условий для работы на биологической станции УрФУ.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Кратко рассмотрены современные представления о фенотипической изменчивости. Обсуждается экологическое значение размеров тела насекомых, механизмы их регуляции и закономерности изменчивости. Описано строение и развитие крыльев чешуекрылых. Приведены имеющиеся в литературе сведения о внут-

ривидовой изменчивости жилкования крыльев насекомых. Кратко изложены современные представления о колебаниях численности насекомых-фитофагов, описан ход вспышек массового размножения у эруптивных видов лесных чешуекрылых. Рассмотрено влияние плотности популяции на морфофизиологические особенности личинок и имаго чешуекрылых в лабораторных условиях и природных популяциях.

Глава 2. ОБЪЕКТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Экологическая характеристика модельного объекта – боярышницы

Боярышница *A. crataegi* – моновольтинный эруптивный вид дневных чешуекрылых с транспалеарктическим ареалом [Татаринов, Долгин, 1999; Gorbunov, Kosterin, 2003; Кузнецова, Пальникова, 2014]. Гусеницы питаются листвой древесных розоцветных, в разных частях ареала отдавая предпочтение разным видам кормовых растений [Баранчиков, 1979; 1987; Осипенко, 1984]. Зимуют во II–III возрасте, в гнёздах, изготовленных с помощью паутинной нити и скелетированных листьев. Подробно рассматриваются причины гибели боярышницы на преимагинальных стадиях, а также имеющиеся в литературе сведения о вспышках массового размножения боярышницы в Европе, на Урале и в Сибири [Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962; Тураев, 1964; Осипенко, 1984; Кузнецова, Пальникова, 2014; Кулакова, Татаринов, 2019 и др.].

2.2 Характеристика районов исследования

Сбор материала проводили в двух удалённых друг от друга, но находящихся в сходных лесорастительных условиях районах – в окрестностях д. Фомино (Свердловская обл., Сысертский р-н, 56°61' с. ш., 61°04' в. д., подзона предлесостепных сосново-берёзовых лесов [Куликов и др., 2013]) и в приобских борах г. Новосибирска (мкр-н Нижняя Ельцовка, 54°88' с. ш., 83°08' в. д. и Заельцовский р-н, 55°07' с. ш., 82°82' в. д., подзона северной лесостепи [Крылов, 1961]). В обоих районах преобладают сосновые леса [Флора и растительность…, 2003; Отмахов и др., 2018].

2.3 Методы сбора материала

Для оценки плотности модельных популяций боярышницы проводили учёты зимовочных гнёзд на разных кормовых растениях (осенью 2019–2021 гг.) и маршрутные учёты имаго по Е. Полларду [Pollard, 1977] (только в окр. д. Фомино с 2015 г. по 2022 г.).

С целью определения величины смертности гусениц во время осенне-зимней диапаузы в 2013–2021 гг. в конце марта – начале апреля, до момента реактивации гусениц в природе, собирали зимовочные гнёзда боярышницы и содержали их при комнатной температуре. Смертность оценивали по числу гусениц, которые не реактивировались и не вышли из зимовочных коконов [Успешность зимовки гусениц…, 2015]. Всего было собрано1373 зимовочных гнезда, в которых найдено 18203 гусениц.

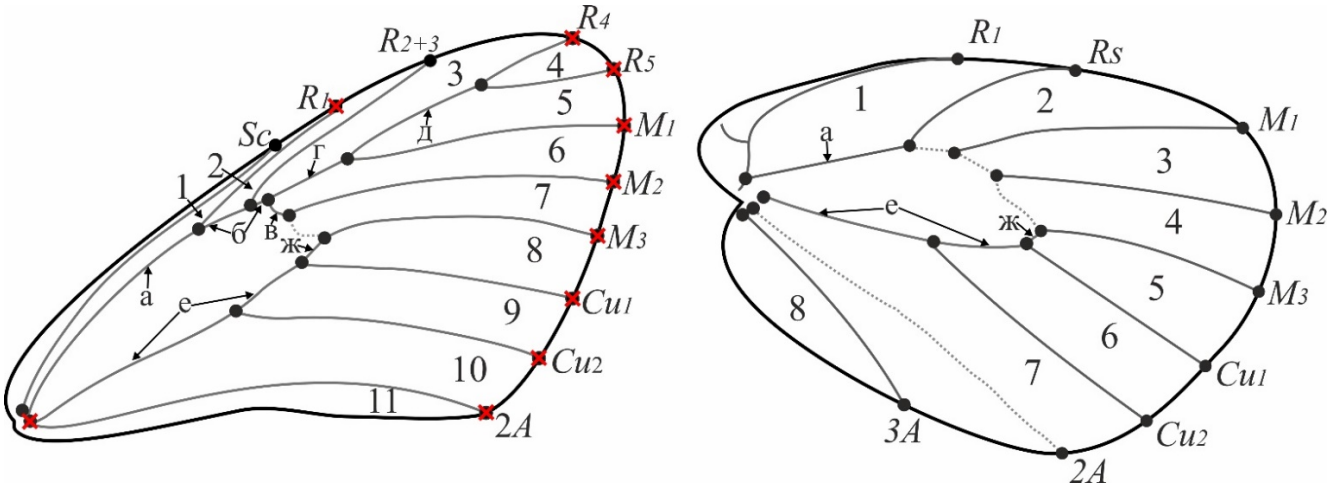
В 2013–2021 гг. в окр д. Фомино и в 2019–2021 гг. в г. Новосибирске в конце мая – начале июня с разных кормовых растений (черёмухи, яблони и рябины) собирали гусениц боярышницы IV–V возрастов, предкуколок и куколок и выращивали их в индивидуальных пластиковых садках при естественных погодных условиях вплоть до выхода имаго. У имаго вскоре после выхода из куколки измеряли массу тела без крыльев, массу груди и брюшка с точностью до 1 мг. Всего было собрано 3598 гусениц старших возрастов и 2889 предкуколок и куколок, из которых выращено в совокупности 3011 имаго. Таким образом были получены данные об уровне смертности и заражённости паразитами гусениц старших возрастов, предкуколок и куколок боярышницы, а также о массе тела имаго и его отделов. Кроме того, с 2001 по 2021 г. в окр. д. Фомино отлавливали имаго из природной популяции (всего отловлено 9154 экз.). Начиная с 2013 г. имаго, отловленных в природной популяции, взвешивали таким же образом, как и выращенных в садках.

