Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии наук

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)

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель
кандидат биологических наук
Е. Ю. Захарова

Екатеринбург – 2022

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 5
Глава 1. Обзор литературы 11
1.1 Современные представления о фенотипической изменчивости 11
1.2 Размеры тела насекомых 17
1.3 Фенотипическая пластичность размеров тела насекомых 21
1.4 Жилки крыльев насекомых и их развитие в онтогенезе 23
1.5 Изменчивость жилкования крыльев в природных популяциях насекомых .. 26
1.6 Колебания численности насекомых-фитофагов 28
1.7 Фенотипическая пластичность насекомых в зависимости от плотности популяции 33
Глава 2. Объект, материалы и методы исследования 37
2.1 Экологическая характеристика модельного объекта – боярышницы 37
2.2 Характеристика районов исследования 45
2.3 Методы сбора материала 49
2.3.1 Учёт зимовочных гнёзд 49
2.3.2 Маршрутные учёты имаго 50
2.3.3 Сбор зимовочных гнёзд 51
2.3.4 Сбор гусениц старших возрастов и куколок 51
2.3.5 Отлов имаго 53
2.4. Методы камеральной обработки материала 53
2.4.1 Измерение площади крыльев 53
2.4.2 Учёт нарушений жилкования крыльев 54
2.5 Характеристика погодных условий во время развития преимагинальных стадий боярышницы весной 60
2.6 Методы статистического анализа данных 62
2.6.1 Методы анализа одномерных данных 62
2.6.2 Методы многомерного анализа закономерностей проявления и частот встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы 65

Глава 3. Демографическая характеристика модельных популяций боярышницы 69
3.1 Заселённость боярышницей разных кормовых растений на Среднем Урале 69
3.2 Динамика численности популяции боярышницы на Среднем Урале 70
3.2.1 Динамика обилия имаго 71
3.2.2 Заселённость насаждений 73
3.2.3 Количество гусениц в зимовочных гнёздах 75
3.3 Динамика численности популяции боярышницы в приобских борах г. Новосибирска 76
3.3.1 Количество гусениц в зимовочных гнёздах 77
3.3.2 Заселённость насаждений 77
3.4 Смертность гусениц младших возрастов в ходе осенне-зимней диапаузы в модельных популяциях боярышницы 78
3.5 Смертность гусениц старших возрастов, предкуколок и куколок в модельных популяциях боярышницы 83
3.6 Динамика соотношения полов в модельных популяциях боярышницы..... 96
Глава 4. Изменчивость размерно-весовых признаков имаго боярышницы..... 100
4.1 Взаимосвязь размерно-весовых признаков имаго боярышницы 100
4.2 Изменчивость размерно-весовых признаков самцов и самок боярышницы, собранных на разных стадиях жизненного цикла 107
4.3 Влияние кормового растения гусениц на изменчивость размерно-весовых признаков имаго боярышницы 112
4.4 Влияние погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной на изменчивость размерно-весовых признаков имаго боярышницы 116
4.5 Влияние плотности популяции на изменчивость размерно-весовых признаков имаго боярышницы 125
Глава 5. Изменчивость жилкования крыльев боярышницы 131
5.1 Закономерности проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы131
5.2 Нарушения жилкования крыльев боярышницы как маркер нестабильности развития 142

5.3 Встречаемость нарушений жилкования крыльев у самцов и самок боярышницы в окр. д. Фомино и в приобских борах г. Новосибирска..... 150
5.4 Влияние погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной на встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы 161
5.5 Влияние плотности популяции на встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы 170
Выводы 175
Список литературы 177
Приложения 218
Приложение А. Справка о внедрении результатов диссертационной работы .. 219
Приложение Б. Сведения об объеме анализируемых выборок 220
Приложение В. Результаты маршрутных учётов имаго боярышницы 224
Приложение Г. Значения информационного критерия Акаике (AIC), используемые для выбора распределений при анализе данных 226
Приложение Д. Результаты анализа демографических характеристик популяций боярышницы на юге Свердловской обл. и в г. Новосибирске 228
Приложение Е. Результаты анализа размерно-весовых признаков имаго боярышницы 232
Приложение Ж. Встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы 235
Приложение И. Результаты анализа закономерностей антимерного проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы 244
Приложение К. Результаты анализа фенетических дистанций, рассчитанных по относительным частотам встречаемости разных вариантов нарушений жилкования крыльев боярышницы 248
Приложение Л. Результаты анализа количества нарушений жилкования крыльев боярышницы в зависимости от ряда экологических факторов 256
Приложение М. Результаты анализа площади переднего крыла имаго боярышницы в зависимости от количества нарушений жилкования крыльев . 258

ВВЕДЕНИЕ

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]. Знание закономерностей фенотипической пластичности позволяет прогнозировать реакцию популяций на быстрые перестройки экосистем, вызванные современным измененнием климата и антропогенной трансформацией экосистем [Adaptive versus non-adaptive…, 2007; Phenotypic plasticity's…, 2010; Lafuente, Beldade, 2019; Gibert et al., 2019; Васильев, 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]. Они сталкиваются с драматическими изменениями условий окружающей среды в ходе градационного цикла, когда плотность популяции варьирует в десятки или сотни раз. Влияние плотности популяции на изменчивость морфофизиологических признаков эруптивных видов чешуекрылых подробно изучено в лабораторных условиях [Коников, 1978; Ruohomäki, 1992; Алексеев, 2000; Šmits, 2002; 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]. При этом в большинстве случаев исследователи ограничиваются рассмотрением только одного фенотипического признака (как правило, массы тела), и не всегда учитывают воздействие других экологических факторов помимо фазы динамики численности. В связи с этим закономерности изменчивости морфофизиологических характеристик особей в популяциях чешуекрылых в ходе градационного цикла, их возможная роль в возникновении и затухании вспышек массового размножения и в приспособлении эруптивных видов к меняющимся условиям среды, остаются недостаточно изученными.

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) – широко распространённый в Палеарктике эруптивный вид лесных чешуекрылых, являющийся экономически значимым вредителем плодовых культур [Надзор, учёт и прогноз…, 1965; Баранчиков, 1987; Насекомые и клещи…, 1999; Популяционная динамика..., 2001; Кузнецова, Пальникова, 2014; Next generation sequencing-aided…, 2020]. Для изучения закономерностей фенотипической изменчивости имаго боярышницы в ходе градационного цикла были выбраны две удалённые друг от друга, но находящиеся в сходных лесорастительных условиях популяции с асинхронной динамикой численности (в Свердловской и Новосибирской обл.).

Цель исследования – провести эколого-морфологический анализ популяций боярышницы *A. crataegi* 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 (Приложение А).

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. любезно предоставлены Захаровой Е. Ю., Шкурихиным А. О., Ослиной Т. С. и другими коллегами. 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.

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.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Современные представления о фенотипической изменчивости

Изменчивость – фундаментальное свойство живых систем, лежащее в основе биологической эволюции. Это понятие не имеет строгого и общепринятого определения. Как правило, под изменчивостью понимают, во-первых, наличие различий между особями (изменчивость как состояние, в англоязычной литературе – «variation»), и, во-вторых, процессы, ведущие к формированию этих различий (способность к изменению, «variability») [Симпсон, 1948; Филипченко, 1978; Коваленко, Попов, 1997; Willmore et al., 2007]. Существует множество различных и отчасти пересекающихся классификаций изменчивости [Яблоков, 1966; Тиходеев, 2012, 2013; Васильев, 2021]. В частности, выделяют генетическую (генотипическую) и фенотипическую изменчивость [Симпсон, 1948]. Генетическая изменчивость сводится к вариабельности наследственных молекул и служит элементарным материалом для эволюции. Фенотипическая изменчивость охватывает вариабельность всех структур и свойств особи, которые сами по себе не наследуются: от отдельных белков на молекулярном уровне до физиологии, морфологии и поведения целого организма [Уоддингтон, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Orgogozo et al., 2015]. Долгое время в рамках геноцентристской парадигмы изменчивость фенотипов рассматривали только как инструмент для описания лежащей в её основе изменчивости генотипов [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, Ларина, 1985; Gawne et al., 2018]. Однако в свете достижений биологии за последние четыре десятилетия стало очевидно, что между генотипическими и фенотипическими признаками в большинстве случаев нет однозначного соответствия [Debat, David, 2001; Васильев, 2005]. Как правило, формирование какой-либо структуры или свойства зависит от действия сотен генов (явление плейтропии), и, наоборот, один и тот же ген влияет на множество фенотипических признаков (явление эпистаза) [Orgogozo et al., 2015]. Задача установления соответствия между генотипом и фенотипом

настолько сложна и трудоёмка, что оформилась в новый раздел науки – феномику [Houle et al., 2010; Computer vision…, 2021].

Для современной биологии характерен отказ от геноцентристской парадигмы в пользу более сбалансированного взгляда [Васильев, 2005; Orgogozo et al., 2015; Laland et al., 2015; Gawne et al., 2018]. Большое значение придаётся тому факту, что именно фенотип взаимодействует с окружающей средой и определяет приспособленность организма [Sources of epigenetic variation…, 2020]. В связи с этим изучение фенотипической изменчивости играет важную роль в таких областях, как эволюционная экология, экология популяций и сообществ [Шварц, 1980; Why intraspecific trait…, 2011; Hendry, 2017; Васильев, 2021; Computer vision…, 2021].

Фенотипические различия особей могут быть обусловлены разными причинами: влиянием генотипа, воздействием условий окружающей среды, случайной вариацией (нестабильностью) процессов развития, а также стадией онтогенеза. В соответствии с этим, выделяют генетическую, экологическую, стохастическую и онтогенетическую компоненты фенотипической изменчивости. Наблюдаемая в природе изменчивость фенотипов, как правило, обусловлена действием всех этих причин [Debat, David, 2001; Willmore et al., 2007; Тиходеев, 2012; 2013; Klingenberg, 2019; Takahashi, 2019; Sources of epigenetic variation…, 2020]

В процессе развития изменчивость не только генерируется посредством случайных ошибок, но и подавляется, модулируется и структурируется [Изучение механизмов устойчивости…, 2011; Klingenberg, 2019; Gonzalez, Barbeito-Andrés, 2021]. Центральную роль в ограничении и структурировании фенотипической изменчивости играет устойчивость развития, или гомеорез – способность организма к реализации фенотипической нормы вопреки действию всех возмущающих факторов (мутаций, влияния окружающей среды и случайных нарушений в ходе развития). [Waddington, 1942a; Шмальгаузен, 1968; Debat, David, 2001; Изучение механизмов устойчивости…, 2011; Gonzalez, Barbeito-Andrés, 2021]. Выделяют два основных аспекта устойчивости развития –

канализованность («canalization») и стабильность. Канализованностью называют устойчивость развития к вариабельности генотипа и условий окружающей среды. Для характеристики канализованности развития какого-либо признака обычно измеряют уровень его изменчивости в популяции (чем выше величина изменчивости, тем ниже канализованность). Под стабильностью понимают устойчивость развития против случайных нарушений в ходе морфогенеза (онтогенетического шума) – т.е. способность реализовывать фенотипическую норму при данном генотипе и в одних и тех же условиях среды. В качестве меры стабильности развития, как правило, используют величину флуктуирующей асимметрии – случайных, ненаправленных отличий левой и правой сторон тела друг от друга [Захаров, 1987; Debat, David, 2001; Willmore et al., 2007; Klingenberg, 2019; Takahashi, 2019; Gonzalez, Barbeito-Andrés, 2021].

Значительное внимание исследователей в области экологии и эволюции привлекает фенотипическая пластичность (она же модификационная изменчивость) – способность живых организмов менять свой фенотип в зависимости от условий окружающей среды [Whitman, Agrawal, 2009]. Различают пассивную и активную фенотипическую пластичность. Пассивные модификации возникают в результате непосредственного влияния экологических факторов (температуры, доступности питательных веществ, концентрации токсинов и др.) на эпигенетические и физиологические процессы [Whitman, Agrawal, 2009; Sources of epigenetic variation…, 2020]. В новых для организма или экстремальных условиях окружающей среды часто развиваются морфозы (уродства) – изменчивые, неустойчивые отклонения от нормы [Шмальгаузен, 1968]. Такие изменения фенотипа, как правило, не адаптивны (вредны или нейтральны). Однако в определённых ситуациях они случайно могут оказаться полезными. Само по себе увеличение фенотипической изменчивости (в том числе вследствие пассивных модификаций) может быть выгодно в условиях непредсказуемых вариаций окружающей среды, так как повышает шанс выживания популяции в целом (стратегия распределения рисков – «bet-hedging strategy») [Adaptive versus non-adaptive…, 2007; Sources of epigenetic variation…, 2020].

Активные модификации, как правило, представляют собой специфические приспособительные реакции, сформированные естественным отбором в результате длительной эволюции. Они реализуются в ответ на действие определённых факторов (в частности, длину светового дня, температуру или плотность популяции), которые играют сигнальную роль и запускают каскад преобразований (например, гормональных). Такие модификации являются вариантами фенотипической нормы и служат адаптациями к предсказуемым изменениям окружающей среды. В то же время они могут оказаться неадаптивными в тех случаях, когда реальные условия окружающей среды не соответствуют ожидаемым [Шмальгаузен, 1968; Whitman, Agrawal, 2009; Lafuente, Beldade, 2019; Pfennig, 2021].

Многие фенотипические признаки под действием факторов окружающей среды изменяются постепенно (например, как скорость роста или размер тела). Изменчивость других носит дискретный характер: в разных условиях формируются альтернативные фенотипы. Это явление (получившее название полифенизма) широко распространено – примерами могут служить неодинаковый крыловой рисунок имаго разных поколений бархатницы *Bicyclus anynana* (Butler, 1879) (Lepidoptera: Satyridae) и пестрокрыльницы *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Nymphalidae), крылатая и бескрылая морфа тли, одиночная и стадная морфы саранчи, касты у социальных насекомых и многие другие [Whitman, Agrawal, 2009; Beldade et al., 2011; Pfennig, 2021].

Основное значение фенотипической пластичности заключается в том, что она позволяет особи на индивидуальном уровне приспосабливаться к быстрым изменениям окружающей среды, происходящим в течение жизни одного поколения [Beldade et al., 2011; Pfennig, 2021]. Широко обсуждается роль пластичности в эволюционном процессе [West-Eberhard, 2005; Phenotypic plasticity’s…, 2010; Gibert et al., 2019 и др.]. Известно, что фенотипические реакции на факторы окружающей среды не только формируются и меняются в результате эволюции (этот процесс получил название генетической аккомодации), но и могут влиять на её ход. Пластичность в разных ситуациях может как

облегчать, так и затруднять эволюцию. В частности, при наличии эффективных адаптивных модификаций для популяции нет необходимости приспосабливаться к новым условиям путём естественного отбора, и темпы эволюции снижаются. Кроме того, пластичность, наряду с канализованностью развития, препятствует проявлению мутаций в фенотипе, тем самым делая «невидимой» для отбора значительную часть генетической изменчивости. С другой стороны, адаптивная пластичность благоприятствует освоению особями новых местообитаний и выживанию популяции в новых условиях, что может способствовать эволюции [Adaptive versus non-adaptive…, 2007; Phenotypic plasticity's…, 2010; Lafuente, Beldade, 2019; Gibert et al., 2019]. Наконец, в некоторых случаях фенотипическая пластичность лежит в основе формирования новых признаков и дальнейшего видообразования. Известно, что один из существующих в популяции альтернативных фенотипов, который реализуется в определённых условиях окружающей среды, может быть зафиксирован в результате естественного отбора и стать новой генетически обусловленной нормой [Waddington, 1942a; Шмальгаузен, 1968; Камшилов, 1972; West-Eberhard, 2005; Phenotypic plasticity's…, 2010; Pfennig, 2021].

Особого внимания заслуживают мелкие дискретные вариации отдельных признаков, часто называемые фенами. Ранее предполагалось, что такие вариации одного элементарного (т.е. далее не подразделяющегося) признака, как правило, обусловлены изменчивостью какого-то одного гена. В соответствии с этим, изучение фенов (фенетика) рассматривалось как способ исследования генотипического состава природных популяций [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, Ларина, 1985]. Однако в настоящее время ясно, что подавляющее большинство подобных признаков зависят от действия множества взаимодействующих генов, и, следовательно, фенетика не может служить инструментом для изучения генетических особенностей популяций [Васильев, 2005; Orgogozo et al., 2015]. Согласно современным представлениям, в основе дискретной изменчивости отдельных признаков лежит скрытое количественное варьирование каких-то сигнальных веществ (например, регуляторных белков на

ранних стадиях развития или гормонов – на поздних). Если концентрация сигнального вещества ниже определённого порога, то реализуется один вариант этого признака, а если выше – то другой. Таких порогов может быть несколько; в этом случае будет существовать и несколько дискретных вариантов данного признака [Fraser, 1976; Фолконер, 1985; Why are rare traits..., 2005]. С этой точки зрения, принятой в настоящее время, фены рассматриваются как устойчивые состояния пороговых неметрических признаков [Васильев, 1988; 2005].

Согласно современной концепции фенетики, разработанной в трудах А. Г. Васильева, частоты фенов позволяют судить не о генетическом, а об эпигенетическом своеобразии популяции [Васильев, 1988; 2005; Ansorge, 2001]. Термин «эпигенотип» был введён К. Х. Уоддингтоном [Waddington, 1942b; 1957] для обозначения комплекса взаимодействий генов и их продуктов, образующих фенотип [Уоддингтон, 1970]. В настоящее время под эпигенотипом понимают совокупность молекулярных механизмов, регулирующих экспрессию генов, и, тем самым, реализацию признаков в фенотипе [Angers, 2020]. Известно, что на основе каждого генотипа может быть реализовано ограниченное множество разных фенотипов. Для описания этой поливариантности развития может быть использована модель эпигенетического ландшафта, впервые разработанная К. Х. Уоддингтоном и дополненная другими исследователями [Шишкин, 1984; Васильев, 2005; Rediscovering Waddington…, 2010]. В эпигенетическом ландшафте долины соответствуют потенциальным траекториям развития (креодам), а «горные хребты» обозначают границы между ними (Рисунок 1.1).

Все траектории в той или иной степени канализованы (устойчивы), а в наибольшей степени – та, которая ведёт к фенотипической норме. В процессе развития какой-либо структуры происходит последовательный выбор одной из возможных траекторий. Чаще всего выбирается один и тот же креод, ведущий к фенотипической норме. Однако изредка под действием возмущающих факторов окружающей среды, мутаций или случайных ошибок реализуются другие траектории развития– субкеоды.

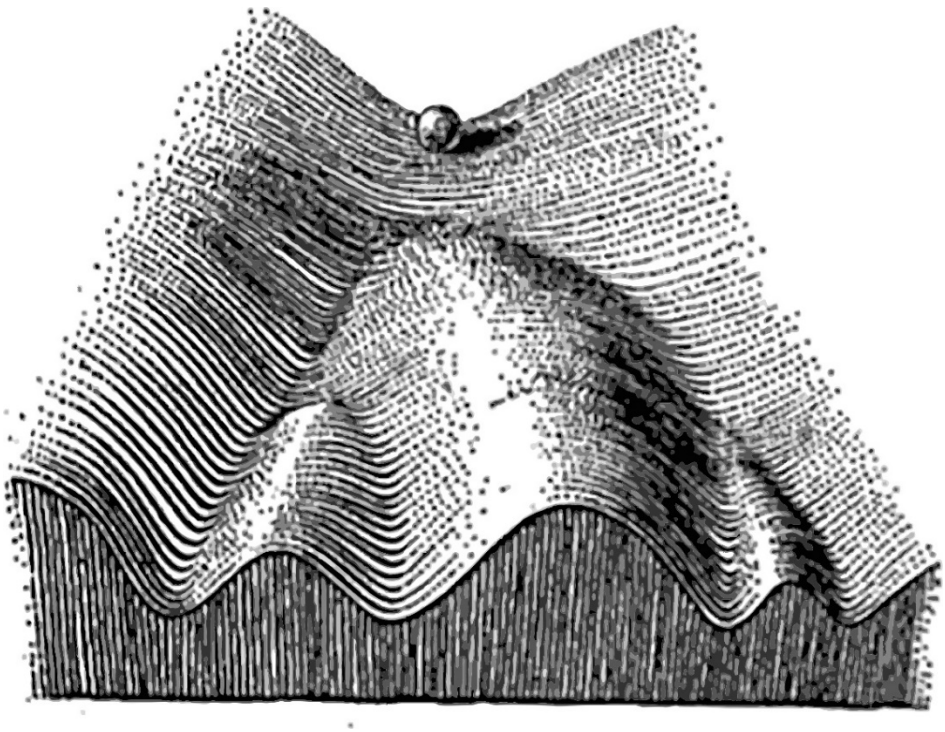


Рисунок 1.1 – Фрагмент эпигенетического ландшафта (по Waddington, 1957)

По-видимому, разные дискретные состояния порогового признака (фены) представляют собой результаты реализации альтернативных креодов и субкеодов. Благодаря этому по частотам встречаемости фенов отдельных признаков можно судить об эпигенетическом ландшафте (т.е. вероятности реализации разных траекторий развития этих признаков) особей в популяции [Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2009]. Современная фенетика рассматривается как «популяционная дисциплина, которая на популяционном (групповом) уровне позволяет изучать развитие (альтернативные пути развития) и даёт возможность сравнительного эпигенетического анализа не только популяций и внутривидовых таксонов, но и более высоких таксономических категорий» [Васильев, 2005, с. 61].