2.4. Методы камеральной обработки материала

Крылья имаго препарировали и фотографировали. На полученных фотографиях с помощью пакета программ TPS [Rohlf, 2006, 2008] расставляли метки по

контуру левого переднего крыла, которые в дальнейшем использовали для расчёта его площади (Рисунок 1).

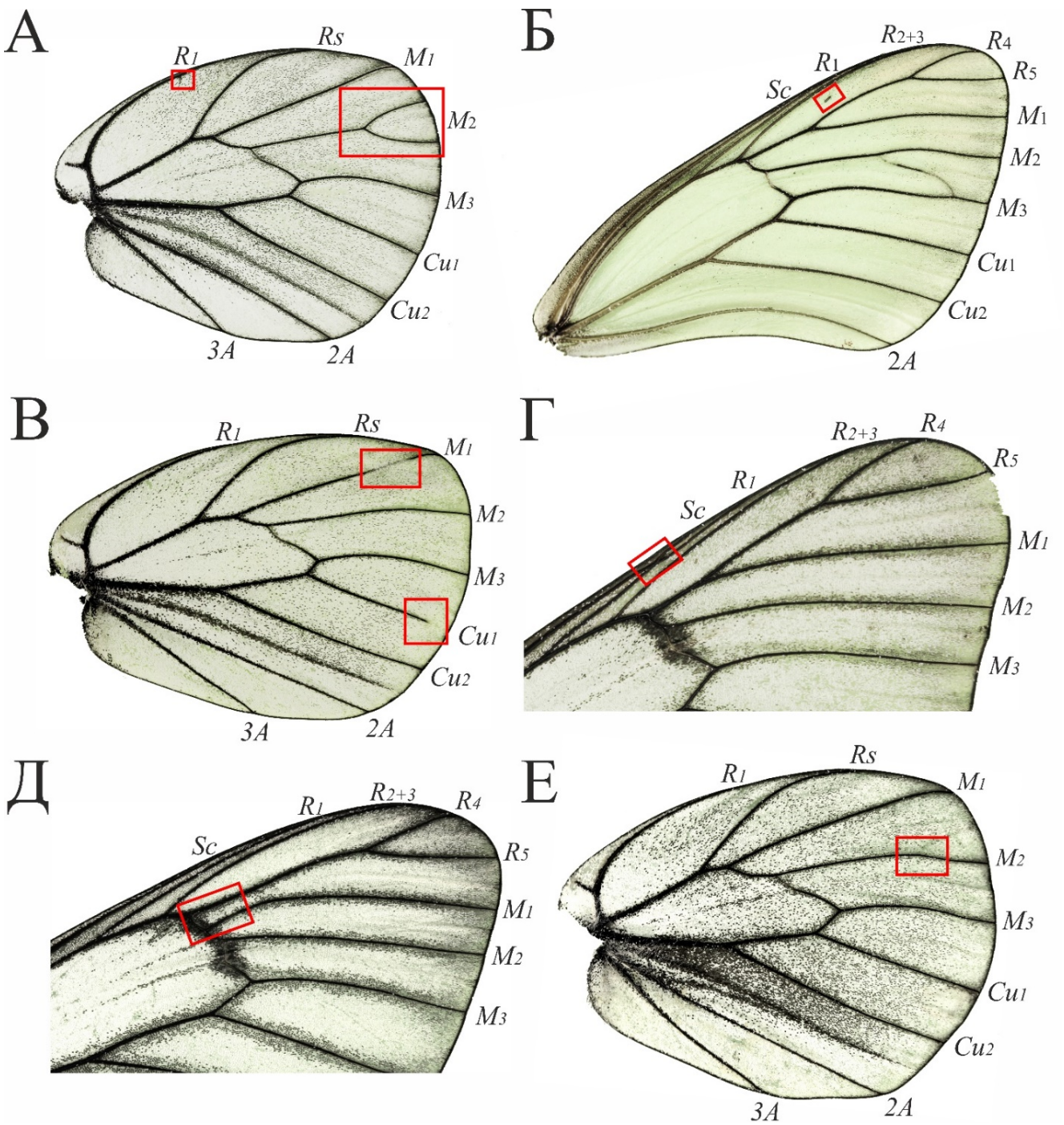
Кроме того, крылья боярышницы просматривали с вентральной стороны под микроскопом МБС-10 на предмет наличия нарушений жилкования. Нарушения жилкования учитывали отдельно на каждой жилке и в каждой ячейке крыла (Рисунок 1).