1.2 Размеры тела насекомых

Размер тела – важнейший фенотипический признак, который влияет на многие аспекты жизнедеятельности особи [Шмидт-Ниельсен, 1987]. У насекомых крупный размер тела, как правило, положительно коррелирует с приспособленностью [Kingsolver, Huey, 2008; Dmitriew, 2011]. В частности, потенциальная, а часто и реализованная плодовитость самки прямо зависит от

массы её тела [Honěk, 1993; Популяционная динамика…, 2001; Tammaru et al., 2002; Bauerfeind, Fischer, 2008]. Крупные самцы, особенно у полиандрических видов, производят более качественный эякулят, богатый питательными веществами [Oberhauser, 1997; Bergström et al., 2002]. Кроме того, во многих случаях с увеличением размеров тела повышается вероятность успешного спаривания и продолжительность жизни имаго [Tammaru et al., 1996; Oberhauser, 1997; Fitness components…, 1999; Kingsolver, Huey, 2008; Directional selection…, 2019].

Однако достижение крупных размеров требует увеличения продолжительности развития или скорости роста, что сопряжено с рядом рисков и издержек [Nylin, Gotthard, 1998; Dmitriew, 2011]. Так, с возрастанием длительности развития повышается вероятность гибели особи на преимагинальных стадиях от паразитов, хищников и инфекций [Benrey, Denno, 1997; Berger et al., 2006; Uesugi, 2015]. У поливольтинных видов (способных давать несколько поколений в течение сезона) уменьшается число генераций, и, следовательно – скорость прироста популяции [Kingsolver, Huey, 2008]. Кроме того, в условиях сезонного климата вовремя приступить к репродукции может быть важнее, чем достичь крупных размеров [Gotthard, 2004; 2008; Dmitriew, 2011]. По этим причинам оптимальный размер тела может не соответствовать максимальному. Известно, что насекомые могут адаптивно менять скорость роста и продолжительность развития, в зависимости от ситуации выбирая разные стратегии максимизации приспособленности: либо достигая крупных размеров, либо сокращая продолжительность развития [Nylin, Gotthard, 1998; Gotthard, 2008; Dmitriew, 2011; Лопатина, 2018; Distinct nutritional and endocrine regulation…, 2020]. Так, показано, что в условиях нехватки времени (например, в конце тёплого сезона) гусеницы чешуекрылых развиваются быстрее и приступают к метаморфозу раньше, достигая при этом меньших размеров [Gotthard, 2004; 2008; Gotthard, Berger, 2010; Рыжкова, Лопатина, 2015]. Ожидается, что поливольтинные виды получат больший репродуктивный выигрыш от уменьшения времени развития, так как это даст им возможность увеличить число

генераций в год. Строго моновольтинные виды (у которых не может быть больше одного поколения за сезон), напротив, могут получить больше преимуществ от увеличения размеров тела [Horne et al., 2015; Wilson et al., 2019].

На настоящий момент физиологические механизмы детерминации размеров имаго чешуекрылых хорошо изучены на примере табачного бражника *Manduca sexta* Linnaeus, 1763 (Lepidoptera: Sphingidae). Поскольку насекомые растут только на личиночной стадии, то размеры имаго определяются размерами гусеницы на момент остановки роста и начала метаморфоза [Callier, Nijhout., 2013]. Рост гусениц в периоды между линьками близок к экспоненциальному, в результате чего большую часть своей массы (у табачного бражника – примерно 90%) они набирают в течение последнего личиночного возраста [Davidowitz et al., 2004; Tammaru, Esperk, 2007; A quantitative analysis…, 2015]. Каскад событий, в результате которых гусеницы перестают расти и приступают к окукливанию, в норме запускается при достижении ими определённой (критической) массы. В этот момент прекращается синтез ювенильного гормона, и его концентрация в гемолимфе начинает постепенно снижаться. В течение этого времени, которое получило название конечной фазы роста, гусеница продолжает питаться и расти, и её масса увеличивается примерно в два раза. После полного разрушения ювенильного гормона начинается секреция проторокальнотропного гормона, который стимулирует выработку экдизона в проторакальных железах. В результате резкого увеличения концентрации экдизона гусеница прекращает питание и приступает к окукливанию [Callier, Nijhout., 2013; Nijhout, 2015; A quantitative analysis…, 2015; Distinct nutritional and endocrine regulation…, 2020]. Таким образом, размер тела имаго зависит в первую очередь от величины критической массы, продолжительности конечной фазы роста и от того, с какой скоростью гусеница набирает массу в течение этой фазы [Davidowitz et al., 2004; Nijhout et al., 2006]. Также может иметь значение длительность стадии предкуколки и величина потери массы гусеницей за это время [Adaptive developmental plasticity…, 2017]. Эти параметры варьируют в зависимости от пола, генотипа особи и условий окружающей среды, что и обуславливает

значительную внутри- и межпопуляционную изменчивость размеров имаго чешуекрылых [Davidowitz et al., 2004; Gunter et al., 2015].

Отдельные органы и части тела часто растут не пропорционально по отношению друг к другу и к общему размеру тела. Это явление, так же, как и его результат, называется аллометрией. Соотношения размеров органов и частей тела у организмов одного возраста и одного биологического вида получило название статической аллометрии [Мина, Клевезаль, 1976; Nijhout, Davidowitz, 2009; Vea, Shingleton, 2020]. Традиционно для описания аллометрических зависимостей используется степенная функция, представленная формулой (1):

$$y = bx^{\alpha} \tag{1}$$

где y – размер одной части тела, x – размер другой части тела или общий размер (масса) тела, α – аллометрический коэффициент. Для приведения уравнения (1) в линейную форму традиционно используют логарифмическую трансформацию переменных (2):

$$\ln(y) = \alpha \ln(x) + b \tag{2}$$

где α – аллометрический коэффициент [Шмидт-Ниельсен, 1987; Bivariate line-fitting…, 2006]. При $\alpha = 1$ наблюдается изометрия: часть тела y пропорциональна части тела x. При $\alpha > 1$ размер части тела y увеличиваются сильнее, чем части тела x, и эта ситуация получила название гипераллометрии. Наконец, при $\alpha < 1$ размер части тела y возрастает медленнее, чем части тела x, и такие взаимоотношения называются гипоаллометрией [Мина, Клевезаль, 1976; Шмидт-Ниельсен, 1987; Vea, Shingleton, 2020].

Насекомые, как и все живые организмы, сталкиваются с необходимостью распределения ограниченного количества ресурсов между конкурирующими потребностями – например, репродукцией и поддержанием текущей жизнедеятельности [Boggs, 2009; Resource allocation…, 2016]. Одной из причин

аллометрии служит конкуренция за ресурсы между органами и частями тела в процессе их роста [Nijhout, Davidowitz, 2009]. К наиболее энергоёмким функциям организма имаго относятся размножение и полёт, и они могут конкурировать за ресурсы как в процессе развития соответствующих органов (крыльев и грудных мышц, с одной стороны, и половых желёз – с другой), так и непосредственно в процессе жизнедеятельности имаго. Чешуекрылые, вложившие больше ресурсов в развитие репродуктивных органов, имеют более тяжёлое брюшко, содержащее больше яиц у самок и более крупные сперматофоры у самцов. Особи, вложившие больше ресурсов в обеспечение полёта, обладают относительно более крупными крыльями и мощными грудными мышцами [Angelo, Slansky, 1984; Tigreros, Davidowitz, 2019].

1.3 Фенотипическая пластичность размеров тела насекомых

Размеры тела и его отделов – один из наиболее пластичных признаков имаго насекомых [Ecdysone coordinates…, 2022]. Сильнее всего на размеры имаго влияет количество и качество кормовых ресурсов, а также температура окружающей среды во время роста и развития личинки [Callier, Nijhout., 2013]. Недостаток или низкое качество пищи приводит к существенному снижению скорости роста личинок, увеличению продолжительности их развития, и, в конечном итоге, к появлению более мелких имаго [Bauerfeind, Fischer, 2005; A quantitative analysis…, 2015]. Гусеницы, не набравшие из-за голодания необходимую для метаморфоза критическую массу, тем не менее, могут успешно окуклиться за счёт резервного механизма запуска метаморфоза, но со значительной задержкой по сравнению с более крупными особями [Callier, Nijhout., 2013; A quantitative analysis…, 2015; Distinct nutritional and endocrine regulation…, 2020]. Показано, что в условиях нехватки пищи, как правило, формируются имаго с относительно более крупными крыльями и грудью, но со сниженным репродуктивным потенциалом [Tigreros et al., 2013; Boggs, Niitepold, 2016; Tigreros, Davidowitz, 2019; Body size allometry…, 2021].

Повышение температуры (до определённого предела) ведёт к ускорению роста и уменьшению длительности развития преимагинальных стадий [Мина, Клевезаль, 1976; Kingsolver, Woods, 1997; Лопатина, 2018]. Размеры взрослых особей зависят от относительной силы этих эффектов [de Jong, van der Have, 2009; Shrinking body sizes…, 2021]. У исследованных в этом отношении членистоногих скорость развития с повышением температуры возрастает быстрее, чем скорость роста. В результате чем выше температура, тем больше темпы роста отстают от темпов созревания и тем меньших размеров достигают имаго [Davidowitz, Nijhout, 2004; Forster et al., 2011; Why adult mayflies…, 2018]. Эта закономерность (уменьшение размера имаго с повышением температуры во время развития преимагинальных стадий) известна как «temperature-size rule» (TSR). Она характерна для большого числа видов насекомых, так же, как и для многих других эктотермных животных (Мина, Клевезаль, 1976; Atkinson, 1994; Horne et al., 2015; Shrinking body sizes…, 2021).

Однако TSR не универсально: у ряда видов насекомых была обнаружена противоположная тенденция увеличения размеров имаго с ростом температуры [см., например, Exploring…, 2016; Wilson et al., 2019; Changes in the body size…, 2021]. Согласно результатам мета-анализа, размеры тела взрослых особей уменьшаются с ростом температуры практически у всех водных членистоногих и насекомых с водными личинками. В то же время у насекомых, личинки которых развиваются на суше, повышение температуры во время развития преимагинальных стадий часто приводит к появлению более крупных имаго [Horne et al., 2015]. Кроме того, известно, что зависимость размера имаго от температуры может различаться у самцов и самок одного вида [Fischer, Karl, 2010; Wilson et al., 2019], а также у особей из разных популяций [Rapid population divergence…, 2007]. Поэтому маловероятно, что TSR является следствием фундаментальных биофизических закономерностей, как предполагал ряд исследователей [см. обзоры de Jong, van der Have, 2009; Is oxygen limitation…, 2019]. Скорее, зависимость размеров имаго от температуры следует рассматривать как изменчивый, адаптивный биологический признак,

сформировавшийся в ходе эволюции и специфичный для каждого вида [Angiletta et al., 2004; Fischer, Karl, 2010; Ghosh et al., 2013; Shrinking body sizes…, 2021].

У насекомых, чьё развитие проходит на суше, влияние температуры на размер тела имаго зависит от вольтинности. У поливольтинных видов размеры тела, как правило, с повышением температуры уменьшаются (в соответствии с TSR), а у моновольтинных, напротив, увеличиваются [Horne et al., 2015]. Это объяснимо с точки зрения теории жизненных циклов [Nylin, Gotthard, 1998]. Можно предположить, что поливольтинные виды, с одной стороны, и моновольтинные, с другой, в данном случае следуют разным стратегиям максимизации приспособленности. По-видимому, первые используют быстрый рост при относительно высоких температурах для сокращения времени развития, что даёт им возможность увеличивать число генераций в год. В то же время, моновольтинным видам быстрый рост в условиях повышенной температуры выгоднее использовать для достижения крупных размеров [Horne et al., 2015; Wilson et al., 2019; Shrinking body sizes…, 2021].

1.4 Жилки крыльев насекомых и их развитие в онтогенезе

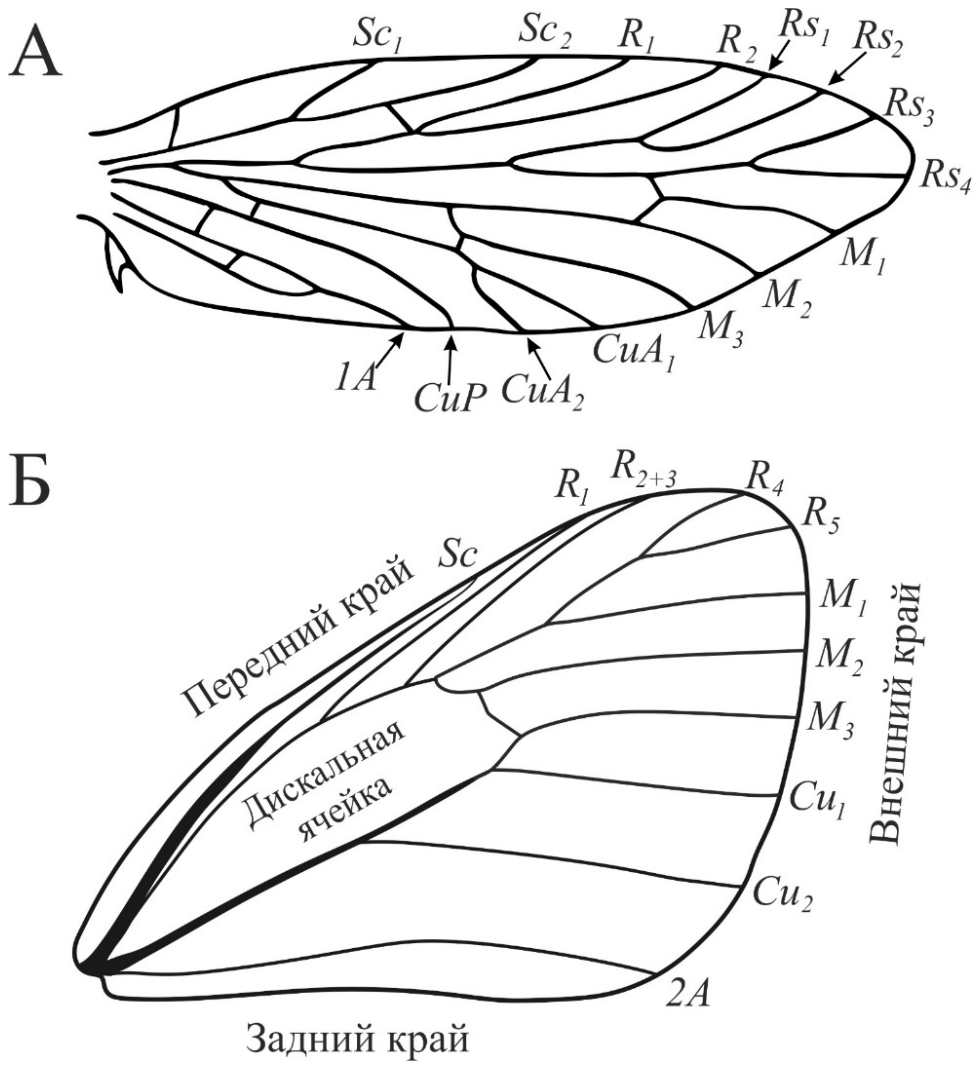
Крылья насекомых представляют собой плоские боковые выступы стенки тела, подвижно прикреплённые к нему посредством сочленовной мембраны между тергитом и плейритом. Крыльев, как правило, две пары, расположенных на средне- и заднегруди [Шванвич, 1949]. На поверхности крыла выделяют жилки и области между ними – ячейки. Жилки насекомых, как правило, представляют собой полые кутикулярные трубки, выстланные эпителием изнутри [Wootton, 1992; Pass, 2018]. В первую очередь они служат для придания крыловой пластине необходимых механических свойств: жилки формируют одновременно жесткий и гибкий каркас, позволяя крылу деформироваться определённым образом в процессе полёта, но не ломаться [Wootton, 1992; Hedrick et al., 2015; Rajabi, Gorb, 2020]. Кроме того, они служат вместилищем трахей, чувствительных нервных волокон, секреторных клеток и гемолимфы. Потоки гемолимфы придают крыловой пластине требуемую степень гибкости, эластичности и жесткости, а

находящиеся на жилках рецепторы необходимы для восприятия потоков воздуха [Wootton, 1992; Pass, 2018]. Поперечные жилки, в отличие от продольных (главных), по-видимому, не выполняют перечисленных выше функций. Они не имеют внутренней полости и только дополнительно укрепляют крыло, препятствуя его повреждениям [Wootton, 1992; Rajabi, Gorb, 2020].

У новокрылых насекомых (Neoptera) имеется семь стволов продольных жилок, берущих начало от основания крыла. Спереди назад расположены костальный (costa, *C*), субкостальный (subcosta, *Sc*), радиальный (radius, *R*), медиальный (media, *M*) кубитальный (cubitus, *Cu*), анальный (anal, *A*) и югальный (jugal, *J*) стволы [Шванвич, 1949]. Для примитивных таксонов насекомых с полным превращением (скорпионниц, ручейников, зубатых молей) характерно обильное ветвление продольных жилок и наличие ряда поперечных жилок между ними (Рисунок 1.2А). У продвинутых (гетероневральных) чешуекрылых число поперечных жилок уменьшается до одной (замыкающей срединную, или дискальную ячейку), количество ветвей продольных стволов жилок (радиального, медиального, кубитального, анального) также снижается. Костальная, субкостальная и некоторые радиальные жилки смещаются вперёд, образуя жесткий передний (костальный) край крыла (Рисунок 1.2Б) [Шванвич, 1949; Определитель насекомых Дальнего Востока…, 1997].

Крылья у чешуекрылых, так же, как и другие органы имаго, развиваются из имагинальных дисков [Шванвич, 1949; Nijhout et al., 2014]. У изученных в этом отношении видов чешуекрылых рост и развитие крыльев происходят в разное время. Например, у нимфалиды *Junonia coenia* Hübner, 1822 (Lepidoptera: Nymphalidae) эти события приходятся на последний (V) возраст гусеницы, а у табачного бражника *M. sexta* – на стадию предкуколки и начало стадии куколки [Nijhout et al., 2014]. В начале последнего личиночного возраста зачаток крыла (имагинальный диск) у чешуекрылых имеет вид уплощённого эпителиального мешочка. В дальнейшем верхний и нижний слои эпителия (которые потом образуют верхнюю и нижнюю поверхности крыла) плотно соединяются друг с другом. Однако, между ними в определённых местах остаются просветы –

лакуны, которые являются зачатками будущих жилок [Nardi, 1984; Nijhout et al., 2014; McKenna, Nijhout, 2022].



А – зубатая моль *Sabatinca calliarcha* Meyrick, 1912 (Lepidoptera: Micropterigidae), по Schachat, Gibbs, 2016; Б – боярышница *A. crataegi* (Lepidoptera: Pieridae), по Некрутенко, 1985

Рисунок 1.2 – Жилкование переднего крыла у примитивных (А) и продвинутых (Б) чешуекрылых

В течение последнего личиночного возраста лакуны растут и ветвятся вместе с ростом зачатка крыла; в них начинают активно врастать трахеи. Таким образом формируется первичное жилкование крыла, характерное для чешуекрылых на стадии куколки [Nardi, 1984; Nijhout et al, 2014; McKenna, Nijhout, 2021]. Перед выходом имаго из куколки некоторые зачаточные жилки редуцируются, другие мигрируют, в результате чего формируется окончательный, свойственный имаго паттерн жилкования [Yata, 1981].

1.5 Изменчивость жилкования крыльев в природных популяциях насекомых

К настоящему времени накоплено множество свидетельств внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивости жилкования крыльев, в том числе у активно летающих видов насекомых [Мартынова, 1948; Sotavalta, 1964; Yablokov et al., 1970; Clarke, 1993; Перфильева, 2000; Host alkaloids…, 2014; Łopuch, Tofilski, 2016]. В природных популяциях ряда представителей сетчатокрылых [Орлов, 1975; Clarke, 1993], перепончатокрылых [Akahira, Sakagami, 1959; Smith et al., 1997; Перфильева, 2000; Wing venation teratology…, 2014; Eligül et al, 2017; Gülmez, 2019] и чешуекрылых [Schachat, Gibbs, 2016; Солонкин и др., 2017; Smith, McMahon, 2018] были обнаружены различные отклонения от нормального жилкования: дополнительные разветвления жилок, лишние жилки, частичное или полное исчезновение присутствующих в норме жилок.