Чёрными точками обозначены границы анализируемых жилок, красными крестиками – места расстановки меток, арабскими цифрами – номера ячеек крыла. Прерывистыми линиями выделены жилки, исключённые из анализа. Названия жилок приведены по Некрутенко, 1985. Буквами русского алфавита обозначены отдельные участки жилок: а – радиальный ствол (*R stem*); б – дистальная часть радиального ствола (R_1-M_1+$R_{(4+5)}$); в – жилка M_2-M_1+$R_{(4+5)}$; г – жилка M_1+$R_{(4+5)}$; д – жилка $R_{(4+5)}$; е – кубитальный ствол (*Cu stem*); ж – дистальная часть кубитального ствола (Cu_1–M_3)

Рисунок 1 – Схема расстановки меток и поиска нарушений жилкования на крыльях боярышницы

Нарушениями считали все возможные отклонения от нормальной для боярышницы схемы жилкования крыльев. Мы выделили 6 типов таких отклонений [Классификация и закономерности…, 2017; Солонкин и др., 2021]: I – дополнительное разветвление присутствующей в норме жилки; II – дополнительная жилка, распложенная посреди ячейки крыла; III – частичная или полная редукция присутствующей в норме жилки; IV – слияние двух присутствующих в норме жилок; V – изменение порядка ветвления присутствующих в норме жилок и VI – искривление жилки (Рисунок 2). Анализировали нарушения жилкования всех типов, кроме искривлений.



А – дополнительные разветвления жилок (I тип); Б – дополнительная жилка, расположенная внутри ячейки крыла (II тип); В – случаи редукции присутствующих в норме жилок (III тип); Г – слияние присутствующих в норме жилок (IV тип); Д – изменение порядка ветвления присутствующих в норме жилок (V тип; жилка M_1 отходит от медиального ствола вместо жилки $M_1+R_{(4+5)}$); Е – искривление жилки (VI тип). Красные прямоугольники указывают на местоположение соответствующих нарушений жилкования. Названия жилок приведены по Некрутенко, 1985

Рисунок 2 – Типы нарушений жилкования крыльев боярышницы

2.5 Характеристика погодных условий во время развития преимагинальных стадий боярышницы весной

С целью характеристики погодных условий во время развития преимагинальных стадий боярышницы весной рассчитывали среднюю температуру воздуха и количество осадков за период от начала устойчивого повышения среднесуточных температур (до 8 °C и выше) и до дня вылета первых имаго. Для расчёта использовали данные по среднесуточным температурам и количеству выпавших осадков, полученные на метеостанции г. Екатеринбурга [Справочно-информационный портал «Погода и климат»].

2.6 Методы статистического анализа данных

Для анализа данных применяли аппарат генерализованных линейных моделей, а также многомерные методы статистики – расчёт фенетических дистанций [Berry, 1963; Harris, Sjøvold, 2004; Васильев, 2005; Nikita, Nikitas, 2021], кластерный анализ и многомерное неметрическое шкалирование. Статистический анализ выполняли в программной среде R [R Core Team, 2021] и программе PAST 4.10 [Hammer et al., 2001].

Глава 3. ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ БОЯРЫШНИЦЫ

3.1 Заселённость боярышницей разных кормовых растений на Среднем Урале

Проанализирована заселённость кормовых растений (черёмухи, яблони и рябины) в трёх участках юга Свердловской области (в окр. д. Фомино, окр д. Ключи и окр д. Черноусово), оценённая по результатам учётов зимовочных гнёзд осенью 2021 г. Согласно полученным результатам, боярышница на Среднем Урале предпочитает черёмуху и яблоню (заселённость этих видов в среднем составляет 70% и 52%, соответственно), а рябину заселяет относительно редко (гнёзда были обнаружены только в окр. д. Фомино на 9% обследованных деревьев).

3.2 Динамика численности популяции боярышницы на Среднем Урале

Рассмотрена динамика численности популяции боярышницы в окр. д. Фомино в 2001–2022 гг. По литературным сведениям, в 2010 г. на Среднем Урале начался подъём численности боярышницы, который в 2011 г. перешёл во вспышку массового размножения, продолжавшуюся до 2013 г. [Успешность зимовки гусениц…, 2015, Шкурихин, 2012, Богачёва и др., 2018]. Согласно результатам маршрутных учётов имаго, а также данным о количестве гусениц в зимовочных гнёздах и заселённости кормовых растений, в 2015–2020 гг. плотность популяции боярышницы в окр. д. Фомино оставалась на низком уровне (обилие имаго варьировало от 12 до 46 особей на 1 км маршрута), а в 2021–2022 гг. она значительно увеличилась (заселённость черёмухи к 2022 г. возросла с 35% до 83%, обилие имаго достигло 370 особей на 1 км маршрута). Таким образом, 2014–2020 гг. можно отнести к латентной фазе градационного цикла, а 2021–2022 гг. – к продромальной, и рассматривать как начало новой вспышки массового размножения боярышницы.

3.3 Динамика численности популяции боярышницы в приобских борах г. Новосибирска

Проанализировано количество гусениц в зимовочных гнёздах и заселённость кормовых растений в приобских борах г. Новосибирска в 2019–2022 гг. Согласно полученным результатам, в течении этих лет заселённость черёмухи и яблони снизилась со 100% в 2019 г. до 15% в 2020–2021 гг., а количество гусениц – с 28,2 ± 2,2 до 13,5 ± 1,1 особей на гнездо. По-видимому, в 2019 г. исследуемая популяция находилась на пике численности, а в 2020–2021 гг. происходило затухание вспышки массового размножения.

3.4 Смертность гусениц младших возрастов в ходе осенне-зимней диапаузы в модельных популяциях боярышницы

Изучена динамика уровня осенне-зимней смертности гусениц боярышницы в окр д. Фомино (в 2013–2021 гг.) и г. Новосибирска (в 2019–2021 гг.). Величина смертности варьировала от 1% до 82%, но в большинстве случаев не превышала 25%. Установлено, что уровень смертности не зависит от погодных условий зимы

и кормового растения гусениц. Максимальная смертность как в окр. д. Фомино, так и г. Новосибирска (82% и 57%, соответственно) наблюдалась в последний год вспышки массового размножения, и, вероятно, сыграла важную роль в снижении плотности изучаемых популяций.

3.5 Смертность гусениц старших возрастов, предкуколок и куколок в модельных популяциях боярышницы

Структура причин смертности различается в исследуемых популяциях. В окр. д. Фомино гусеницы гибли в основном от вируса ядерного полиэдроза, а куколки – вследствие заражения наездниками-ихневмонидами (Hymenoptera: Ichneumonidae). В приобских борах г. Новосибирска гусеницы погибали преимущественно в результате заражения наездниками рода *Cotesia* (Hymenoptera: Braconidae) и паразитическими мухами тахинами (Diptera: Tachinidae), основной причиной смерти предкуколок и куколок также служили тахины. Гусеницы, развивавшиеся на рябине, в среднем гибли чаще, чем развивавшиеся на черёмухе и яблоне. В г. Новосибирске в затухание вспышки массового размножения внесли значительный вклад тахины, а в окр. д. Фомино – вирус ядерного полиэдроза.

3.6 Динамика соотношения полов в модельных популяциях боярышницы

Рассмотрена динамика соотношения полов в популяциях боярышницы из окр. д. Фомино (в 2013–2021 гг.) и г. Новосибирска (в 2019–2021 гг.). Показано, что доля самок максимальна (до 86% среди особей, собранных на стадии гусеницы и 68% среди особей, собранных на стадиях предкуколки и куколки) в течение продромальной и эруптивной фаз градационного цикла, а после окончания вспышки массового размножения и при низкой плотности популяции преобладают самцы.

Глава 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРНО-ВЕСОВЫХ ПРИЗНАКОВ ИМАГО БОЯРЫШНИЦЫ

4.1 Взаимосвязь размерно-весовых признаков имаго боярышницы

Рассмотрены корреляционные и аллометрические взаимосвязи между площадью переднего крыла, массой тела, массой груди и брюшка имаго боярышни-

цы. Показано, что площадь переднего крыла может рассматриваться в качестве надёжной характеристики размеров особи как у выращенных в садках, так и отловленных в природе имаго. Согласно полученным результатам, с увеличением размеров тела имаго повышается относительная масса брюшка и нагрузка на крыло, а относительная масса груди уменьшается. Таким образом, у боярышницы, так же, как и у многих других насекомых [Angelo, Slansky, 1984; Boggs, Niitepold, 2016; McKenna et al., 2019], крупные особи вкладывают относительно больше ресурсов в развитие репродуктивных органов, а мелкие – в рост крыльев и грудных мышц.

4.2 Изменчивость размерно-весовых признаков самцов и самок боярышницы, собранных на разных стадиях жизненного цикла

Проведено сравнение размерно-весовых признаков самцов и самок боярышницы, собранных на разных стадиях жизненного цикла. Самки боярышницы, так же, как и у многих других насекомых [Sex differences…, 2010; Why do males emerge before females..., 2021] крупнее самцов, характеризуются повышенной нагрузкой на крыло и относительно большей массой брюшка. Имаго, выращенные из особей, собранных на стадии гусеницы, были значимо мельче, чем собранные на стадии предкуколки и куколки. Это связано с тем, что гусеницы боярышницы, содержавшиеся в садках, часто отказывались от пищи, и, соответственно, плохо росли. Со сходными проблемами при выращивании гусениц боярышницы сталкивались и другие исследователи [Осипенко, 1984; Кузнецова, 2004; Тарасова и др., 2015]. Поэтому выборки имаго, собранные на разных стадиях жизненного цикла, в дальнейшем анализируются отдельно.