Проявление нарушений жилкования подробно изучено у ряда видов муравьёв [Перфильева, 2000], медоносной пчелы *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Apidae) [Akahira, Sakagami, 1959; Smith et al., 1997; Wing venation teratology…, 2014; Łopuch, Tofilski, 2016; Eligül et al, 2017; Low temperature exposure…, 2018] и златоглазки *Chrysopa adspersa* Wesmael, 1841 (Neuroptera: Chrysopidae) [Орлов, 1975]. Показано, что нарушения жилкования, как правило, представлены добавочными жилками, в то время как случаи редукции присутствующих в норме жилок редки. У всех изученных в этом отношении видов насекомых одни и те же варианты аномалий встречались в одних и тех же местах крыла [Орлов, 1975; Перфильева, 2000; Wing venation teratology…, 2014; Eligül et al, 2017; Low temperature exposure…, 2018]. Таким образом, проявление нарушений жилкования носит не случайный характер. Не исключено, что мелкие дискретные вариации жилкования можно рассматривать как результаты реализации определённых (в какой-то степени канализованных) альтернативных путей развития – т.е., с точки зрения эпигенетической концепции фенетики, как фены [Васильев, 1988; 2005].

Причины возникновения нарушений жилкования крыльев не ясны. Часто предполагается, что они формируются в результате случайных ошибок развития.

Поэтому частота их встречаемости, наряду с величиной флуктуирующей асимметрии, используется для оценки уровня нестабильности развития особей в популяциях [Ross, Robertson, 1990; Clarke, 1993; Smith et al., 1997; Host alkaloids…, 2014; Łopuch, Tofilski, 2016]. Имеются косвенные подтверждения этой точки зрения. Показано, что у лугового мотылька *Loxostege sticticalis* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera: Crambidae) аномалии жилкования возникают при развитии гусениц на устойчивом сорте кукурузы и имеют не наследственный характер [Фролов, 1983]. У плодовой мушки *Drosophila buzzatii* Patterson & Wheeler, 1942 (Diptera: Drosophilidae) нарушения жилкования возникают под воздействием токсичных алкалоидов одного из кормовых растений [Host alkaloids…, 2014]. У златоглазки *Chrysopa perla* (Linnaeus, 1758) (Neuroptera: Chrysopidae) частота встречаемости аномалий коррелирует с величиной флуктуирующей асимметрии и возрастает на загрязнённых территориях [Clarke, 1993]. По-видимому, увеличение встречаемости нарушений жилкования действительно может быть обусловлено общей дестабилизацией процессов развития крыльев. В то же время вполне возможно, что в других ситуациях нарушения жилкования формируются в результате мутаций [Banerjee, Monteiro, 2020] или под влиянием условий окружающей среды [Low temperature exposure…, 2018]. В таком случае они не могут рассматриваться как маркеры нестабильности развития.

Неясно, как влияет наличие нарушений жилкования крыльев на полёт насекомых. Известно, что жилки служат каркасом крыла, придавая ему необходимую степень гибкости и жесткости. Показано, что характер деформаций крыла во время полёта зависит от особенностей его жилкования [Wootton, 1992; Hedrick et al., 2015; Rajabi, Gorb, 2020]. Поэтому не исключено, что отклонения от нормальной для вида схемы жилкования могут в какой-то мере влиять на аэродинамические характеристики полёта, и, возможно, на приспособленность особи. Некоторые факты косвенно свидетельствуют в пользу этого предположения. Так, показано, что нарушения жилкования значительно реже встречаются у рабочих пчёл (для деятельности которых важен полёт), чем у пчелиных маток [Łopuch, Tofilski, 2016]. Среди изученных в этом отношении

видов муравьёв жилкование крыльев менее стабильно у *Formica rufa* Linnaeus, 1761 (Hymenoptera: Formicidae), для которого не характерны воздушное роение и дальний разлёт самок [Перфильева, 2000]. Кроме того, известно, что насекомые со слабым полётом, например, некоторые клопы [Беккер-Мигдисова, 1948; Yoshimoto, Kondo, 2012], а среди чешуекрылых – мешочницы (Lepidoptera: Psychidae) [Mathew, 1985] обладают весьма изменчивым жилкованием.

1.6 Колебания численности насекомых-фитофагов

Колебания численности характерны для многих популяций живых организмов [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Myers, Cory, 2013]. Согласно современным представлениям, которые восходят к синтетической теории динамики популяций Г. А. Викторова [1973, 1976], на численность популяций влияют два принципиально разных процесса – модификация и регуляция. Факторы, осуществляющие регуляцию, действуют в зависимости от плотности популяции, в большинстве случаев по принципу отрицательной обратной связи: чем выше плотность популяции, тем сильнее они способствуют её снижению. Многие регуляторные процессы включаются с запаздыванием: начинают действовать спустя одно или несколько поколений после увеличения плотности популяции и продолжают способствовать её снижению в течение одного или нескольких поколений после того, как плотность популяции уменьшилась. Такая инерционность регуляторных механизмов приводит к возникновению устойчивых циклических колебаний численности – популяционных, или градационных циклов. Модифицирующие факторы (например, погодные условия и хищники-генералисты) действуют независимо от плотности популяции. Изменчивость их влияния приводит к случайным отклонениям плотности популяции в большую или меньшую сторону. Они модулируют колебания численности, влияют на их амплитуду и продолжительность, могут приводить к нарушению цикличности [Berryman, 1996; Популяционная динамика..., 2001; Myers, Cory, 2013; Динамика численности…, 2015; Непарный шелкопряд…, 2015; Schowalter, 2016].

Численность большинства видов насекомых-фитофагов колеблется в незначительных пределах. Но некоторые виды, которые принято называть эруптивными, или массовыми, способны к колебаниям численности исключительно большой амплитуды – вспышкам массового размножения [Hunter, 1991; Популяционная динамика..., 2001; Insect ecology…, 2011; Непарный шелкопряд…, 2012; Динамика численности…, 2015]. Часто вспышки массового размножения возникают только в некоторых частях видового ареала или в определённых местообитаниях, например, в агроценозах [Викторов, 1973; Популяционная динамика..., 2001; Koricheva et al., 2012]. Таким образом, тип динамики численности является не устойчивой видовой характеристикой, а скорее результатом взаимодействия вида с его окружением [Berryman, 1996].

Механизмы возникновения и затухания вспышек массового размножения насекомых-фитофагов служат предметом непрекращающихся дискуссий на протяжении десятков лет [см., например, Воронцов, 1978; Berryman, 1987, 1996; Liebhold, Kamata, 2000; Мартемьянов, Бахвалов, 2007; Myers, Cory, 2013; Роль паразитоидов…, 2014; Paradigms in eastern spruce budworm…, 2016]. Экологическая неоднородность эруптивных видов и сообществ, в рамках которых они существуют, приводит к многообразию режимов динамики численности и существованию разных вариантов вспышек массового размножения [Berryman, 1987, 1996; Популяционная динамика..., 2001; Ермолаев, 2014; 2019; Динамика численности…, 2015; Непарный шелкопряд…, 2015]. Закономерности развития вспышек массового размножения насекомых ниже будет рассмотрены на примере открытоживущих филлофагов, главным образом, лесных чешуекрылых.

Популяции хвое- и листогрызущих насекомых в ходе градационного цикла проходят четыре основные фазы: 1) стабильно-разреженное состояние (латентная, или эндемическая фаза); 2) нарастание численности (продромальная фаза, или проградация); 3) максимум (эруптивная фаза, или кульминация, или собственно вспышка); 4) разреживание популяции (фаза кризиса, или затухания вспышки) [Воронцов, 1978; Популяционная динамика..., 2001; Кондаков, 2002; Schowalter, 2016]. А. С. Исаев с соавторами [Популяционная динамика..., 2001] обращают

внимание на то, что в результате разреживания плотность популяции часто падает заметно ниже того уровня, который был до начала вспышки, в связи с чем они дополнительно выделяют две заключительные фазы градационного цикла: 5) депрессия и 6) восстановление численности (предвспышечный период).

Для многих популяций эруптивных видов в стабильно-разреженном состоянии характерны выраженные циклические колебания численности небольшой амплитуды [Пальникова и др., 2002; Myers, Cory, 2013; Динамика численности…, 2015], однако, они не переходят во вспышки массового размножения. На настоящий момент факторы, поддерживающие плотность популяций эруптивных видов на низком уровне, изучены недостаточно [Myers, Cory, 2013]. Эту роль могут играть неблагоприятные погодные условия [Воронцов, 1978; Баранчиков, Ермолаев, 1998; Пальникова и др., 2002], повышенная энтоморезистентность кормовых растений [Мартемьянов, Бахвалов, 2007; Влияние энтоморезистентности …, 2011; Insect ecology…, 2011], эффективный контроль со стороны хищников-генералистов или специализированных паразитов [Викторов, 1976; Parry et al., 1997; Пальникова и др., 2002; Популяционная динамика..., 2001; Liebhold et al., 2000; Specialist and generalist…, 2002; 2009; Paradigms in eastern spruce budworm…, 2016; Enemy escape…, 2017].

Переход популяции из стабильно-разреженного состояния к вспышке массового размножения, по-видимому, обусловлен её «ускользанием» от регулирующего действия энтомофагов [Викторов, 1973, 1976; Berryman, 1987; Популяционная динамика..., 2001; Пальникова и др., 2002; Myers, Cory, 2013; Paradigms in eastern spruce budworm…, 2016; Schowalter, 2016; Enemy escape…, 2017]. Часто это происходит в определённых погодных условиях (например, череда жарких и засушливых, или наоборот, дождливых лет), которые улучшают качество корма, снижают энтоморезистентность кормовых растений или подавляют активность энтомофагов [Надзор, учёт и прогноз…, 1965; Воронцов, 1978; Пальникова и др., 2002; Популяционная динамика..., 2001; Кондаков, 2002; Мартемьянов, Бахвалов, 2007; Insect ecology…, 2011]. Взрывному росту

численности способствует наличие положительных обратных связей между плотностью популяции и скоростью её увеличения [Berryman, 1987; Популяционная динамика..., 2001]. Так, у ряда видов чешуекрылых скорость роста гусениц, а в некоторых случаях их выживаемость и устойчивость к вирусным инфекциям возрастают с увеличением плотности популяции [Воронцов, 1978; Коников, 1978; Популяционная динамика..., 2001; Myers, Cory, 2016; Rosa et al., 2017; The effect of population density…, 2019; Wang et al., 2021]. Кроме того, как показано на примере восточной еловой листовёртки *Choristoneura fumiferana* Clemens, 1865 (Lepidoptera: Tortricidae), с возрастанием плотности популяции экспоненциально увеличивается вероятность встречи половых партнёров [Mate-finding allee effect…, 2013].

Дальнейшее увеличение плотности популяции приводит к ухудшению качества и снижению количества пищевых ресурсов, внутривидовой конкуренции, активации скрытых вирусных инфекций и распространению патогенов (эпизоотиям). [Популяционная динамика..., 2001; Динамика численности шелкопряда-монашенки…, 2002; Непарный шелкопряд…, 2012; Myers, Cory, 2013, Влияние голодания…, 2020]. Кормовые растения в ответ на интенсивную дефолиацию увеличивают синтез токсичных для насекомых вторичных метаболитов и веществ, привлекающих энтомофагов [Мартемьянов, Бахвалов, 2007; Kessler et al., 2012; Abbott, 2012; Роль паразитоидов…, 2014]. В результате падает жизнеспособность и плодовитость особей фитофага [Популяционная динамика..., 2001; Nykänen, Koricheva, 2004; Myers, Cory, 2013], рост численности останавливается, плотность популяции начинает снижаться. Численность специализированных паразитов и хищников, наоборот, растёт, они «догоняют» популяцию своих жертв [Популяционная динамика..., 2001; Пальникова и др., 2002; Experimental test…, 2010; Paradigms in eastern spruce budworm…, 2016]. Предельные значения плотности популяции, которые могут быть достигнуты в фазе максимума вспышки, зависят от погодных условий и особенностей локальных биогеоценозов, в частности, от состояния кормовых

растений [Динамика численности шелкопряда-монашенки…, 2002; Кондаков, 2002; Влияние энтоморезистентности …, 2011, Роль паразитоидов…, 2014].

Некоторые из факторов, ограничивающих рост плотности популяции (в частности, высокая численность энтомофагов, энтоморезистентность кормовых растений, низкое качество особей фитофага) продолжают действовать уже после того, как плотность популяции снизилась (эффект инерционности регуляторных механизмов). Это приводит к дальнейшему затуханию вспышки и разреживанию популяции [Berryman, 1996; Популяционная динамика..., 2001; Мартемьянов, Бахвалов, 2007; Experimental test…, 2010; Abbott, 2012; Paradigms in eastern spruce budworm…, 2016]. Затем популяция фитофага возвращается к флуктуациям численности на низком уровне плотности. Однако, в отсутствии факторов, способных поддерживать стабильно-разреженное состояние популяции, взрывной рост численности наступает сразу же вслед за депрессией (ситуация перманентной вспышки). В этом случае переход к новой вспышке массового размножения, по-видимому, происходит просто в результате прекращения действия регуляторных механизмов, которые способствовали затуханию предыдущей [Популяционная динамика..., 2001; Myers, Cory, 2013; Непарный шелкопряд…, 2015].

Показателями разных фаз градационного цикла является плотность и пространственная структура популяции фитофага, плодовитость, смертность на различных стадиях жизненного цикла, соотношение полов, интенсивность и направленность миграций [Надзор, учёт и прогноз…, 1965; Популяционная динамика..., 2001; Кондаков, 2002; Астапенко, Пальникова, 2011]. В частности, как правило, в фазе нарастания численности смертность минимальна, плодовитость максимальна, в популяции преобладают самки. В фазе максимума численности и при затухании вспышки плодовитость падает, смертность растёт, увеличивается интенсивность миграций, в популяции преобладают самцы [Пальникова и др., 2002; Популяционная динамика..., 2001; Динамика численности шелкопряда-монашенки…, 2002; Кондаков, 2002; Myers, Cory, 2013; Paradigms in eastern spruce budworm…, 2016].

1.7 Фенотипическая пластичность насекомых в зависимости от плотности популяции

Плотность популяции может существенно влиять на морфофизиологические признаки и поведение насекомых. Развитие личинок в условиях повышенной плотности, как правило, приводит к снижению скорости роста, увеличению продолжительности развития, и, как следствие, к уменьшению размеров имаго, снижению выживаемости и репродуктивной способности [Intraspecific competition…, 2004; Gibbs, Breuker, 2006; Dutta et al., 2013; High larval density…, 2013; Than et al., 2020]. Таким образом, скученность негативно влияет на различные аспекты приспособленности особей. Однако у многих видов, ведущих на определённых стадиях жизненного цикла групповой образ жизни (и часто склонных к вспышкам массового размножения), локальное увеличение плотности вызывает ряд адаптивных модификаций [Ruohomäki et al., 2003; Rosa et al., 2017]. В частности, широко известно явление плотностно-зависимого фазового полифенизма (в русскоязычной литературе – полиморфизма), впервые описанного на примере саранчовых (Orthoptera: Acrididae). Особи, развивавшиеся в условиях высокой (стадная фаза) и низкой (одиночная фаза) плотности популяции различаются по окраске, морфологии, скорости роста, плодовитости, особенностям метаболизма и поведению [Applebaum, Heifetz, 1999; Алексеев, 2005]. Схожие эффекты плотности на фенотип (получившие название «эффект группы») описаны и для эруптивных видов чешуекрылых [Коников, 1978; Влияние фазы динамики плотности…, 2021]. Выраженный фазовый полифенизм наблюдается у некоторых совок (Lepidoptera: Noctuidae). Для гусениц стадной фазы характерна более тёмная окраска, повышенная скорость метаболизма, усиленная иммунная защита и способность к миграциям («походам»). Они активнее питаются и быстрее растут, но заканчивают развитие раньше, достигая меньших размеров по сравнению с гусеницами одиночной фазы. Имаго, выращенные в условиях высокой плотности, обладают более крупными крыльями (относительно размеров тела) и бо́льшими запасами питательных веществ в жировом теле, что облегчает длительные миграции. В то же время, для них

характерна сниженная плодовитость [Applebaum, Heifetz, 1999; Алексеев, 2007; Wilson, Cotter, 2009]. Адаптивное значение этих модификаций очевидно. Увеличение скорости роста, сокращение продолжительности развития и усиление иммунной защиты выгодно в условиях конкуренции и возможной нехватки пищи, а также повышенного риска атак со стороны паразитов и патогенов. Кроме того, усиленный иммунитет особей стадной фазы может облегчить ускользание популяции от естественных врагов и спровоцировать начало вспышки. Повышенная миграционная активность гусениц и имаго, так же, как и сниженная плодовитость, могут смягчить негативные эффекты перенаселения и, тем самым, способствовать дальнейшему росту численности и расширению ареала вспышки [Shlichta, Smilanich, 2012].

У большинства других эруптивных видов чешуекрылых нет явного плотностно-зависимого полифенизма. В некоторых случаях (как у совки *Sesamia nonagrioides* Lefebvre, 1827 (Lepidoptera: Noctuidae) и осенней пяденицы *Epirrita autumnata* (Borkhausen, 1794) (Lepidoptera: Geometridae) адаптивные реакции на увеличение плотности отсутствуют или выражены слабо. Гусеницы этих видов в условиях повышенной плотности растут медленнее и достигают меньших размеров [Tammaru et al., 2000; Ruohomäki et al., 2003; Fantinou et al., 2008]. У других видов с увеличением плотности скорость роста гусениц возрастает, а продолжительность их развития сокращается. При этом у ряда видов, например, непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Erebidae), кольчатого лесного кононопряда *Malacosoma disstria* Hübner, 1822 (Lepidoptera: Lasiocampidae) и лугового мотылька *L. sticticalis*, финальные размеры гусениц и куколок уменьшаются [Алексеев, 2000; Despland, Huu, 2007; The effect of population density…, 2019; Влияние фазы динамики плотности…, 2021; Wang et al., 2021]. В других случаях (например, у сосновой пяденицы *Bupalus piniaria* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Geometridae) или бархатницы *B. anynana* итоговые размеры гусениц и куколок не изменяются, а у шашечницы *Melitaea cinxia* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Nymphalidae) – они, напротив, увеличиваются [Šmits, 2002; Bauerfeind, Fischer, 2005; Rosa et al., 2017]. Кроме того, повышение

плотности населения во многих случаях влечёт за собой изменение относительных размеров разных отделов тела имаго. Так, у некоторых видов (например, огнёвки *Ephestia kuehniella* Zeller, 1879 (Lepidoptera: Pyralidae) и осенней пяденицы *E. autumnata* с возрастанием плотности населения увеличиваются относительные размеры крыльев, а нагрузка на крыло снижается [Ruohomäki, 1992; Bhavanam, Trewick, 2017]. Вероятно, это можно рассматривать как адаптивную реакцию, облегчающую расселение имаго из перенаселённых областей. Напротив, самцы огнёвки *Plodia interpunctella* (Hübner, 1813) (Lepidoptera: Pyralidae) в условиях высокой плотности обладают более тяжёлым брюшком и крупными семенниками, что можно рассматривать как адаптацию к усиленной конкуренции за самку [Gage, 1995].

Таким образом, на настоящий момент влияние плотности популяции на морфофизиологические характеристики гусениц и имаго эруптивных видов чешуекрылых подробно изучено. Однако, манипулирование плотностью населения в лаборатории не позволяет воспроизвести условия, с которыми сталкиваются особи в течение вспышки массового размножения [Ruohomäki et al., 2003]. Известно, что проявление эффекта группы зависит от особенностей диеты [Crowding-triggered phenotypic responses…, 1988; Влияние фазы динамики плотности…, 2021]. По мере нарастания численности в естественных условиях высока вероятность возникновения нехватки пищи, ухудшения качества листвы или вынужденной смены кормового растения [Crowding-triggered phenotypic responses…, 1988; Šmits, 2002; Мартемьянов, Бахвалов, 2007; Abbott, 2012]. В результате изменения морфофизиологических характеристик особей в ходе градационного цикла могут значительно отличаться от наблюдаемых в лабораторных условиях.

Накопленные к настоящему моменту сведения о динамике морфофизиологических характеристик особей в течение градационного цикла (за исключением видов с выраженным фазовым полифенизмом, таких как саранчовые и некоторые совки) не многочисленны. Показано, что размер имаго осенней пяденицы *E. autumnata* уменьшается по мере роста плотности популяции

и достигает минимума на пике численности, а в ходе разреживания популяции он увеличивается [Reduction in size…, 2004; Klemola et al., 2008]. По-видимому, сходная картина характерна для непарного шелкопряда *L. dispar* [Carter et al., 1991; Jahant-Miller et al., 2020], лесного кольчатого коконопряда *M. disstria* [The costs of colour…, 2015] и боярышницы *A. crataegi* [Кузнецова, 2004]. В то же время, у восточной еловой листовёртки *Ch. fumiferana*, липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) и сосновой пяденицы *B. piniaria* наблюдается противоположная закономерность. Максимальной массы куколки сосновой пяденицы в естественных насаждениях достигают при промежуточных значениях плотности. В соответствии с этим, во время роста численности размер особей в популяции увеличивается, а в процессе затухания вспышки и разреживания популяции – уменьшается [Пальникова и др., 2002]. У липовой моли-пестрянки при увеличении плотности популяции начинают преобладать темноокрашенные особи, характеризующиеся большими размерами тела и плодовитостью [Ермолаев, Ижболдина, 2012]. У восточной еловой листовёртки обнаружены разнонаправленные изменения массы тела и размеров крыльев. Самки этого вида, так же, как и сосновой пяденицы, на пике численности характеризуются максимальной массой тела и уменьшенными крыльями. Во время затухания вспышки масса их тела снижается, а размеры крыльев, наоборот, увеличивается. Вероятно, это способствует расселению самок из перенаселённых участков [Rhainds, 2019]. Таким образом, в ходе градационного цикла размеры тела у большинства изученных в этом отношении видов эруптивных чешуекрылых уменьшаются. Но у одних это происходит сразу в ответ на увеличение плотности популяции, а у других – в конце вспышки массового размножения, по-видимому, в результате действия инерционных регуляторных механизмов (дефолиации, снижения качества листвы, родительского эффекта, скрытых вирусных инфекций и др.). Увеличение размеров тела в начале вспышки массового размножения у сосновой пяденицы и лиственничной листовёртки, вероятно, обусловлено эффектом группы.