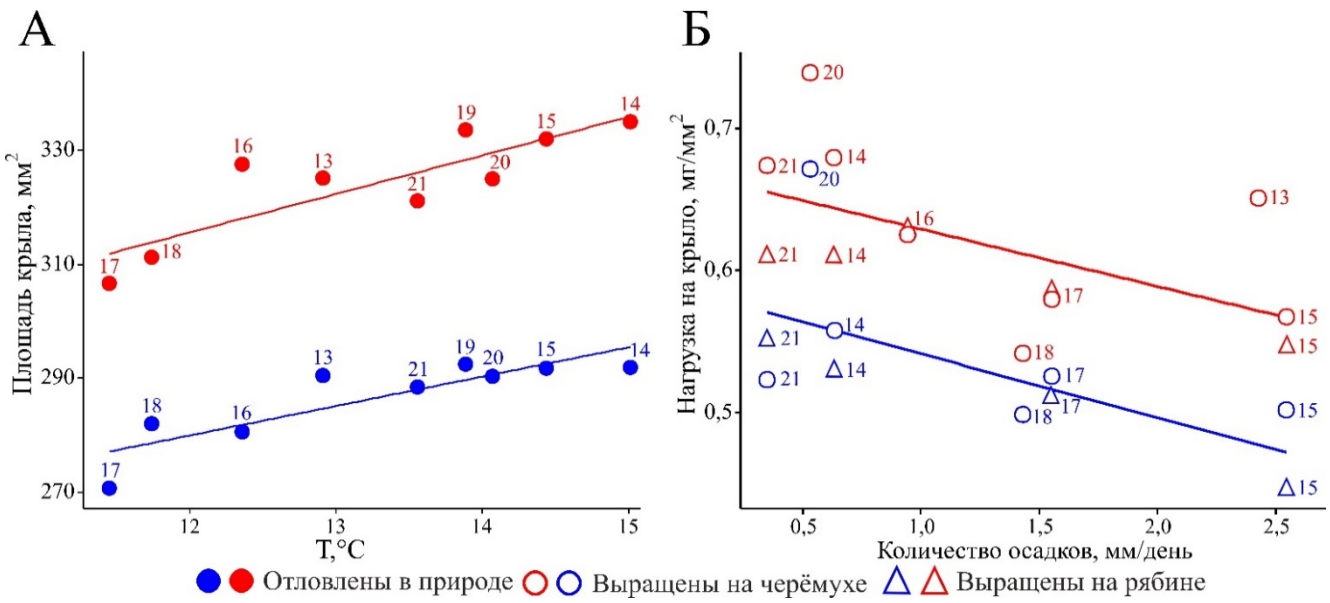
4.3 Влияние кормового растения гусениц на изменчивость размерно-весовых признаков имаго боярышницы

Проанализирована изменчивость площади переднего крыла, нагрузки на крыло и относительной массы груди у самцов и самок боярышницы, развивавшихся на разных кормовых растениях – черёмухе, яблоне и рябине. Установлено,

что в окр. д. Фомино при развитии на рябине имаго боярышницы достигают меньших размеров, характеризуются сниженной нагрузкой на крыло и большей относительной массой груди, чем при развитии на черёмухе. Ранее нами было показано, что гусеницы, питавшиеся рябиной, развиваются дольше, чем питавшиеся черёмухой [Влияние кормовых растений…, 2020]. Возможно, листья рябины обладают меньшей питательной ценностью для гусениц боярышницы по сравнению с листьями черёмухи. Эти результаты соответствуют полученным ранее для других чешуекрылых: нехватка или низкое качество пищи во время развития гусениц способствует формированию имаго с относительно более крупными крыльями и грудью, но сниженным репродуктивным потенциалом [Bauerfeind, Fischer, 2005; Gibbs et al., 2011; Tigreros et al., 2013; Boggs, Niitepold, 2016; Tigreros, Davidowitz, 2019]

4.4 Влияние погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной на изменчивость размерно-весовых признаков имаго боярышницы

Изучена изменчивость площади переднего крыла, нагрузки на крыло и относительной массы груди имаго боярышницы в зависимости от температуры и количества осадков во время развития преимагинальных стадий весной. Показано, что размеры крыльев имаго зависят преимущественно от температуры воздуха, а нагрузка на крыло и относительная масса груди – от количества осадков. В условиях тёплой и сухой весны имаго боярышницы обладают более крупными крыльями и большей массой тела, а в условиях холодной и дождливой весны – мелкими крыльями, сниженной массой тела и большей относительной массой груди (Рисунок 3). Полученные результаты свидетельствуют, что боярышница использует возможность быстрого роста при относительно высокой температуре окружающей среды в первую очередь для достижения крупных размеров тела, а не для сокращения периода роста, как и ожидается для моновольтинных видов насекомых [Fisher, Karl, 2010; Horne et al., 2015; Wilson et al., 2019].



Синим цветом обозначены самцы, красным – самки. Подписи точек на графике соответствуют двум последним цифрам года

Рисунок 3 – Площадь переднего крыла (А) и нагрузка на крыло (Б) имаго боярышницы в зависимости от температуры воздуха (А) и количества осадков (Б) во время развития преимагинальных стадий весной в окр. д. Фомино

4.5 Влияние плотности популяции на изменчивость размерно-весовых признаков имаго боярышницы

Проанализирована изменчивость площади переднего крыла имаго боярышницы в окр. д. Фомино в зависимости от плотности популяции (оценённой как качественно, так и количественно), с учётом влияния погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной. Показано, что в окр. д. Фомино размеры крыльев имаго варьируют вне зависимости от плотности популяции. Закономерного изменения размерно-весовых характеристик имаго боярышницы в г. Новосибирске в ходе затухания вспышки массового размножения также не обнаружено. Таким образом, размеры имаго боярышницы, вопреки ожиданиям [Кузнецова, Пальникова, 2014], не уменьшаются во время вспышки массового размножения. Можно предположить, что боярышница, как и некоторые другие виды чешуекрылых [Šmits, 2002; Bauerfeind, Fischer, 2005; Rosa et al., 2017], обладает адаптивными реакциями, позволяющими компенсировать негативное влияние повышенной плотности популяции на размеры имаго.

Глава 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ БОЯРЫШНИЦЫ

5.1 Закономерности проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы

Нарушения жилкования обнаружены у 38,3% обследованных имаго. Большинство нарушений жилкования встречаются редко, в то время как отдельные варианты реализуются с высокой частотой. Нарушения жилкования распределены по крыльям крайне неравномерно: 85% всех обнаруженных нарушений сосредоточено всего в четырёх регионах переднего и заднего крыльев. На конкретных жилках чаще всего реализуются определённые типы или подтипы нарушений. Нарушения жилкования, устойчиво возникающие на определённых участках жилок и в конкретных ячейках крыла, в рамках эпигенетической концепции фенетики могут рассматриваться как фены [Васильев, 1988; 2005].

5.2 Нарушения жилкования крыльев боярышницы как маркер нестабильности развития

Изучены закономерности антимерного проявления 39 наиболее часто встречающихся вариантов нарушений жилкования крыльев боярышницы, а также проанализированы корреляции между ними. Согласно результатам корреляционного анализа, большинство нарушений жилкования встречаются независимо друг от друга, но некоторые из них склонны к совместному проявлению. Установлено, что антимерное проявление разных нарушений жилкования подчиняется разным закономерностям: некоторые нарушения возникают случайно и независимо на разных сторонах тела, в то время как проявление других в большей или меньшей степени отклоняется в сторону симметрии. Случаев антисимметрии и направленной асимметрии не обнаружено. По результатам кластерного анализа корреляционной матрицы, анализируемые варианты нарушений жилкования были разделены на три кластера. Первый кластер образуют дополнительные жилки, расположенные в ячейках № 3, 5, 6, 8, 9 переднего крыла и в ячейке № 1 заднего крыла, склонные к совместному и симметричному проявлению на одной особи. Ко второму кластеру относятся добавочные разветвления, возникающие случайно и независимо друг от друга на разных сторонах тела. В кластер № 3 вошли случаи редукции присутствующих в норме жилок и некоторые дополнительные разветв-

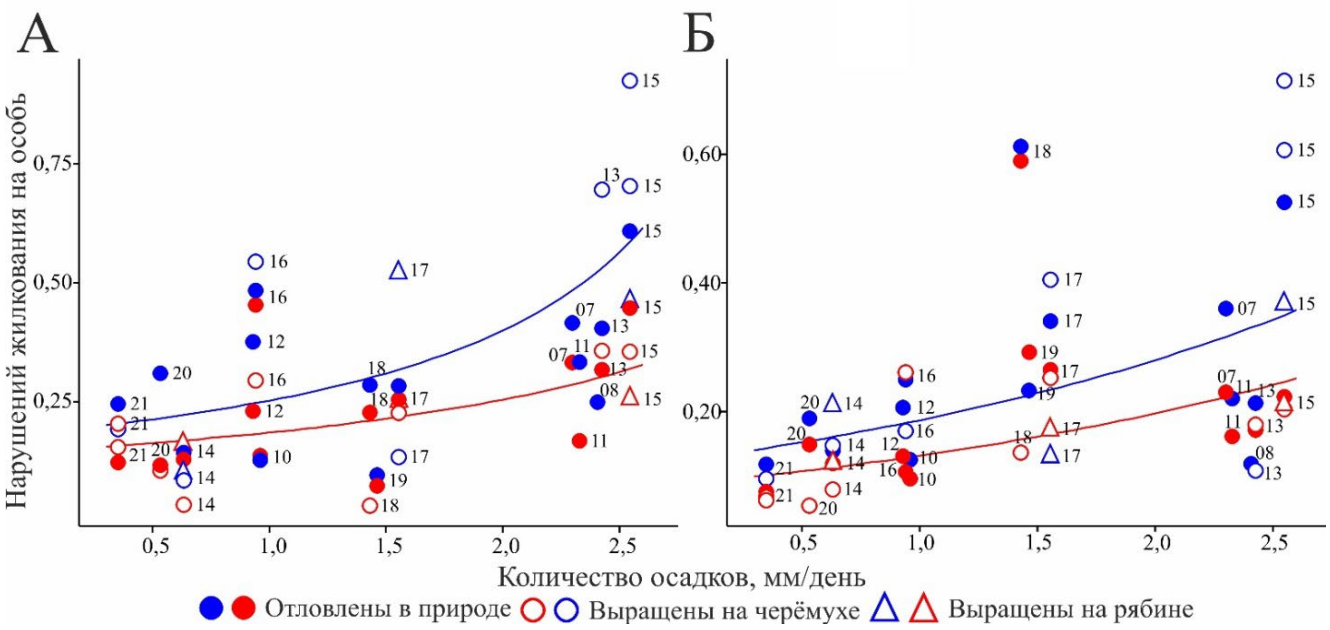
ления, расположенные в районе переднего дистального края срединной ячейки переднего крыла.