Глава 2. ОБЪЕКТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Экологическая характеристика модельного объекта – боярышницы

Боярышница *A. crataegi* – моновольтинный вид дневных чешуекрылых, способный к вспышкам массового размножения. Её ареал охватывает практически всю Палеарктику, от Атласских гор и Пиренейского полуострова на западе до Японии на востоке, от Ближнего Востока и Средней Азии на юге до Скандинавии, Полярного Урала и Якутии на севере [Татаринов, Долгин, 1999; Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003; Чернов, Татаринов, 2006; Combined effects…, 2008; Next generation sequencing-aided…, 2020]. Показано, что на большей части Евразии популяции боярышницы генетически не дифференцированы и относятся к одной гаплогруппе [Next generation sequencing-aided…, 2020]. Эту же гаплогруппу имеют особи боярышницы из Свердловской и Новосибирской областей, исследованные в работе Быкова с соавторами [Is *Aporia crataegi* unsuitable host…, 2021].

Гусеницы боярышницы в большинстве случаев питаются листвой дикорастущих и садовых древесных розоцветных (в частности, черёмухи *Padus avium* Mill., яблони *Malus* Mill., груши *Pyrus* L., сливы *Prunus* L., вишни *Prunus cerasus* L., черешни *Prunus avium* L., айвы *Cydonia oblonga* Mill., боярышника *Crataegus* L., ирги *Amelanchier* Medik. и др.) [Stellwaag, 1924; Краснюк, 1928; Аммосов, 1966; Осипенко, 1984; Насекомые и клещи…, 1999; Кузнецова, 2004; Jugovic et al., 2017]. В разных частях ареала гусеницы боярышницы отдают предпочтение разным видам кормовых растений [Осипенко, 1984]. Так, на Ближнем Востоке они заселяют миндаль [Talhouk, 1977], на севере ареала (на Полярном и Приполярном Урале, в Якутии) переходят к питанию на голубике, ивах и карликовых берёзах [Аммосов, 1966; Баранчиков, 1979; Чернов, Татаринов, 2006; Болотов, 2011]. В Средней Азии отмечено поедание листвы грецкого ореха, в Краснодарском крае – тутового дерева, на юге Европейской части России в качестве одного из основных кормовых растений боярышницы некоторые авторы указывают дуб [Осипенко, 1984]. В связи с этим Ю. Н. Баранчиков [1987]

определяет боярышницу как полифага с чётко выраженной зональной олигофагией.

Для боярышницы характерны половой диморфизм (самки заметно крупнее и тяжелее самцов), протандрия (более ранний вылет самцов по сравнению с самками) и склонность к моноандрии (однократному спариванию) [Wiklund, Forsberg, 1991; Шкурихин, 2012]. Исходя из этого, можно предположить, что у боярышницы, в отличие от белянок рода *Pieris* Schrank, 1801 (Lepidoptera: Pieridae), вклад сперматофоров самцов в снабжение самок питательными веществами незначителен [Wiklund, Forsberg, 1991]. Известно, что плодовитость боярышницы прямо зависит от массы куколки самки [Тарасова и др., 2015]. Наличие имагинального питания слабо влияет на потенциальную плодовитость бабочек [Осипенко, 1984]. Тем не менее, самки боярышницы, лишенные дополнительного питания, в лабораторных условиях откладывают в среднем в 10 раз меньше яиц по сравнению с имаго, которых подкармливали сахарным сиропом [Осипенко, 1984]. Таким образом, имагинальное питание необходимо для созревания ооцитов, и фактическая плодовитость самок боярышницы, в отличие от многих других эруптивных видов чешуекрылых [Tammaru, Haukioja, 1996], зависит не только от количества ресурсов, накопленных на стадии гусеницы, но и от дополнительного питания на стадии имаго.

Самки боярышницы откладывают яйца на нижнюю поверхность листьев кормовых растений, кучками от 5 до 285 штук [Краснюк, 1928; Бабенко, 1982; Осипенко, 1984; Кузнецова, 2004; Jugovic, Kržič, 2019]. Согласно данным В. В. Кузнецовой [2004], фактическая плодовитость самок из природной популяции, определяемая как число зрелых и созревающих яиц в яйцеводах, может достигать 800 шт. Одна самка совершает несколько кладок в течение жизни [Краснюк, 1928; Осипенко, 1984; Кузнецова, 2004]. Эмбриональное развитие длится от 10 до 20 дней. Гусеницы I–II возраста развиваются совместно, в общем паутинном укрытии. Питаясь, они выедают паренхиму с верхней поверхности листа и оставляют нетронутыми жилки (т.е. скелетируют листья). При этом гусеницы постепенно обволакивают скелетированные листья паутинными нитями,

скручивают их вместе и плотно прикрепляют к ветке дерева. Таким образом, в процессе питания, из скелетированных листьев сооружается зимовочное гнездо. Затем, будучи в III, реже во II возрасте гусеницы заканчивают питание, изготавливают из паутинной нити зимовочные коконы и впадают в осенне-зимнюю диапаузу. В одном коконе, как правило, зимует одна гусеница, реже – от двух до семи [Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962; Бабенко, 1982; Осипенко, 1984; Насекомые и клещи…, 1999; Combined effects…, 2008]. В условиях Среднего Урала и южной части Красноярского края уход в диапаузу приходится на конец июля – начало августа [Тураев, 1964; Кузнецова, 2004; Влияние экологических факторов…, 2019].

Боярышница является морозотолерантным видом, т.е. для неё характерно контролируемое образование внеклеточного льда с помощью специальных белков-нуклеаторов, не приводящее к гибели гусеницы [Ли, 2006; Li, 2012]. Морозоустойчивость гусениц боярышницы, согласно данным, полученным в Якутии, весьма велика. Так, они успешно зимуют в естественных условиях при температурах, опускающихся до -60°C. 41% гусениц выжил после суток, проведённых в лабораторных условиях при температуре -85°C [Li, 2012]. Однако, возможно, что в других частях ареала гусеницы боярышницы обладают меньшей степенью морозоустойчивости, как, например, белянка *Pieris rapae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Pieridae) [Li et al., 2020].

Гусеницы боярышницы выходят из диапаузы и покидают зимовочные гнёзда с набуханием почек кормовых растений, при установлении среднесуточной температуры в 6–8 °C [Краснюк, 1928; Тураев, 1964; Надзор, учёт и прогноз…, 1965; Аммосов, 1966; Talhouk, 1977; Бабенко, 1982; Осипенко, 1984; Кузнецова, 2004]. Пищей гусеницам сначала служат почки, затем – свежая весенняя листва и бутоны. В IV–V возрастах они уже не скелетируют листья, а поедают листовую пластинку целиком. В V (последнем) возрасте гусеницы перестают вести групповой образ жизни и расползаются в поисках корма. За один или несколько дней до окукливания они прекращают питаться и собираются группами на стволах и ветвях кормовых растений. Окукливание на Среднем Урале и на юге

Сибири приходится на третью декаду мая [Тураев, 1964; Бабенко, 1982; Кузнецова, 2004], развитие куколки длится от 8 до 20 дней. Лёт имаго продолжается в течение месяца, самцы вылетают в среднем на два дня раньше самок [Краснюк, 1928; Осипенко, 1984; Wiklund, Forsberg, 1991]. Считается, что имаго боярышницы способны расселяться на значительные расстояния, однако, этому есть лишь косвенные подтверждения [Надзор, учёт и прогноз…, 1965; Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003]. В частности, в годы вспышки массового размножения имаго встречали на арктических островах, в 80–90 км от ближайших мест произрастания кормовых растений [Long-distance dispersal…, 2021]. Количественные исследования миграционной активности боярышницы в условиях низкой плотности популяции показали, что подавляющее большинство бабочек перемещаются не более чем на 1–2 км [Watanable, 1978; Bageutte et al., 2000; Jugovic et al., 2017].

Численность боярышницы ограничивают различные хищники, паразитоиды и патогены. Насекомоядные птицы (главным образом, синицы) активно расклёвывают зимовочные гнёзда боярышницы [Stellwaag, 1924; Осипенко, 1984]. Известно, что интенсивность изъятия птицами какого-либо вида беспозвоночных сильно варьирует в зависимости от видового состава и плотности населения птиц, плотности популяции кормовых объектов и наличия альтернативных источников корма [Владышевский, 1980]. Так, например, в окрестностях Красноярска на пробных участках птицы уничтожали от 10% до 99% зимующих гусениц боярышницы [Кузнецова, 2004; Кузнецова, Пальникова, 2014]. В то же время, в яблоневых садах Украины смертность гусениц боярышницы от насекомоядных птиц зимой составляла всего 1,5%, предположительно, из-за обилия более привлекательных для синиц зимовочных гнёзд златогузки *Euproctis chrysorrhoea* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Erebidae) (Краснюк, 1928). Весной и летом яйца и гусениц боярышницы поедают клопы-щитники из подсемейства Asopinae (Heteroptera: Pentatomidae), в частности, *Arma custos* (Fabricius, 1794), божьи коровки (Coleoptera: Coccinelidae), злагоглазки (Neuroptera: Chrysopidae) и уховёртки (Dermaptera: Forficulidae) [Краснюк, 1928; Осипенко, 1984].

Во многих случаях значительный вклад в смертность преимагинальных стадий боярышницы вносят паразитоиды. Сведения о заражении паразитоидами яиц боярышницы в литературе практически отсутствуют, хотя боярышница указана в качестве одного из хозяев наездника-яйцееда *Trichogramma evanescens* Westwood, 1833 (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [Polaszek, 2010]. По-видимому, почти вся смертность боярышницы, обусловленная паразитоидами, приходится на стадии гусеницы и куколки [Blunck, Wilbert, 1962]. На гусеницах боярышницы паразитируют преимущественно эндопаразитические наездники *Cotesia* Cameron, 1891 (Hymenoptera: Braconidae). К настоящему времени развитие в боярышнице описано для шести видов этого рода [Stellwaag, 1924; Коломиец, 1956; Blunck, Wilbert, 1962; Голутвин, 1972; Осипенко, 1984; Zhang, Li, 1993]. Некоторые из них (*Cotesia spuria* (Wesmael, 1837)*, C. cajae* (Bouche, 1834)*, C. rubripes* (Haliday, 1834)) являются широкими олигофагами и паразитируют на гусеницах разных семейств, другие (*Cotesia glomerata* (Linnaeus, 1758), *C. pieridis* (Bouche, 1834)) специализируются на белянках [Аннотированный каталог…, 2012; Annotated catalogue..., 2019; Annotated and illustrated…, 2020] Чаще других на боярышнице паразитирует наездник *C. glomerata* [Stellwaag, 1924; Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962; Осипенко, 1984; Tek, Okuar, 2018]. Заражение гусениц обычно происходит либо летом, когда они находятся в I возрасте, либо весной, после их выхода из диапаузы. При этом личинки наездника активизируются и переходят к питанию тканями хозяина только тогда, когда гусеница достигает крупных размеров (в позднем IV–V возрасте). Показано, что *C. glomerata* свободно переходит на боярышницу с белянок рода *Pieris* и обратно [Масленникова, 1958; Осмоловский, 1964; Sato, 1978; Саулич, Мусолин, 2013]. В куколках боярышницы развиваются эндопаразитические наездники из трибы Pimplini (Hymenoptera: Ichneumonidae), среди которых обычно преобладает *Pimpla rufipes* (Miller, 1759) [Stellwaag, 1924; Краснюк, 1928; Коломиец, 1956; Blunck, Wilbert, 1962; Тураев, 1964; Голутвин, 1972; Осипенко, 1984; Zhang, Li, 1993]. Все виды Pimplini, паразитирующие на боярышнице, являются широкими олигофагами или полифагами и могут развиваться в куколках разных семейств чешуекрылых

[Коломиец, 1956; Annotated catalogue..., 2019]. Помимо наездников, на гусеницах старших возрастов и куколках боярышницы отмечено развитие по меньшей мере 17 видов мух семейства Tachinidae. Все они, так же, как и наездники, являются генералистами и паразитируют на куколках или гусеницах представителей разных семейств [Tschorsnig, 2017].

Среди патогенов боярышницы особое значение имеет вирус ядерного полиэдроза *Alphabaculovirus aporiae* (Krieg et Langenbuch, 1956) (Baculoviridae). Бакуловирусы чешуекрылых хорошо изучены на примере волнянок (Lepidoptera: Erebidae: Lymantriinae) и коконопрядов (Lepidoptera: Lasiocampidae), таких, как непарный шелкопряд *L. dispar*, шелкопряд-монашенка *Lymantria monacha* (Linnaeus, 1758), кольчатый калифорнийский коконопряд *Malacosoma californicum* Packard, 1864 и другие. У этих и ряда других эруптивных видов чешуекрылых (как правило, волнянок и коконопрядов) эпизоотии вируса ядерного полиэдроза часто играют решающую роль в затухании вспышек массового размножения [Голосова, 2003; Ильиных, 2007; Myers, Cory, 2016]. Вирусы ядерного полиэдроза могут передаваться двумя путями: горизонтально (между особями одного поколения) и вертикально (от родителей потомству). Горизонтальная передача происходит, как правило, при поедании гусеницами листвы, загрязнённой вирусными полиэдрами. Инфицирование вирусом в достаточно большом количестве может привести к гибели гусеницы. В этом случае целостность её наружных покровов нарушается и из тела погибшей гусеницы на листья кормового растения вытекает желтовато-бурая жидкость, содержащая полиэдры. Таким образом вирус продолжает распространяться в популяции [Ильиных, 2007; Поленогова, 2013; Myers, Cory, 2016]. Однако чаще инфекция протекает в хронической, латентной форме. Зараженные особи успешно окукливаются и превращаются в имаго, но при этом они отличаются замедленным развитием, сниженной плодовитостью и массой. Такая скрытая вирусная инфекция может передаваться потомству на протяжении нескольких поколений [Поленогова, 2013; Myers, Cory, 2016; Ильиных, 2019]. В условиях вспышки массового размножения нехватка корма, повышение энтоморезистентности кормовых растений, стресс,

заражение другими патогенами могут привести к активации латентного вируса у значительной части популяции [Динамика численности шелкопряда-монашенки…, 2002; Поленогова, 2013; Влияние голодания…, 2020]. Этот процесс, наряду с высокой плотностью популяции, облегчающей горизонтальную передачу вируса, приводит к развитию эпизоотий и массовой гибели особей. После эпизоотий значительная часть особей в популяции становятся носителями вируса [Ильиных, Поленогова, 2014], и, следовательно, обладают пониженной плодовитостью, что способствует дальнейшему разреживанию популяции и затуханию вспышки массового размножения [Myers, Cory, 2016].

Гибель боярышницы от вируса ядерного полиэдроза происходит на стадии гусеницы (разных возрастов) или куколки [Blunck, Wilbert, 1962; Орловская, 1968; Карпов, 1981; Кузнецова, 2004]. Уровень смертности гусениц и куколок боярышницы от вируса ядерного полиэдроза варьирует в широких пределах. В некоторых случаях наблюдались эпизоотии, которые приводили к массовой гибели гусениц (более 80%) и прекращению вспышек массового размножения [Stellwaag, 1924; Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962]. В других случаях смертность гусениц и куколок от вируса в течение градационного цикла оставалась невысокой, и затуханию вспышки массового размножения способствовали другие факторы [Осипенко, 1984; Кузнецова, 2004]. Показано, что в популяции боярышницы вирус ядерного полиэдроза может существовать в скрытой форме, и массовая гибель гусениц может быть вызвана активацией латентного вируса [Карпов, 1981].

Вспышки массового размножения были отмечены в разных частях обширного ареала боярышницы: в Центральной и Восточной Европе [Stellwaag, 1924; Осипенко, 1984], в Поволжье [Аникин, 2015] и Средней Азии [Надзор, учёт и прогноз…, 1965; Осипенко, 1984]; на Урале и в Предуралье [Тураев, 1964; Татаринов, Кулакова, 2013; Кулакова, Татаринов, 2019], в разных регионах Сибири [Аммосов, 1966; Голутвин, 1972; Копылов, Малков, 2012; Кузнецова, Пальникова, 2014; Копылов, 2016; Дневные чешуекрылые…, 2018] и на Дальнем Востоке [Надзор, учёт и прогноз…, 1965]. Вспышки массового размножения

боярышницы в Центральной Европе документированы с конца XVIII века [Stellwaag, 1924] по середину XX [Blunck, Wilbert, 1962]; в Восточной Европе, главным образом на территории Украины – с середины XIX по конец XX века [Краснюк, 1928; Осипенко, 1984; Евтушенко, 2000]. В Европе [Stellwaag, 1924; Краснюк, 1928; Осипенко, 1984; Blunck, Wilbert, 1962] и на Урале [Тураев, 1964; Татаринов, Кулакова, 2013; Кулакова, Татаринов, 2019] для боярышницы характерны непродолжительные вспышки массового размножения (3–4 года). В промежутках между подъёмами численности она становится редка [Stellwaag, 1924; Кузнецова, 2004]. В наступлении вспышек массового размножения нет заметной периодичности. Так, по данным Н. Д. Евтушенко [2000], на Украине промежуток между вспышками массового размножения боярышницы в XIX–XX веках варьировал от 6 до 33 лет. Таким образом, для боярышницы в Европе и на Урале характерна типичная эруптивная динамика численности (по классификации А. С. Исаева с соавторами, собственно вспышки) – кратковременные резкие колебания численности большой амплитуды, перемежающиеся более или менее длительными периодами депрессии и низкой плотности популяции [Популяционная динамика..., 2001]. Напротив, в Сибири описаны продолжительные вспышки массового размножения боярышницы (фиксированные вспышки). Так, на юге Красноярского края высокая плотность популяции сохранялась с конца 80-х гг. XX века по 2003–2004 гг. [Кузнецова, Пальникова, 2014], в Новосибирской области – несколько десятилетий вплоть до 2007 г. [Дневные чешуекрылые…, 2018]. Начиная со второй половины XX века численность боярышницы в Европе начала снижаться. В настоящее время в большинстве регионов Европы она редка, в некоторых (Великобритания, Чехия, Нидерланды) – исчезла [Combined effects…, 2008; Jugovic et al., 2017; Todisko et al., 2020]. На Урале, в Сибири и в некоторых регионах Европейской части России (Поволжье, Северо-Восток) боярышница продолжает оставаться значимым вредителем плодовых культур и давать вспышки массового размножения [Татаринов, Кулакова, 2013; Кузнецова, Пальникова, 2014; Локальные фауны…,

2014; Аникин, 2015; Успешность зимовки гусениц…, 2015; Богачёва и др., 2018; Дневные чешуекрылые…, 2018; Кулакова, Татаринов, 2019; Адаховский, 2019].

Механизмы возникновения вспышек массового размножения боярышницы остаются практически не исследованными. В лучшей степени изучены факторы затухания вспышек и разреживания популяций. Прекращение вспышки массового размножения 1953–1955 гг. в Центральной Европе было вызвано главным образом эпизоотиями вируса ядерного полиэдроза и неблагоприятными погодными условиями [Blunck, Wilbert, 1962]. Согласно данным П. И. Краснюка [1928], к спаду численности боярышницы в яблоневых садах Украины в 1925–1927 гг. привело увеличение смертности гусениц от вируса ядерного полиэдроза и куколок от паразитов. Другие авторы [Осипенко, 1984; Кузнецова, 2004; Кузнецова, Пальникова, 2014] не обнаружили повышения давления со стороны паразитов или гибели гусениц от полиэдроза в ходе вспышки массового размножения. Согласно данным Т. И. Осипенко [1984], снижение плотности популяции боярышницы на севере степной зоны Украины в 1975–1976 гг. было обусловлено сухой и жаркой погодой в течение весны и лета, которая привела к значительному уменьшению фактической плодовитости имаго. По-видимому, причины резких подъёмов и спадов численности боярышницы различаются в зависимости от конкретных экологических условий, в которых реализуются градационные циклы этого вида.