5.3 Встречаемость нарушений жилкования крыльев у самцов и самок боярышницы в окр. д. Фомино и в приобских борах г. Новосибирска

Проведено сравнение выборок имаго боярышницы по суммарной встречаемости нарушений жилкования и относительным частотам встречаемости отдельных вариантов (путём расчёта фенетических дистанций). Показано, что по относительным частотам встречаемости отдельных вариантов существенно отличаются друг от друга самцы и самки, имаго из разных популяций (окр. д. Фомино и г. Новосибирска), а также особи, собранные с разных кормовых растений и на разных стадиях жизненного цикла. Таким образом, частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы могут использоваться для фенетического анализа эпигенетической дифференциации популяций и внутрипопуляционных групп.

5.4 Влияние погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной на встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы

Встречаемость нарушений жилкования из разных кластеров проанализирована в зависимости от погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной и размеров крыльев имаго. Обнаружено, что дополнительные жилки из кластера № 1 чаще встречаются в годы с холодной весной у мелких имаго. Нарушения жилкования из кластеров № 2 и № 3 чаще и в большем количестве возникают в условиях дождливой весны вне зависимости от размеров имаго (Рисунок 4). Таким образом, для имаго боярышницы, развивающихся в условиях холодной дождливой весны, характерны не только мелкие размеры, но и повышенная вероятность реализации нарушений жилкования. Полученные результаты свидетельствуют о том, что условия окружающей среды во время развития преимагинальных стадий могут влиять не только на такие пластичные признаки имаго, как размер и форма крыльев, но и на особенности их жилкования.



Синим цветом обозначены самцы, красным цветом – самки. Подписи точек на графике соответствует двум последним цифрам года

Рисунок 4 – Среднее число нарушений жилкования крыльев из кластеров № 2 (А) и 3 (Б) в зависимости от количества осадков во время развития преимагинальных стадий боярышницы весной в окр. д. Фомино

5.5 Влияние плотности популяции на встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы

Изучена встречаемость нарушения жилкования, принадлежащих к разным кластерам, в зависимости от плотности популяции (оценённой как качественно, так и количественно). Показано, что плотность популяции не влияет на встречаемость нарушений жилкования из кластеров № 1 и № 2. Нарушения жилкования из кластера № 3 (случаи редукции присутствующих в норме жилок и некоторые дополнительные разветвления, расположенные в районе переднего дистального края срединной ячейки переднего крыла) чаще встречаются в годы низкой численности.

ВЫВОДЫ

1. Изученные популяции боярышницы *Aporia crataegi* в годы затухания вспышки массового размножения характеризуются крайне высоким уровнем смертности гусениц младших возрастов во время осенне-зимней диапаузы, гусениц старших возрастов и куколок от тахин (г. Новосибирск) и вируса ядерного

полиэдроза (окр. д. Фомино). В конце латентной и начале продромальной фазы градационного цикла преимагинальная смертность была низкой.

2. Изучение заселённости кормовых растений показало, что боярышница предпочитает черёмуху и яблоню по сравнению с рябиной. Гусеницы старших возрастов и куколки боярышницы при развитии на рябине и яблоне гибнут чаще и к стадии имаго достигают меньших размеров по сравнению с питавшимися на черёмухе.

3. Погодные условия во время развития преимагинальных стадий весной влияют на размерно-весовые признаки имаго боярышницы, причём размеры крыльев преимущественно зависят от температуры воздуха, а нагрузка на крыло и относительная масса груди – от количества осадков. В условиях холодной дождливой весны развиваются более мелкие имаго, а в условиях тёплой и сухой – более крупные как по площади крыла, так и по массе тела.

4. Проявление разных вариантов нарушений жилкования крыльев боярышницы подчиняется разным закономерностям. Некоторые из них реализуются случайно и независимо друг от друга на разных сторонах тела особи, в то время как другие возникают совместно и симметрично. Популяции боярышницы из окр. д. Фомино и г. Новосибирска значительно различаются по частотам встречаемости разных вариантов нарушений, что свидетельствует об их эпигенетическом своеобразии и обособленности.