2.2 Характеристика районов исследования

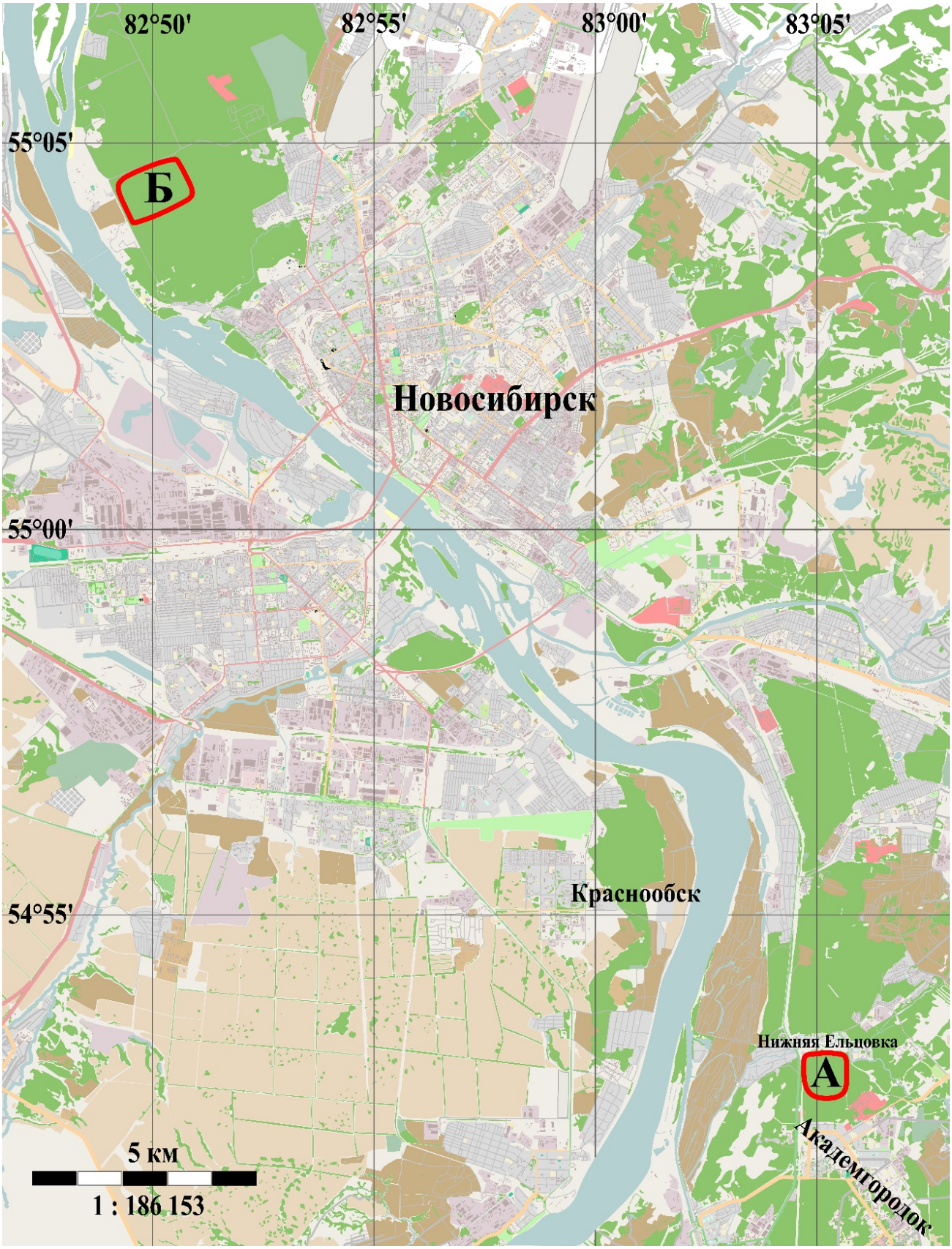
В основе данной работы лежат материалы, собранные в 2001–2021 гг. в окрестностях д. Фомино (Свердловская обл., Сысертский р-н, 56°61' с. ш., 61°04' в. д., Рисунок 2.1) и в 2019–2021 гг. в приобских борах г. Новосибирска. Данные о заселённости насаждений, обилии имаго и количестве гусениц в зимовочных гнёздах охватывают также 2022 г. В Новосибирске в 2019–20 гг. материал собирали в окрестностях микр-на Нижняя Ельцовка (54°88' с. ш., 83°08' в. д.), а в 2021 г. – в Заельцовском р-не (55°07' с. ш., 82°82' в. д., Рисунок 2.2).

Район сбора материала в окрестностях д. Фомино (Рисунок 2.1) расположен в пределах Уральской горной страны, на территории Зауральской складчатой возвышенности (пенеплена), в междуречье Исети и Сысерти. Рельеф местности всхолмленно-увалистый, абсолютные высоты варьируют от 200 до 280 м. Климат континентальный, среднемесячная температура января равняется -15°С, июля – 18°С; годовое количество осадков в норме составляет 450–500 мм. Вегетационный сезон длится 160–170 дней, с апреля по сентябрь [Флора и растительность…, 2003; Свердловская область…, 2003; Куликов и др., 2013]. Согласно схеме ботанико-географического районирования Свердловской области, разработанной П. Л. Горчаковским с соавторами, междуречье Исети и Сысерти расположено в таёжной зоне, подзоне предлесостепных сосново-берёзовых лесов [Куликов и др., 2013]. В окр. д. Фомино преобладают лесные сообщества, среди которых доминируют ягодниковые, разнотравные, и, реже – орляковые сосняки. Редкий подлесок преимущественно состоит из кормовых растений боярышницы – рябины и черёмухи [Флора и растительность…, 2003]. Массивы соснового леса рассечены тропами, узкими и широкими просеками, в частности, идущими под линиями ЛЭП (Рисунок 2.1). Вокруг лесных массивов расположены пойменные и суходольные щучково-разнотравные или разнотравные луга [Флора и растительность…, 2003].

Районы сбора материала в г. Новосибирск (Рисунок 2.2) расположены на правом берегу Оби, на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, в пределах Заобской холмистой равнины [Атлас Новосибирской области, 1979]. Абсолютные высоты местности варьируют от 100 до 200 м [Динамика экосистем…, 2013]. Климат континентальный, среднемесячная температура января равняется -18°С, июля – 19°С; годовая сумма осадков составляет 400–450 мм [Лучицкая и др., 2014]. Город Новосибирск находится в подзоне северной лесостепи, в Приобском сосново-боровом лесостепном районе. Для правобережья Оби характерны сосновые боры, в настоящее время в той или иной степени подверженные антропогенной трансформации. Среди них преобладают ягодниковые, мшисто-ягодниковые, орляковые и разнотравные сосняки [Крылов, 1961; Отмахов и др.,

2018]. По мере удаления от реки сосняки сменяются смешанным сосново-берёзовым лесом [Динамика экосистем…, 2013].

Рисунок 2.1 – Карта района исследований в окрестностях д. Фомино (Свердловская область, Сысертский район)



А – район учёта зимовочных гнёзд и сбора материала в 2019–2020 гг., Б – район сбора материала в 2021 г.

Рисунок 2.2 – Карта районов исследований в г. Новосибирске

2.3 Методы сбора материала

2.3.1 Учёт зимовочных гнёзд

Зимовочные гнёзда боярышницы учитывали осенью 2019–2021 гг. в окр. д. Фомино и в г. Новосибирске (окр. мкр-на Нижняя Ельцовка). Осенью 2021 г. для сравнения заселённости разных кормовых растений были дополнительно проведены учёты зимовочных гнёзд в окр. д. Ключи (Свердловская обл., Сысертский р-н) и в окр. с. Черноусово (Свердловская обл., Белоярский р-н) (Рисунок 2.3). Каждый год гнёзда подсчитывали на одних и тех же, предварительно случайно выбранных деревьях черёмухи, яблони и рябины (Таблица Б.1 Приложения), помеченных с помощью белой или синей краски. Все деревья, отобранные для учёта зимовочных гнёзд, располагались в подлеске сосняков – типичных лесных сообществах данных территорий.

А – окр. д. Фомино; Б – окр. д. Ключи; В – окр. д. Черноусово

Рисунок 2.3 – Карта участков проведения учётов зимовочных гнёзд боярышницы осенью 2021 г. в Сысертском и Белоярском р-нах Свердловской области

Заселённость насаждений рассчитывали как долю деревьев (в %), на которых находили зимовочные гнёзда, от общего числа обследованных деревьев.

2.3.2 Маршрутные учёты имаго

Обилие имаго боярышницы оценивали в окр. д. Фомино в 2015–2022 гг., проводя маршрутные учёты методом трансект по Е. Полларду [Pollard, 1977]. Этот метод не предназначен для оценки абсолютной численности или плотности популяции, но может быть с успехом использован для отслеживания изменений численности во времени или в пространстве [Butterfly monitoring…, 2008; Горбач, 2013]. Показано, что результаты учёта имаго на трансектах тесно коррелируют с оценками абсолютной численности популяции, полученными путём мечения с повторными отловами [Pollard, 1977; Горбач, 2013].

Для проведения учётов была выбрана трансекта длиной 1,6 км и шириной 10 м (Рисунок 2.1), представляющая собой часть зарастающей вырубки под линией электропередач, окружённой сосновым травяно-кустарничковым лесом. Учёты проводили на протяжении периода массового лёта имаго, по возможности, каждый день, исключительно в сухую погоду при температуре воздуха в тени не менее 16 °C. Один учёт в солнечную погоду был проведён при температуре 14 °C. Учитывали имаго, находящихся впереди от исследователя на расстоянии не более 5 м, в пределах трансекты шириной 10 м. Имаго, летящие вперёд по ходу движения учётчика, не учитывались. При этом учётчик двигался по трансекте с востока на запад, так, чтобы преобладающий ветер (западный) способствовал лёту имаго против хода движения исследователя. На момент учёта отмечали температуру воздуха в тени и облачность. Облачность оценивали визуально, в баллах от 0 до 10, где 0 соответствует полному отсутствию облаков в видимой части неба, а 10 – сплошной облачности. Всего в 2015–2022 гг. было проведено 69 учётов имаго (Таблица В.1 Приложения).

2.3.3 Сбор зимовочных гнёзд

В конце марта – начале апреля, до момента естественной реактивации гусениц в природе, собирали зимовочные гнёзда боярышницы, по возможности избегая расклёванных птицами. Собранные гнёзда содержали при комнатной температуре, в результате чего гусеницы боярышницы реактивировались и покидали свои зимовочные коконы. В течение 5 дней после начала выхода гусениц из состояния зимнего покоя мы подсчитывали число реактивировавшихся особей и определяли их возраст (II или III), измеряя диаметр головной капсулы с помощью окуляр-микрометра на бинокулярном микроскопе МБС-10 [Успешность зимовки гусениц…, 2015; Влияние экологических факторов…, 2019]. Затем подсчитывали число оставшихся в гнёздах мёртвых гусениц, не вышедших из зимовочных коконов. Таким образом были получены данные об уровне смертности гусениц в ходе осенне-зимней диапаузы, количестве гусениц в зимовочных гнёздах и соотношении личиночных возрастов. Объём проанализированных выборок приведён в Таблице Б.2 Приложения.

В 2013–14 гг. наряду с зимовочными гнёздами боярышницы текущего года были ошибочно собраны старые гнёзда прошлых лет. В связи с этим для выборок 2013–14 гг. не рассчитывали среднее число гусениц в гнезде, и эти годы были исключены из соответствующего анализа. Начиная с 2015 г. эта методическая ошибка была исправлена.

2.3.4 Сбор гусениц старших возрастов и куколок

В конце мая–начале июня собирали гусениц IV–V возрастов, предкуколок и куколок боярышницы. В окр. д. Фомино сбор материала начинали, когда большая часть гусениц находилась в позднем V возрасте и заканчивали в период массового окукливания. В приобских борах г. Новосибирска сбор материала проводили в более сжатые сроки, когда большая часть популяции достигала стадий предкуколки и куколки (Таблица Б.3 Приложения). Собирали всех найденных особей, независимо от их размера, возраста, стадии и состояния (здоровые или больные). Полученных таким образом гусениц, предкуколок и куколок

взвешивали на весах Kern 440-w21N с точностью до 1 мг и затем помещали их в индивидуальные пластиковые контейнеры, закрытые сверху хлопчатобумажной тканью, в условия естественной освещённости и температуры. Каждый контейнер проверяли ежедневно вплоть до гибели особи либо вылета имаго. Гусениц выкармливали свежей листвой того кормового растения, на котором они были найдены. Куколок, полученных из собранных гусениц, взвешивали в день окукливания. У каждого имаго в течение 2–12 часов после его выхода из куколки измеряли общую массу тела, массу тела без крыльев, массу груди и брюшка на электронных весах Kern 440-w21N с точностью до 1 мг. Таким образом были получены данные о массе тела куколок и имаго, развивавшихся на разных видах кормовых растений.

Погибших гусениц, предкуколок и куколок, с целью определения причин их смерти, оставляли в контейнерах вплоть до выхода из них паразитоидов. При подсчёте числа вышедших из гусениц наездников *Cotesia* sp. учитывали имаго и не окуклившихся личинок. В случае вторичного заражения наездников гиперпаразитами (Hymenoptera: Chalcidoidea) мы считали, что число наездников, вышедших из гусеницы, было равно сумме обнаруженных имаго вторичных паразитов и оставшихся незараженными наездников. При подсчёте количества мух-тахин (Diptera: Tachinidae) мы учитывали имаго, невскрытые пупарии и не окуклившихся личинок.

Гибель гусениц от вируса ядерного полиэдроза диагностировали по внешним характерным признакам протекания острой инфекции: размягчение и покраснение тела, разжижение внутренних органов, вытекание буроватой жидкости через разрывы покровов [Blunck, Wilbert, 1962; Кузнецова, 2004; Поленогова, 2013]. В 2013 г. наличие полиэдров в гусеницах, определённых нами как погибшие от ядерного полиэдроза, было подтверждено д.б.н. А. В. Ильиных (устное сообщение, Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск). Гибель куколок боярышницы от полиэдроза не диагностировали. В связи с этим куколок, причиной смерти которых, возможно, стал полиэдроз, считали умершими от неизвестных причин. Гусениц и куколок, причинами

смерти которых, возможно, стали грибковые или бактериальные заболевания, также относили к умершим от неизвестных причин.

В 2020 г. часть куколок, собранных в г. Новосибирске на черёмухе, не взвешивали и помещали в общие аквариумы вместо индивидуальных контейнеров (Таблица Б.3 Приложения). Вышедшие из них имаго также не были взвешены. Тем не менее, погибших куколок просмотрели для определения причин смерти, и в дальнейшем они были включены в соответствующий анализ. В 2021 г. так же поступили с частью выборки гусениц, предкуколок и куколок, собранных в г. Новосибирск на яблоне (Таблица Б.3 Приложения), однако, вышедшие из них имаго были взвешены.

2.3.5 Отлов имаго

В 2013–2021 гг. отлавливали имаго боярышницы из природной популяции в окр. д. Фомино (Рисунок 2.1) на протяжении всего периода лёта генерации. У пойманных имаго, так же, как и у выращенных в садках, измеряли общую массу тела, массу тела без крыльев, массу груди и брюшка на электронных весах Kern 440-w21N с точностью до 1 мг. Кроме того, в нашем распоряжении имеются выборки имаго боярышницы, собранные в окр. д. Фомино в 2001–2012 гг. Захаровой Е. Ю., Шкурихиным А. О., Ослиной Т. С., студентами и сотрудниками биологического факультета Уральского федерального университета (Таблица Б.4 Приложения).

2.4. Методы камеральной обработки материала

2.4.1 Измерение площади крыльев

Сухие отпрепарированные крылья боярышницы были сфотографированы с помощью цифрового фотоаппарата Canon. Полученные фотографии обработали в пакете программ TPS [Rohlf, 2006, 2008]. В программе tpsDig 2.10 на изображениях левых передних крыльев расставляли метки (landmarks) в соответствии со схемой, приведённой на Рисунке 2.4.

Если левое переднее крыло отсутствовало или было повреждено, то метки расставляли на правом переднем крыле. Затем рассчитывали площадь переднего крыла с помощью программы tpsUtil 1.40 как площадь поверхности, ограниченной метками. Особи с повреждёнными или не полностью расправленными передними крыльями были исключены из анализа.

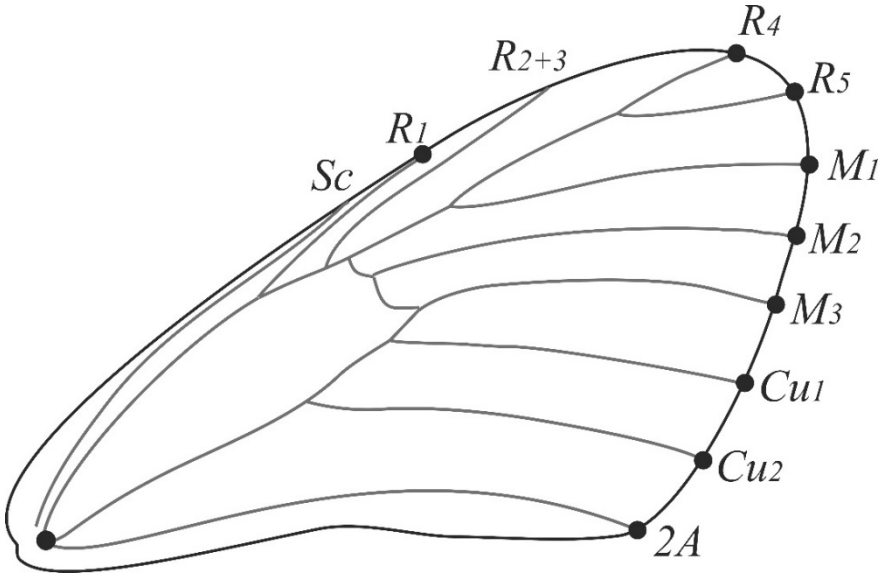
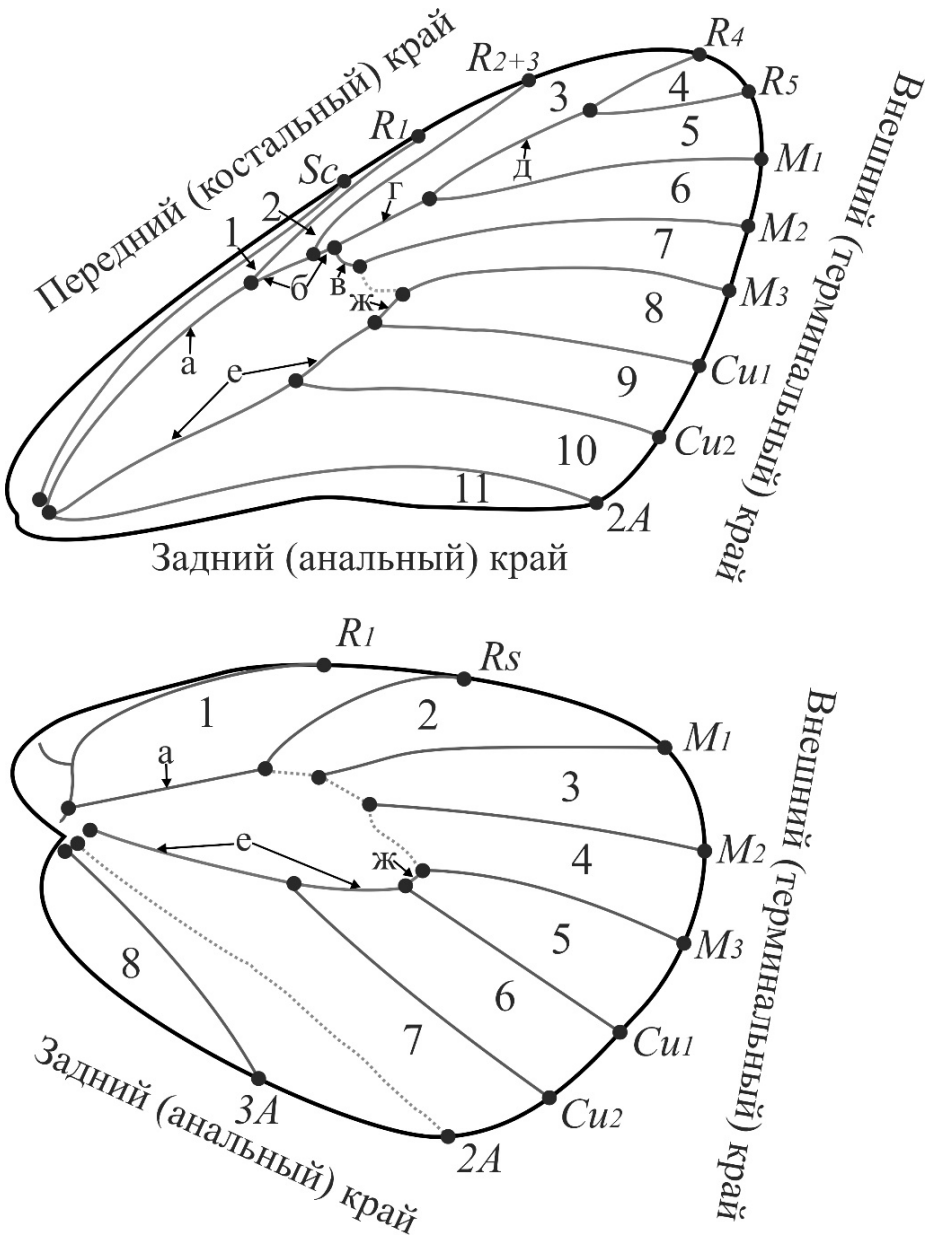


Рисунок 2.4 – Схема расстановки меток (landmarks) на переднем крыле боярышницы (названия жилок приведены по Некрутенко, 1985)

2.4.2 Учёт нарушений жилкования крыльев

Для поиска нарушений жилкования отпрепарированные крылья боярышницы просматривали с вентральной стороны под микроскопом МБС-10. Нарушения жилкования учитывали отдельно на каждой жилке и в каждой ячейке крыла (Рисунок 2.5). В случае, когда у имаго из-за механических повреждений отсутствовала часть крыла, эту особь не учитывали при анализе нарушений жилкования на том участке, где крыло было повреждено, но использовали для анализа остальных участков крыльев. Поэтому объемы выборок по разным жилкам могут не совпадать. Некоторые жилки были исключены из анализа (на Рисунке 2.5 показаны прерывистой линией). В частности, жилку *2A* заднего крыла пришлось исключить, поскольку она плохо видна с вентральной стороны. Кроме того, не анализировалась изменчивость слабо развитых поперечных жилок

(расположенных между жилками M_2 и M_3) переднего и заднего крыла, замыкающих дискальную ячейку.



Точками обозначены границы анализируемых жилок, арабскими цифрами указаны 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 2.5 – Схема поиска нарушений жилкования крыльев боярышницы

К нарушениям жилкования мы относили все возможные отклонения от нормальной для боярышницы схемы жилкования крыльев. Всего нами было

обнаружено 6 типов таких отклонений [Классификация и закономерности…, 2017; Солонкин и др., 2021].

I – Дополнительное разветвление присутствующей в норме жилки (Рисунок 2.6А).

II – Дополнительная жилка, распложенная внутри ячейки крыла (Рисунок 2.6Б).

III – Частичная или полная редукция присутствующей в норме жилки (Рисунок 2.6В).

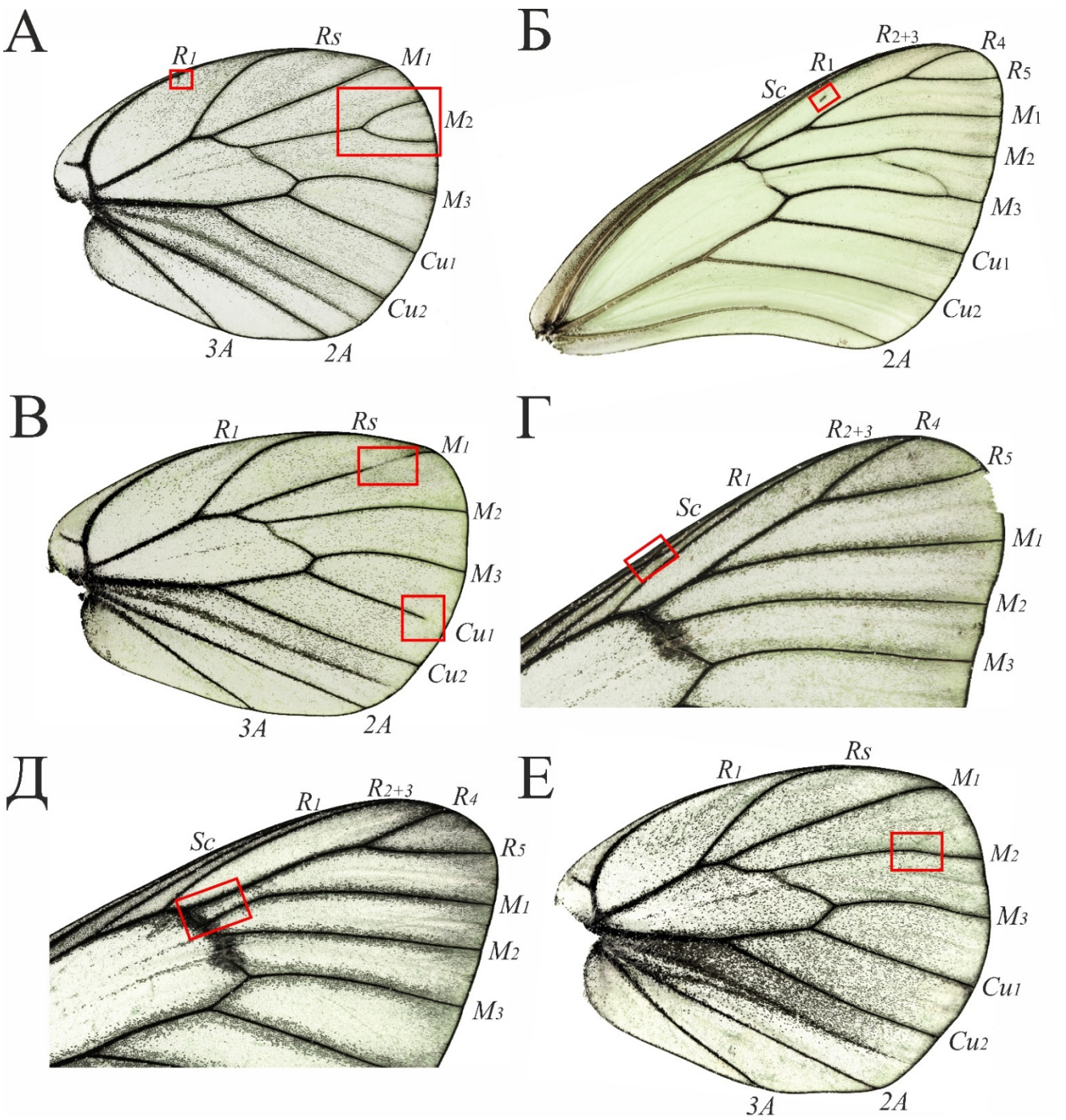
IV – Слияние двух присутствующих в норме жилок (Рисунок 2.6Г).

V – Изменение порядка ветвления присутствующих в норме жилок (Рисунок 2.6Д).

VI – Искривление жилки (Рисунок 2.6Е).

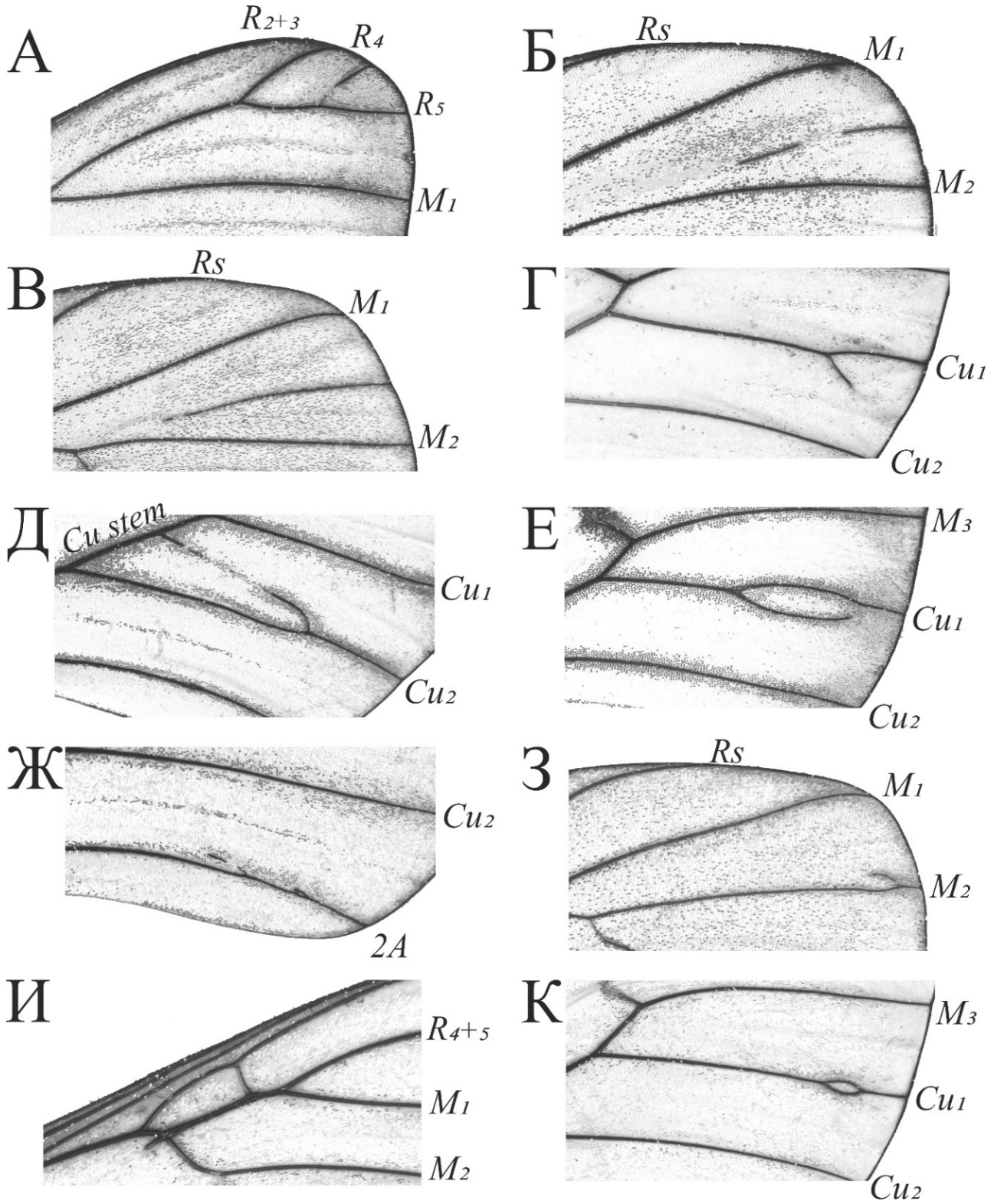
Между дополнительными разветвлениями (I тип) и дополнительными жилками (II тип) имеется ряд переходных вариантов (Рисунок 2.7Б, В). В таких сомнительных ситуациях мы относили ко II типу только жилки, расположенные параллельно относительно присутствующих в норме. Во всех остальных случаях (как на Рисунке 2.7Б, В) мы считали нарушение относящимся к дополнительным разветвлениям.

Некоторые дополнительные разветвления и все слияния жилок затрагивают более чем одну присутствующую в норме жилку (Рисунки 2.6Г; 2.7Д, И). В таких случаях разветвление относили к той жилке, относительно которой ветви этого разветвления направлены к внешнему краю крыла. Например, нарушение жилкования, показанное на Рисунке 2.7Д, мы рассматривали как разветвление кубитального ствола (*Cu stem*). Слияния жилок и разветвления, направление ветвей которых сложно определить (см. Рисунок 2.6Г, 2.7И), учитывали в качестве нарушений той жилки, которая расположена ближе к анальному краю крыла.



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 2.6 – Типы нарушений жилкования крыльев боярышницы



А–В – разветвления, направленные к маргинальному краю крыла, с не полностью выраженной верхней ветвью. Г–Е – разветвления, направленные к маргинальному краю крыла с не полностью выраженной нижней ветвью. Ж, З – разветвления, направленные к основанию крыла. И, К – разветвления, ориентацию которых вдоль продольной оси крыла нельзя определить. А, Г–Ж, И, К – переднее крыло; Б, В, З – заднее крыло. Названия жилок приведены по Некрутенко, 1985

Рисунок 2.7 – Подтипы дополнительных разветвлений присутствующих в норме жилок крыльев боярышницы

Дополнительные разветвления жилок (тип I) отличаются значительным разнообразием. В связи с этим нами была разработана классификация дополнительных разветвлений [Классификация и закономерности…, 2017], основанная на четырёх признаках:

Признак 1: Направление ветвей разветвления относительно продольной оси крыла. Выделено 3 состояния этого признака:

1 – Ветви направлены к внешнему краю крыла (Рисунок 2.7А–Е).

2 – Ветви направлены к основанию крыла (Рисунок 2.7Ж, З).

3 – Направление ветвей определить невозможно. Такое бывает, например, если дополнительная жилка ответвляется от присутствующей в норме жилки под прямым углом (Рисунок 2.7И) или две ветви, образовавшиеся в результате разветвления, вновь сливаются в одну (Рисунок 2.7К).

Признак 2: Степень развития ветвей разветвления. Выделено 2 состояния этого признака:

1 – Две ветви расположены симметрично и одинаково развиты (Рисунки 2.6А; 2.7К).

2 – Одна из ветвей отличается от другой по развитию и/или расположению (Рисунок 2.7А–И). В данном случае можно выделить дополнительную ветвь и основную, которая соответствует присутствующей в норме жилке. Если обе ветви расположены ненормально (например, см. Рисунок 2.7Е), то дополнительной мы считали менее развитую ветвь. В этом случае был использован признак 3: расположение дополнительной ветви разветвления по отношению к основной. Выделено два состояния этого признака:

1 – дополнительная ветвь расположена кверху от основной (Рисунок 2.7А–В, Ж, З).

2 – дополнительная ветвь расположена книзу от основной (Рисунок 2.7Г–Е, И).

Признак 4: Траектория ветвей разветвления. Выделено два состояния этого признака:

1 – Ветви расходятся или параллельны (Рисунок 2.7А–Д, И).

2 – Ветви проявляют тенденцию к взаимному сближению (Рисунок 2.7Е, З, К). Если в этом случае они полностью развиты, то формируется замкнутое разветвление в виде петли (Рисунок 2.7К).

Комбинации состояний этих 4 признаков позволяют описать 18 подтипов дополнительных разветвлений. Для обозначения каждого подтипа мы использовали цифровой код, в котором каждая цифра обозначает состояние каждого из признаков. Например, код 1211 обозначает дополнительное разветвление, у которого первый признак находится в состоянии «1», второй признак в состоянии «2», третий признак – в состоянии «1» и т.д. Нарушение жилкования определённого типа и подтипа, расположенное в конкретном месте (на жилке или в ячейке) крыла, далее мы будем называть вариантом нарушений жилкования.

Некоторые типы или конкретные варианты нарушений жилкования были нами исключены из дальнейшего анализа, поскольку в ряде случаев их было сложно отличить от состояния нормы. Так, мы не учитывали искривления жилок (тип VI) и случаи редукции жилок M_2–M_1+$R_{(4+5)}$ на переднем крыле и R_1 на заднем крыле. Кроме того, из анализа были исключены небольшие выросты, расположенные на поперечных жилках и обращённые внутрь дискальной ячейки, а также расположенные внутри дискальной ячейки дополнительные жилки.

2.5 Характеристика погодных условий во время развития преимагинальных стадий боярышницы весной

Для характеристики погодных условий во время развития гусениц старших возрастов и куколок боярышницы необходимо определить временные рамки этого периода. В ранее опубликованной работе [Changes in the body size…, 2021] мы использовали среднюю температуру воздуха и суммарное количество осадков в мае. Однако в 2021 г. лёт имаго боярышницы начался уже 22 мая (Таблица 2.1), и, соответственно, развитие большинства гусениц закончилось раньше третьей декады мая. В 2018 г., напротив, лёт имаго боярышницы начался в конце июня, и, следовательно, развитие гусениц и куколок происходило не только в течение мая,

но и в июне. Таким образом, погодные условия мая часто не могут использоваться в качестве показателя погодных условий во время развития гусениц старших возрастов и куколок.

Таблица 2.1 – Фенология лёта имаго боярышницы в окр. д. Фомино

Год	Начало лёта		Протандрия, дней	Сумма эффективных температур на дату вылета самцов, °С
	Самцы	Самки		
2013	12.06	15.06	3	534,6
2014	04.06	5.06	1	561,4
2015	05.06	6.06	1	535,4
2016	29.05	3.06	5	494,1
2017	15.06	17.06	2	558,6
2018	24.06	28.06	4	516,6
2019	09.06	10.06	1	527,6
2020	30.05	30.05	0	503,4
2021	22.05	23.05	1	549,8
Медиана	5.06	6.06	1	534,6

Известно, что гусеницы боярышницы реактивируются и выходят из зимовочных гнёзд при среднесуточной температуре выше 7 °С [Надзор, учёт и прогноз…, 1965; Бабенко, 1982; Кузнецова, 2004]. Метеостанция, ближайшая к участку сбора материала на юге Свердловской области, находится в пос. Верхнее Дуброво (56° 74' с. ш., 61° 06' в. д., в 14 км к северу от окр. д. Фомино). Однако данные по среднесуточным температурам для этой метеостанции не доступны. Поэтому мы воспользовались среднесуточными температурами, полученными на метеостанции в г. Екатеринбурге (56° 83' с. ш., 60° 63' в. д., в 36 км к северо-западу от окр. д. Фомино) и опубликованными на справочно-информационном портале «Погода и климат». Среднемесячные температуры апреля и мая в г. Екатеринбурге были в среднем на 0,78 ± 0,03 °С выше, чем в пос. Верхнее Дуброво. Таким образом, среднесуточная температура 8 °С в г. Екатеринбурге примерно соответствует 7 °С в окр. д. Фомино. Поэтому в качестве нижнего температурного порога развития гусениц боярышницы весной мы приняли среднесуточную температуру, равную 8 °С по данным метеостанции г. Екатеринбурга. По-видимому, для массовой реактивации гусениц необходимо

устойчивое, относительно долговременное превышение нижнего температурного порога [Осипенко, 1984]. Поэтому мы рассматриваем как начало периода развития преимагинальных стадий боярышницы весной устойчивое и долговременное превышение среднесуточных температур над величиной температурного порога. Таким превышением считали периоды со среднесуточной температурой выше 8 °С длительностью не менее 4 дней и отделённые от следующего такого периода промежутком не более 4 дней.

Окончанием периода развития преимагинальных стадий считали дату начала лёта имаго. Точные даты начала лёта имаго в окр. д. Фомино известны (по данным наших наблюдений) начиная с 2013 г. (Таблица 2.1). Для того, чтобы приблизительно определить даты начала лёта имаго в 2001–2012 гг., мы рассчитали, при какой сумме накопленных эффективных температур (предполагая, что для боярышницы эффективными являются температуры 8°С и выше) начинался лёт имаго в 2013–2021 гг. (Таблица 2.1). Полученное нами медианное значение сумм эффективных температур, накопленных к началу лёта имаго в 2013–2021 гг., составило 534,6 °С, что близко к указанной в литературе величине – 540 °С [Надзор, учёт и прогноз…, 1965]. Используя эту величину, мы определили примерные даты начала лёта имаго в 2001–2012 гг.

Таким образом, среднюю температуру и среднее количество осадков рассчитывали за период от начала устойчивого повышения среднесуточных температур (до 8 °С и выше) и до дня вылета первых имаго включительно. Для расчёта использовали данные с метеостанции г. Екатеринбурга по среднесуточным температурам и количеству выпавших осадков.

2.6 Методы статистического анализа данных

2.6.1 Методы анализа одномерных данных

Методы статистической обработки различались в зависимости от типа анализируемых данных. Дискретные количественные данные (количество гусениц в зимовочных гнёздах, численность имаго, количество нарушений жилкования) анализировали с помощью аппарата генерализованных линейных моделей

(generalized linear models). При построении модели в первую очередь выбирали наиболее подходящее для анализируемых данных распределение. С этой целью строили ряд моделей с разными распределениями (распределение Пуассона, генерализованное распределение Пуассона, отрицательное биномиальное распределение с линейной зависимостью дисперсии от среднего и отрицательное биномиальное распределение с квадратичной зависимостью дисперсии от среднего, см. Таблицу Г.1 Приложения) в пакете «*glmmTMB*» [glmmTMB…, 2017]. Для каждой модели рассчитывали значение информационного критерия Акаике (AIC). Лучшей считали модель, у которой величина AIC была минимальной [A brief introduction…, 2018]. Взаимодействия между предикторами включали в модель только в том случае, если это не повышало величину AIC. Затем проводили диагностику выбранной модели: проверяли линейность взаимосвязи, соответствие распределения остатков модели теоретически ожидаемому, отсутствие избыточной дисперсии, избыточных нулевых значений и значимых выбросов. С этой целью анализировали рандомизированные квантильные остатки [Feng et al., 2020] с помощью методов, разработанных Ф. Хартигом [Hartig, 2021] и реализованных в пакете «*DHARMa*». Значимость влияния категориальных предикторов оценивали с помощью теста χ^2 Вальда (аналог дисперсионного анализа для генерализованных линейных моделей), реализованного в пакете «*car*» [Fox, Weisberg, 2019].