5. Погодные условия во время развития преимагинальных стадий боярышницы весной влияют не только на такой пластичный признак, как размер крыла, но и на его жилкование. Некоторые варианты нарушений жилкования крыльев чаще встречаются в годы с холодной весной у мелких имаго, а другие – в годы с дождливой весной вне зависимости от размеров имаго.

6. Размеры крыльев имаго и встречаемость большинства вариантов нарушений жилкования не зависят от плотности популяции. Некоторые варианты нарушений жилкования чаще встречаются в годы низкой плотности. Таким образом, на изменчивость изученных фенотипических признаков имаго боярышницы сильнее влияют погодные условия во время развития преимагинальных стадий, чем фаза градационного цикла.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из Перечня рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК РФ:

1. Классификация и закономерности проявления нарушений жилкования крыльев белянок (Lepidoptera: Pieridae) на примере боярышницы *Aporia crataegi* L. / **И. А. Солонкин**, Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин, Т. С. Ослина // Евразиатский энтомологический журнал. – 2017. – Т. 16. – № 6. – С. 579-589.

2. Изменчивость морфофизиологических признаков самцов и самок *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в зависимости от времени вылета имаго / А. О. Шкурихин, Е. Ю. Захарова, Т. С. Ослина, **И. А. Солонкин** // Экология. – 2018. – № 4. – С. 325-330.

3. Влияние экологических факторов на соотношение ранних возрастов гусениц *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) при уходе на зимовку в условиях Среднего Урала / Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин, Т. С. Ослина, **И. А. Солонкин** // Евразиатский энтомологический журнал. – 2019. – Т. 18. – № 4. – С. 292-300.

4. Влияние кормовых растений на жизнеспособность боярышницы *Aporia crataegi* L. при низкой плотности природной популяции / Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин, **И. А. Солонкин**, Т. С. Ослина // Экология. – 2020. – № 6. – С. 450-456.

5. **Солонкин, И. А.** Нарушения жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae): взгляд с позиций современной фенетики / **И. А. Солонкин**, Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин // Энтомологическое обозрение. – 2021. – Т. 100. – № 3. – С. 570-589.

6. Changes in the body size of black-veined white, *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae), recorded in a natural population in response to different spring weather conditions and at different phases of an outbreak / **I. A. Solonkin**, A. O. Shkurikhin, T. S. Oslina, E. Y. Zakharova // European Journal of Entomology. – 2021. – V. 118. – P. 214-224.

В других научных изданиях:

7. Анализ изменчивости крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на разных фазах динамики численности популяции / **И. А. Солонкин**, А. О. Шкурихин, Е. Ю. Захарова, Т. С. Ослина // Экология. Генетика.

Эволюция: Материалы Всероссийской конференции молодых учёных, Екатеринбург, 13–17 апреля 2015 г. – Екатеринбург: Гощицкий, 2015. – С. 143-151.

8. **Солонкин, И. А**. Характер проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) в зависимости от изменчивости размеров и времени вылета имаго на Среднем Урале / **И. А. Солонкин** // Материалы XV съезда Русского энтомологического общества. Новосибирск, 31 июля–7 августа 2017 г. – Новосибирск: "Издательство Гарамонд", 2017. – С. 461-462.

9. **Солонкин, И. А.** Особенности проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) при развитии преимагинальных стадий в разных погодных условиях / **И. А. Солонкин** // Экология: факты, гипотезы, модели: Материалы Всероссийской конференции молодых учёных, Екатеринбург, 9–13 апреля 2018 г. – Екатеринбург: ИД "ЛИСИЦА", 2018. – С. 144-148.

10. **Солонкин, И. А.** Стабильность и канализованность развития крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в природной популяции / **И. А. Солонкин**, А. О. Шкурихин // Экология и эволюция: новые горизонты: Материалы международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца, Екатеринбург, 1–5 апреля 2019 г. – Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. – С. 203–205.

11. **Солонкин, И. А.** Влияние кормового растения на смертность гусениц и размеры имаго боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в популяциях, находящихся в разных фазах градационного цикла / **И. А. Солонкин**, Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева): Материалы Всероссийской конференции с международным участием, Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 года / Под редакцией Д.Л. Мусолина, Н.И. Кириченко и А.В. Селиховкина. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, 2020. – С. 315-316.

12. **Солонкин, И. А.** Изменчивость морфофизиологических характеристик имаго боярышницы *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) в зависимости от погодных условий весны / **И. А. Солонкин**, А. О. Шкурихин, Е. Ю. Захарова // Материалы XVI съезда Русского энтомологического общества. Москва, 22–26 августа 2022 г. – М: Товарищество научных изданий КМК, 2022. – С. 72.

Подписано в печать 16.01.2023
Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»
Формат 60x84/16. Объем 1 авт. л.
Тираж 100 экз. Заказ №
Отпечатано в копировальном центре «Университетский»
620063, г. Екатеринбург, пер. Университетский, д. 3
Тел: 8 (343) 257 90 50