Для анализа бинарных данных (заселённость насаждений, соотношение полов, смертность гусениц старших возрастов) применяли логистическую регрессию с биномиальным распределением. Частоты (смертность гусениц младших возрастов и частоты встречаемости нарушений жилкования) анализировали с помощью бета-биномиальной регрессии либо теста χ^2. Доверительные интервалы для частот рассчитывали по методу Уилсона [Brown et al., 2001]. Мультиномиальные данные (причины смертности гусениц старших возрастов, предкуколок и куколок) анализировали с помощью мультиномиальной модели, реализованной в пакете «*nnet*» [Venables, Ripley, 2002]. Для оценки влияния категориальных предикторов применяли тест отношения максимального

правдоподобия (Log-likelihood ratio test), реализованный в пакете «*car*» [Fox, Weisberg, 2019].

Для анализа непрерывных количественных данных (площадь крыла и масса тела имаго, нагрузка на крыло и др.) использовали аппарат общих линейных моделей. С целью диагностики моделей проверяли стандартизированные остатки на нормальность, гомоскедастичность, наличие значимых выбросов. Для диагностики остатков линейных моделей со смешанными эффектами использовали пакет «*DHARMa*» [Harting, 2021]. В случае наличия выбросов и существенных отклонений остатков модели от нормального распределения применяли метод робастного оценивания, реализованный с помощью пакета «*RobStatTM*» [RobStatTM…, 2021]. Значимость влияния предикторов линейных моделей со смешанными эффектами оценивали с помощью метода Саттертвэйта (Satterthwaite), реализованного в пакете «*lmerTest*» [Kuznetsova et al., 2017].

При анализе размерно-весовых признаков имаго в зависимости от температуры и количества осадков первоначально строили полную регрессионную модель, в которую включали взаимодействия факторов (пол имаго и кормовое растение гусениц) с ковариатами (температура и количество осадков) и друг с другом. Затем мы проводили пошаговое исключение избыточных предикторов, основываясь на величине AIC. Лучшей считали модель с минимальной величиной AIC [A brief introduction…, 2018]. Анализ аллометрических взаимоотношений между размерно-весовыми характеристиками имаго (массой тела без крыльев, массой груди и брюшка, площадью переднего крыла) проводили методом стандартизированной регрессии главной оси (Standardized major axis regression) с помощью пакета «*smatr*» [Smatr 3…, 2012], предварительно выполнив логарифмическую трансформацию переменных [Bivariate line-fitting…, 2006].

Частоты встречаемости нарушений жилкования на правой и левой сторонах тела, а также наблюдаемые и ожидаемые частоты симметричного проявления нарушений сравнивали с помощью модифицированного точного z-теста (modified

z-pooled exact unconditional test) [Mehrotra et al., 2003], реализованного в пакете «*Exact*» [Calhoun, 2021].

При построении регрессионных моделей континуальные предикторы стандартизировали [Schielzeth, 2010]. Апостериорные попарные сравнения проводили с помощью пакета «*emmeans*» [Lenth, 2021]. При множественных сравнениях p значения корректировали, используя поправку Бенджамини-Хохберга [Benjamini, Hochberg, 1995].

2.6.2 Методы многомерного анализа закономерностей проявления и частот встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы

Для статистического анализа было выбрано 39 наиболее часто встречающихся вариантов нарушений жилкования (частота их встречаемости в общей выборке превышает 0,16%), на которые в совокупности приходится более 83% всех обнаруженных нарушений. С целью оценки степени независимости проявления разных нарушений жилкования друг от друга между ними были рассчитаны непараметрические коэффициенты корреляции Кендалла, а на их основе – соответствующие дистанции. Для выявления групп нарушений, более тесно связанных друг с другом, мы провели кластерный анализ полученной матрицы дистанций методом нечёткой неевклидовой кластеризации (non-Euclidean fuzzy relational data clustering) [Davé, Sen, 2002] с помощью пакета «*fclust*» [Ferraro et al., 2019]. Оптимальное число кластеров определяли, основываясь на величине нечёткого силуэтного индекса (fuzzy silhouette index) [Campello, Hruschka, 2006]. Полученные результаты визуализировали с помощью многомерного неметрического шкалирования исходной матрицы дистанций.

Для сравнения популяций по комплексу неметрических признаков (фенов) традиционно используют метод расчёта фенетических дистанций между ними [Berry, 1963; Васильев, 1988; Ansorge, 2001; Harris, Sjøvold, 2004; Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2009; Fidalgo et al., 2022]. Мы применили этот метод для сравнения выборок боярышницы по частотам встречаемости разных вариантов нарушений жилкования крыльев.

Формулу расчёта фенетической дистанции между двумя выборками (3) в обобщённом виде можно представить как:

$$MMD = \sum_{i=1}^{r}\{(t_{1i} - t_{2i})^2 - (V_{1i} + V_{2i})\}/r \quad (3)$$

где *MMD* (Mean Measure of Divergence) – это средняя мера дивергенции, *r* – число анализируемых признаков, t_{1i} и t_{2i} – трансформированные частоты встречаемости фенов признака *i* в сравниваемых выборках (1 и 2), а V_{1i} и V_{2i} – соответствующие дисперсии. Для расчёта дистанций исходные частоты встречаемости, как правило, преобразуют в соответствии с формулами Смита, Анскомба или Фримана-Тьюки. Однако эти трансформации корректны только если частоты встречаемости большинства фенов лежат в диапазоне от 0,05 до 0,95, а размеры выборок достаточно велики (n> 20) [Harris, Sjøvold, 2004; Nikita, Nikitas, 2021]. Частоты встречаемости большинства вариантов нарушений жилкования крыльев боярышницы не превышают 0,05 даже после исключения особей, не имеющих ни одного нарушения. Следовательно, в нашем случае велика вероятность получения смещённых оценок фенетических дистанций. Недавно было показано, что в такой ситуации при расчёте дистанций предпочтительно пользоваться не трансформированными, а исходными частота фенов [Nikita, Nikitas, 2021]. В соответствии с этим, мы рассчитывали фенетические дистанции по формуле (4), предложенной Никита и Никитас:

$$UMD = \sum_{i=1}^{r}\left\{(p_{1i} - p_{2i})^2 - \left(\frac{p_{1i}(1 - p_{1i})}{n_{1i}} + \frac{p_{2i}(1 - p_{2i})}{n_{2i}}\right)\right\} \quad (4)$$

где *UMD* (Untransformed Measure of Divergence) – это мера дивергенции, рассчитанная по нетрансформированным частотам, *r* – число анализируемых признаков, p_{1i} и p_{2i} –частоты встречаемости фенов признака *i* в сравниваемых

выборках, а n_{1i} и n_{2i} – объёмы сравниваемых выборок по признаку i. Следует обратить внимание на то, что в данном случае результат, в отличие от формулы (3), не делится на число анализируемых признаков. Таким образом, UMD соответствует суммарной дистанции между выборками по всем анализируемым признакам (Total Measure of Divergence).

Одним из недостатков фенетических дистанций как меры расстояния между выборками является то, что при их расчёте не делается поправка на возможные корреляции между анализируемыми признаками. В связи с этим перед вычислением фенетических дистанций рекомендуется исключать признаки, относительно сильно скоррелированные друг с другом [Harris, Sjøvold, 2004, Васильев, 2005]. Однако недавно методом симуляций было показано, что наличие значимых корреляций между отдельными признаками не приводит к искажению величин MMD и UMD [Nikita, Nikitas, 2021]. Поэтому мы приняли решение рассчитывать фенетические дистанции по всем анализируемым признакам (т.е. 39 наиболее часто встречающимся вариантам нарушений жилкования). В отличие от большинства неметрических признаков, традиционно используемых для расчёта фенетических дистанций (мелкие дискретные вариации черепа или отдельных зубов у млекопитающих, рисунка надкрылий жуков, и т.д.), нарушения жилкования встречаются в популяции относительно редко. Ни один из вариантов не «фиксируется» в какой-либо из выборок и не реализуется чаще чем у 10% особей. В связи с этим при расчёте фенетических дистанций не учитывали тех особей, которые не имеют ни одного нарушения жилкования. Это позволило сравнивать выборки по относительной вероятности реализации отдельных вариантов, вне зависимости от общей частоты встречаемости всех нарушений жилкования.

Фенетические дистанции (UMD) между выборками и их уровни значимости вычисляли с помощью R-функций *biasbinMDs* и *perbinMDs*, соответственно [Nikita, Nikitas, 2021]. Перед расчётом дистанций из сравниваемых выборок исключали особей, не имеющих ни одного из анализируемых вариантов нарушений. Доверительные интервалы для UMD рассчитывали путём

непараметрического бутстрепа по алгоритму, предложенному Д. Фидальго с соавторами [Fidalgo et al., 2022]. Полученные таким образом матрицы фенетических дистанций были, во-первых, проанализированы методом иерархического дивизивного (подразделяющего) кластерного анализа, и, во-вторых, обработаны с помощью многомерного неметрического шкалирования с целью ординации выборок и визуализации результатов.

Большинство процедур статистического анализа осуществляли в среде R [R Core Team, 2021]. Некоторые действия (тесты χ^2, расчёт корреляций Кендалла) были выполнены в 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

Известно, что в разных частях своего ареала боярышница отдаёт предпочтение разным кормовым растениям [Баранчиков, 1979; Осипенко, 1984]. На юге лесной зоны и в лесостепной зоне Предуралья, Урала и Сибири основным кормовым растением боярышницы в естественных насаждениях является черемуха, а в садах, на окраинах населённых пунктов и в городских агломерациях – яблоня [Тураев, 1964; Баранчиков, 1979; Бабенко, 1982; Кузнецова, 2004; Богачёва и др., 2018; Адаховский, 2019].

В окрестностях д. Фомино мы находили зимовочные гнёзда боярышницы на черёмухе, яблоне и рябине *Sorbus aucuparia* L. С целью определения предпочтений боярышницы при выборе кормового растения на Среднем Урале, осенью 2021 г. мы провели учёты зимовочных гнёзд на черёмухе, яблоне и рябине на территории Сысертского и Белоярского районов Свердловской области – окр. д. Фомино, окр. д. Ключи и окр. д. Черноусово (Рисунок 2.3).

Согласно результатам биномиальной модели, заселённость насаждений (% деревьев с зимовочными гнёздами) зависит как от вида кормового растения (Wald $\chi^2 = 50{,}4$; df = 2; p <0,001), так и от участка проведения учёта (Wald $\chi^2 = 28{,}2$; df = 2; p <0,001). Заселённость кормовых растений в окр. д. Фомино и в окр. д. Черноусово была примерно одинаковой, а в окр. д. Ключи – значимо меньше (Таблица Д.1 Приложения; Рисунок 3.1). Чаще всего зимовочные гнёзда боярышницы встречались на черёмухе (в среднем – в 70% случаев), несколько реже – на яблоне (в 52% случаев). На рябине гнёзда были обнаружены только в окр. д. Фомино всего в 9% случаев (Таблица Д.1 Приложения; Рисунок 3.1).

Эти результаты подтверждают, что основным кормовым растением боярышницы на Среднем Урале является черёмуха. Если в подлеске обильна яблоня, как в окр. д. Черноусово, то боярышница её заселяет практически так же

охотно, как и черёмуху (Рисунок 3.1). Меньшая заселённость яблони по сравнению с черёмухой в окр. д. Фомино и окр. д. Ключи, вероятно, связана с тем, что яблоня в подлеске соснового леса в этих местах была редка. Рябина была обычным деревом второго яруса на всех трёх участках, но зимовочные гнёзда на ней встречались редко (Рисунок 3.1). Следовательно, боярышница на Среднем Урале отдаёт предпочтение черёмухе и яблоне.

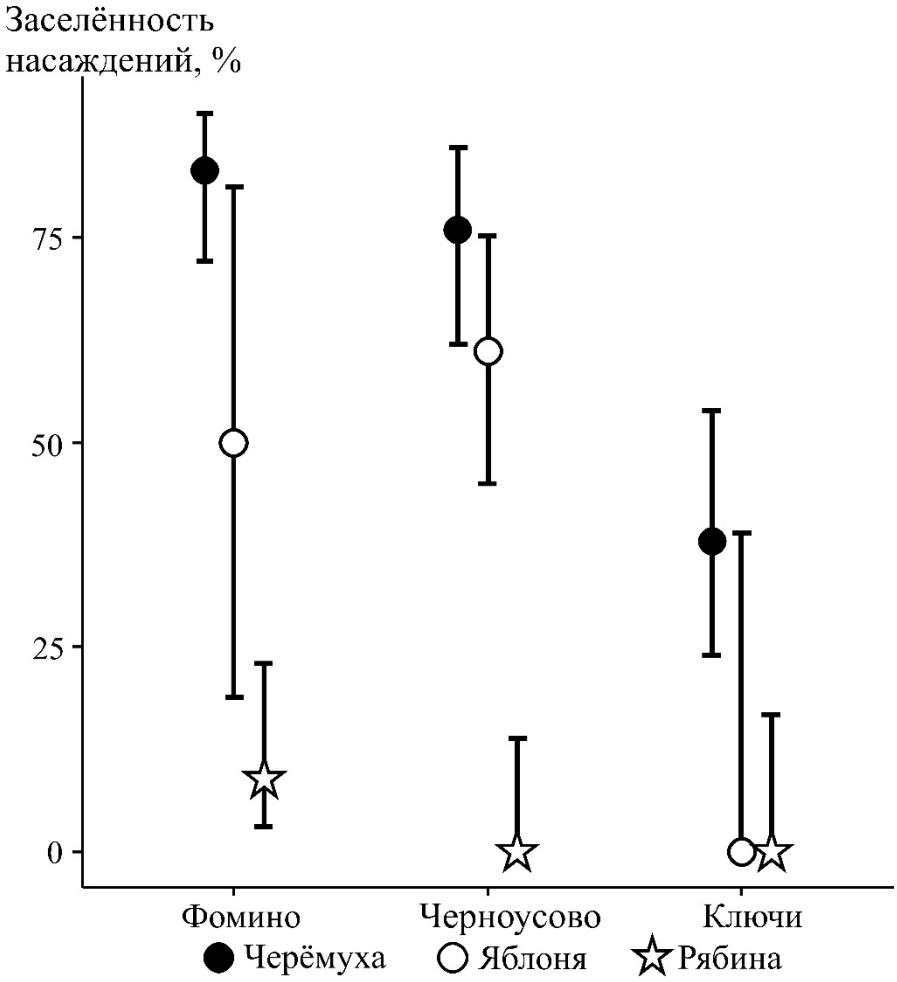


Рисунок 3.1 – Заселённость разных кормовых растений (среднее и 95% доверительные интервалы по Уилсону) на юге Свердловской обл. осенью 2021 г.

3.2 Динамика численности популяции боярышницы на Среднем Урале

Подьём численности боярышницы на Среднем и Южном Урале начался в 2010 г. [Успешность зимовки гусениц…, 2015]. В 2011 г. на Южном Урале плотность популяции боярышницы продолжала увеличиваться [Шкурихин, 2012]. С 2011 по 2013 г. высокая численность боярышницы наблюдалась в черте г.

Екатеринбурга [Богачёва и др., 2018]. В 2012–2013 гг. массовый лёт имаго был отмечен в республике Коми [Татаринов, Кулакова, 2013; Кулакова, Татаринов, 2019]; Удмуртии [Адаховский, 2019]; Архангельской, Ярославской и Тюменской областях [Локальные фауны…, 2014]. По-видимому, эта вспышка массового размножения охватывала весь Урал, Северо-Восток Европейской части России и Зауралье. В 2014 г. плотность популяции боярышницы заметно снизилась одновременно на Среднем Урале [Влияние кормовых растений…, 2020] и в Удмуртии [Адаховский, 2019], что свидетельствует о синхронном затухании вспышки и разреживании популяции на Урале и в Предуралье.

Динамику численности популяции боярышницы в окр. д. Фомино количественно оценивали с 2015 по 2022 г., проводя маршрутные учёты имаго и подсчитывая число гусениц в зимовочных гнёздах. Учёты зимовочных гнёзд были начаты осенью 2019 г.

3.2.1 Динамика обилия имаго

Известно, что результаты маршрутных учётов имаго могут зависеть от многих факторов. Решающее влияние оказывает сезонная динамика обилия имаго [Pollard, Yates, 1993], которая у моновольтинных видов имеет вид колоколообразной кривой: обилие имаго максимально в середине периода лёта генерации, а в его начале и в конце – минимально [Butterfly monitoring…, 2008; Шкурихин, 2012]. В меньшей степени встречаемость имаго на транстесте зависит от времени суток и погодных условий во время учёта (температуры воздуха, силы ветра, облачности) [Pollard, Yates, 1993].

Поэтому, анализируя межгодовую динамику обилия имаго в окр. д. Фомино, мы учли возможное влияние этих факторов и включили в модель следующие предикторы: 1) год исследования; 2) день лёта имаго (относительно даты начала лёта в данном году); 3) время суток; 4) температура воздуха в тени во время учёта; 5) облачность во время учёта; 6) продолжительность учёта. Для моделирования зависимости обилия имаго от дня лёта использовали квадратичную функцию. Лучше всего наши данные описывала модель,

использующая отрицательное биномиальное распределение с квадратичной зависимостью дисперсии от среднего (Таблица Г.1 Приложения). Согласно результатам данной модели, обилие имаго на трансекте в наибольшей степени зависит от года исследования и дня лёта и в незначительной мере – от времени суток. При проведении учёта в более позднее время суток количество имаго на трансекте увеличивалось (Таблица Д.2 Приложения). Неясно, отражает ли эта тенденция реальную суточную динамику активности имаго или является артефактом. Интересно, что ранее аналогичная закономерность была описана для глазка цветочного *Aphanthopus huperanthus* L. (Lepidoptera: Satyridae) [Pollard, Yates, 1993]. Погодные условия во время учёта (температура и облачность), так же, как и продолжительность учёта (которая варьировала от 16 до 28 минут), не повлияли на полученные оценки обилия имаго (Таблица Д.2 Приложения). Ранее Е. Поллард и Т. Дж. Йейтс [Pollard, Yates, 1993], анализируя многолетние данные по четырём видам булавоусых чешуекрылых, пришли к аналогичным выводам. Результаты учётов, если они проводятся в пределах определённого диапазона условий, оптимальных для дневных чешуекрылых, практически не зависят от температуры воздуха и облачности, относительно слабое влияние на них оказывают время суток и скорость ветра. Следовательно, полученные нами оценки обилия имаго боярышницы в разные годы представляются достаточно надёжными и позволяют судить о динамике плотности популяции в 2015–2022 гг.

В 2015–2020 гг. обилие имаго боярышницы колебалось на низком уровне (от 12 до 40 особей на 1 км маршрута, Рисунок 3.2). В 2016 г. наблюдался небольшой, но статистически значимый подъём численности, а в 2017–2018 гг. – заметный спад (Таблица Д.3 Приложения). Такая динамика численности характерна для популяции в стабильно-разреженном состоянии [Популяционная динамика..., 2001]. В 2021 г. обилие имаго боярышницы на трансекте возросло до 86 особей на 1 км маршрута, а в 2022 году – более чем в 12 раз, до 380 особей на 1 км маршрута (Рисунок 3.2). Это свидетельствует об окончании латентной фазы градационного цикла и начале новой вспышки массового размножения боярышницы в 2021–2022 гг.

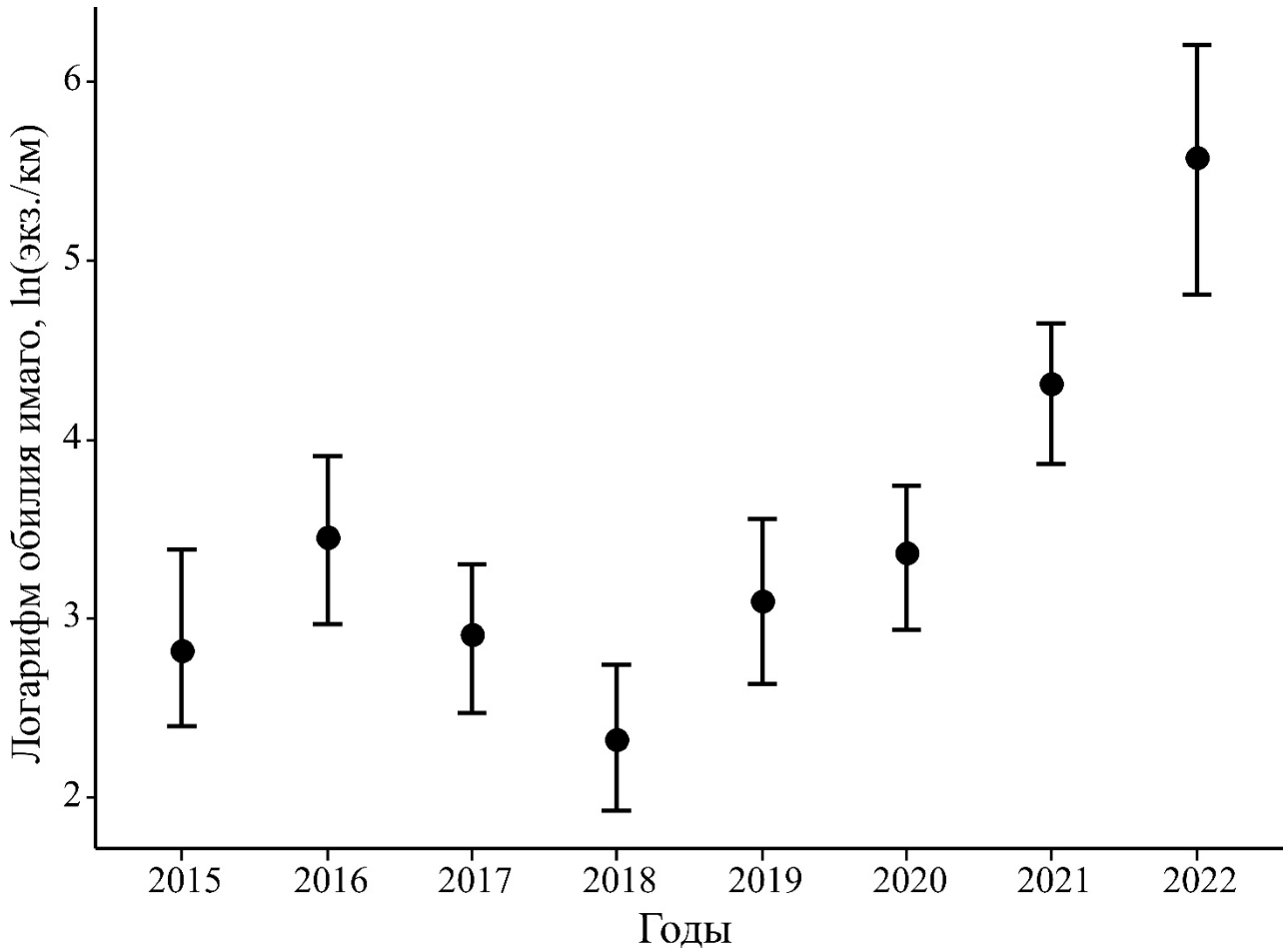


Рисунок 3.2 – Обилие имаго боярышницы на трансекте (среднее и 95% доверительные интервалы) в окр. д. Фомино (2015–2022 гг.)

3.2.2 Заселённость насаждений

Мы проанализировали динамику заселённости кормовых растений боярышницы (черёмухи, яблони и рябины) в подлеске соснового леса окр. д. Фомино осенью 2019–2021 гг. Поскольку каждый год гнёзда учитывали на одних и тех же деревьях, номер дерева был включён в модель как случайный фактор. Согласно результатам биномиальной модели, заселённость насаждений (% деревьев с гнёздами) зависит как от вида кормового растения (Wald χ^2 = 34,34; df = 2; p <0,001), так и от года исследования (Wald χ^2 = 35,63; df = 2; p <0,001). Чаще всего зимовочные гнёзда боярышницы встречались на черёмухе, несколько реже – на яблоне, и совсем редко – на рябине (Таблица Д.4 Приложения; Рисунок 3.3).

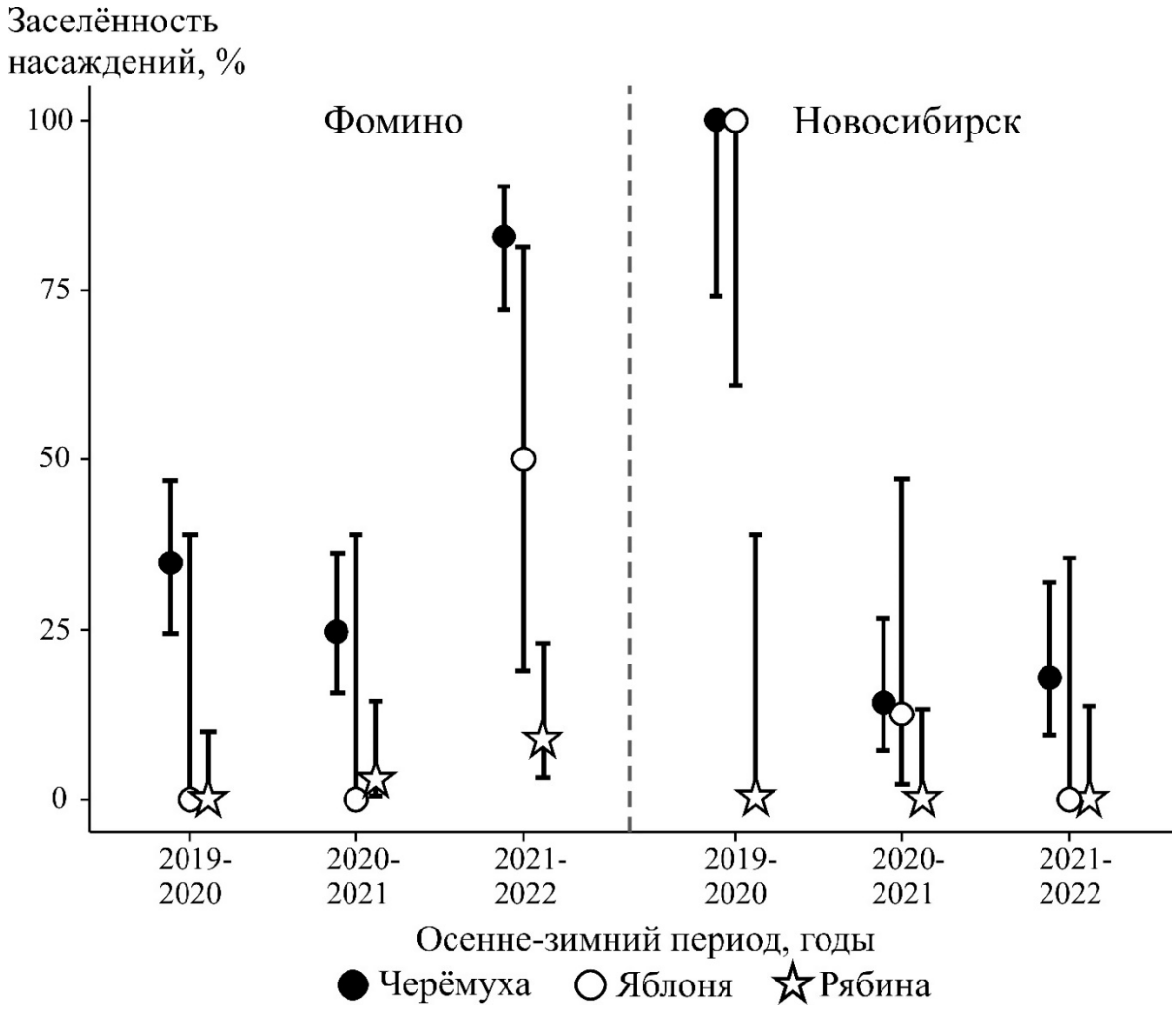


Рисунок 3.3 – Заселённость кормовых растений (среднее и 95% доверительные интервалы по Уилсону) в окр. д. Фомино и г. Новосибирска (2019–2021 гг.)

Осенью 2019 и 2020 гг. заселённость черёмухи оставалась на низком уровне (25%–35%), на яблоне зимовочные гнёзда боярышницы не встречались, на рябине было обнаружено только одно гнездо в 2020 г. Следовательно, рост обилия имаго в 2021 г. (см. раздел 3.2.1, Рисунок 3.2) был не связан с локальным увеличением заселённости кормовых растений. Возможно, ему способствовала сниженная преимагинальная смертность (см. разделы 3.4 и 3.5) и миграция имаго из окрестных территорий. В осенне-зимний период 2021–2022 гг. заселённость черёмухи увеличилась до 83%, кроме того, гнёзда стали встречаться на яблоне и рябине (Рисунок 3.3).

3.2.3 Количество гусениц в зимовочных гнёздах

Зимовочное гнездо, как правило, создаётся гусеницами боярышницы, вышедшими из одной кладки яиц. Более крупные гнёзда появляются в результате совместных действий гусениц из нескольких расположенных рядом кладок [Бабенко, 1982]. Таким образом, количество гусениц в зимовочных гнездах может косвенно отражать средний размер кладки яиц и плотность размещения кладок на кормовых растениях.

Согласно литературным данным, количество гусениц в зимовочных гнёздах боярышницы варьирует от 1 до 188, составляя в среднем от 11,6 до 44 особей на гнездо [Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962; Бабенко, 1982; Осипенко, 1984; Кузнецова, 2004]. В собранных нами гнёздах число гусениц варьировало от 1 до 129, составляя в среднем 28,7 ± 1,4 экз. в окр. д. Фомино и 21,7 ± 1,4 экз. в приобских борах г. Новосибирска (с учётом мёртвых гусениц).

Мы проанализировали динамику количества гусениц боярышницы в зимовочных гнёздах на черёмухе и рябине в окр. д. Фомино в 2015–2022 гг. Лучше всего наши данные описывала модель, использующая генерализованное распределение Пуассона (Таблица Г.1 Приложения). Как показали результаты данной модели, количество гусениц в гнезде было примерно одинаковым на черёмухе и рябине (Wald χ^2 = 0,04; df = 1; p = 0,83; Рисунок 3.4) и незначительно отличалось в разные годы (Wald χ^2 = 14,25; df = 7; p = 0,047). Однако, согласно результатам апостериорных попарных сравнений, значимых различий между количеством гусениц в разные годы не обнаружено (Таблица Д.5 Приложения). Следовательно, увеличение обилия имаго и заселённости кормовых растений в 2021–2022 гг. не сопровождалось статистически значимым возрастанием количества гусениц в зимовочных гнёздах.

Таким образом, в 2015–2020 гг. численность популяции боярышницы в окр. д. Фомино колебалась на низком уровне, незначительный подъём (согласно результатам учётов имаго) наблюдался в 2016 г., спад – в 2017–2018 гг. В 2021–2022 гг., по данным учётов имаго и зимовочных гнёзд, плотность популяции неуклонно возрастала и достигла относительно высоких значений. Эти годы,

вероятно, можно отнести к продромальной фазе градационного цикла и рассматривать как начало новой вспышки массового размножения боярышницы на Урале.

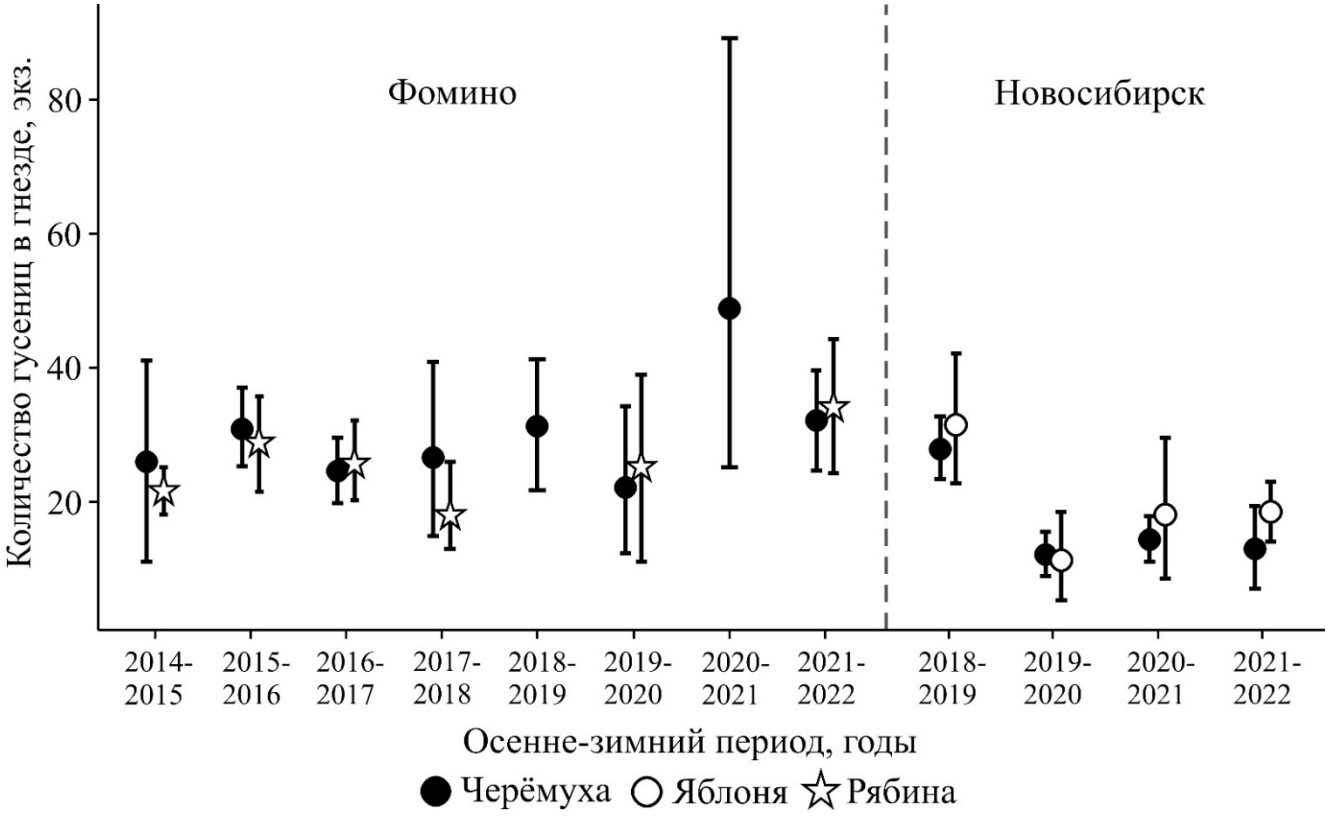


Рисунок 3.4 – Количество гусениц боярышницы в зимовочных гнёздах (среднее и 95% доверительные интервалы) на разных кормовых растениях в окр. д. Фомино и г. Новосибирска (2015–2022 гг.)

3.3 Динамика численности популяции боярышницы в приобских борах г. Новосибирска

В Новосибирской области боярышница в период 2007–2015 гг. была редка. В 2016 г. начался подъём численности, который к 2017 г. перешёл во вспышку массового размножения [Дневные чешуекрылые…, 2018], охватившую, помимо Новосибирской области, Алтайский край и республику Алтай (устное сообщение М. А. Копылова, Горно-Алтайский государственный университет, г. Горно-Алтайск). Таким образом, динамика численности боярышницы на Среднем Урале и в Новосибирской области не синхронна, что указывает на обособленность населяющих эти регионы популяций.

Согласно нашим наблюдениям, весной 2019 г. популяция боярышницы в г. Новосибирске продолжала находиться в состоянии вспышки массового размножения. Для количественной оценки динамики численности в 2019–2022 гг. подсчитывали количество гусениц в зимовочных гнёздах, и, начиная с осени 2019 г., оценивали заселённость кормовых растений.

3.3.1 Количество гусениц в зимовочных гнёздах

Мы проанализировали динамику количества гусениц боярышницы в зимовочных гнёздах на разных кормовых растениях (черёмухе и яблоне) в приобских борах Новосибирска в 2019–2022 гг. Лучше всего эти данные описывала модель, использующая отрицательное биномиальное распределение с квадратичной зависимостью дисперсии от среднего (Таблица Г.1 Приложения). Согласно полученным результатам, количество гусениц в зимовочных гнёздах зависит от года исследования (Wald χ^2 = 45,36; df = 3; p <0,001), но не отличается на разных кормовых растениях (Wald χ^2 = 0,44; df = 1; p = 0,51). В осенне-зимний период 2018–2019 гг. численность гусениц в зимовочных гнёздах была относительно высокой (в среднем 28 особей на гнездо, Рисунок 3.3). В 2020 г. она существенно уменьшилась (до 11,9 особей на гнездо; Таблица Д.6 Приложения) и в дальнейшем продолжала оставаться на низком уровне (Рисунок 3.4). Снижение числа гусениц в зимовочных гнёздах может быть следствием сокращения количества яиц в кладках либо увеличения смертности гусениц I–II возрастов до их ухода в диапаузу.

3.3.2 Заселённость насаждений

Мы проанализировали заселённость черёмухи и яблони (% деревьев с зимовочными гнёздами) в приобских борах Новосибирска осенью 2019–2021 гг. На рябине зимовочные гнёзда боярышницы в ходе учётов не были обнаружены (Рисунок 3.4), поэтому она была исключена из анализа. Согласно результатам биномиальной модели, заселённость черёмухи и яблони в приобских борах г. Новосибирска была примерно одинаковой (LR χ^2 = 1,1; df = 1; p = 0,298), но

значимо различалась в разные годы (LR χ^2 = 54,2; df = 2; p <0,001). В осенне-зимний период 2019–2020 гг. заселённость как черёмухи, так и яблони достигала 100%. В 2021–2022 гг. она уменьшилась в среднем до 15%, что ниже заселённости насаждений в окр. д. Фомино в период низкой плотности популяции (Рисунок 3.3).

Таким образом, в приобских борах г. Новосибирска с 2019 по 2020 г. снизилось количество гусениц боярышницы в зимовочных гнёздах (Рисунок 3.4), а с 2020 по 2021 г. – упала заселённость кормовых растений (Рисунок 3.3). На основании этих данных можно полагать, что с 2019 по 2021 г. плотность популяции боярышницы неуклонно снижалась. 2019 г., вероятно, можно отнести к фазе пика численности, а 2020 и 2021 гг. – рассматривать как годы затухания вспышки массового размножения.

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

Литературные данные об уровне смертности гусениц боярышницы во время осенне-зимней диапаузы скудны и отрывочны. В различных регионах Украины и на Урале зимняя смертность гусениц варьировала от 5% до 31% [Краснюк, 1928; Кайгородцев, 1971; Осипенко, 1984], а в Якутии достигала 79% [Аммосов, 1966]. Известно, что гусеницы боярышницы могут переживать осенне-зимний период как во II, так и в III возрасте [Бабенко, 1982; Осипенко, 1984; Насекомые и клещи…, 1999]. Согласно нашим наблюдениям, в окр. д. Фомино и г. Новосибирска гусеницы боярышницы практически всегда зимовали в III возрасте. Исключение составил осенне-зимний период 2012–13 гг., когда 50,9% гусениц диапаузировали во II возрасте. Кроме того, единичные гусеницы II возраста были обнаружены в 2014 и 2016 гг. (Таблица 3.1) [Влияние экологических факторов…, 2019].

Таблица 3.1 – Средние и минимальные значения температуры воздуха с декабря по февраль в окр. д. Фомино и в г. Новосибирск, соотношение возрастов и смертность гусениц во время осенне-зимней диапаузы (среднее и 95% доверительные интервалы по Уилсону)

Район сбора	Зимний период	Средняя температура, °C	Минимальная температура, °C	Доля гусениц III возраста, %	Смертность, %	95% доверительный интервал (нижний–верхний)
Фомино	2012–2013	-13,5	-26,1	49,1	12,9	11,0–15,1
	2013–2014	-13,2	-35,7	98,2	82,3	80,5–84,0
	2014–2015	-9,5	-27,8	100,0	2,4	1,0–5,6
	2015–2016	-10,0	-26,4	99,9	2,7	2,3–3,3
	2016–2017	-14,2	-33,1	100,0	9,8	8,7–11,1
	2017–2018	-11,9	-25,2	100,0	7,3	5,1–10,2
	2018–2019	-12,0	-31,9	100,0	3,1	1,6–5,8
	2019–2020	-7,0	-22,7	100,0	10,2	8,2–12,7
	2020–2021	-15,0	-32,0	100,0	5,1	3,2–8,0
Новоси-бирск	2018–2019	-16,9	-40,1	100,0	22,6	21,2–24,0
	2019–2020	-9,3	-31,6	100,0	21,9	18,3–26,0
	2020–2021	-18,0	-41,0	100,0	57,4	53,6–61,1

Примечание – величины средних температур в окр. д. Фомино рассчитаны по данным метеостанции пос. Верхнее Дуброво, минимальных температур – по данным метеостанции г. Екатеринбурга. Средние и минимальные температуры в г. Новосибирске приведены по данным метеостанции г. Новосибирска.

Мы проанализировали осенне-зимнюю смертность гусениц боярышницы на черёмухе и рябине в окр. д. Фомино в 2013–2021 гг. с помощью бета-биномиальной регрессии. Согласно полученным результатам, смертность гусениц боярышницы во время зимовки не зависит от вида кормового растения (Wald χ^2 = 2,73; df = 1; p = 0,10). Как видно из Рисунка 3.5, в некоторые годы гусеницы гибли чаще на черёмухе, в некоторые – на рябине. Смертность гусениц значительно различалась в разные годы (Wald χ^2 = 283,9; df = 8; p <0,001). В годы затухания

вспышки массового размножения (осенне-зимние периоды 2012–2013 и 2013–2014 гг.) она была относительно высокой и варьировала от 17% до 82% (усреднённые данные по черёмухе и рябине). В годы низкой плотности популяции гусеницы гибли реже, смертность варьировала от 1% до 8,7% (Рисунок 3.5). Максимума (89% на черёмухе и 58% на рябине) смертность гусениц достигала в осенне-зимний период 2013–2014 гг. (Таблица 3.1) Такой уровень смертности представляется экстремально высоким на фоне величин, наблюдаемых в другие годы (1–17%).

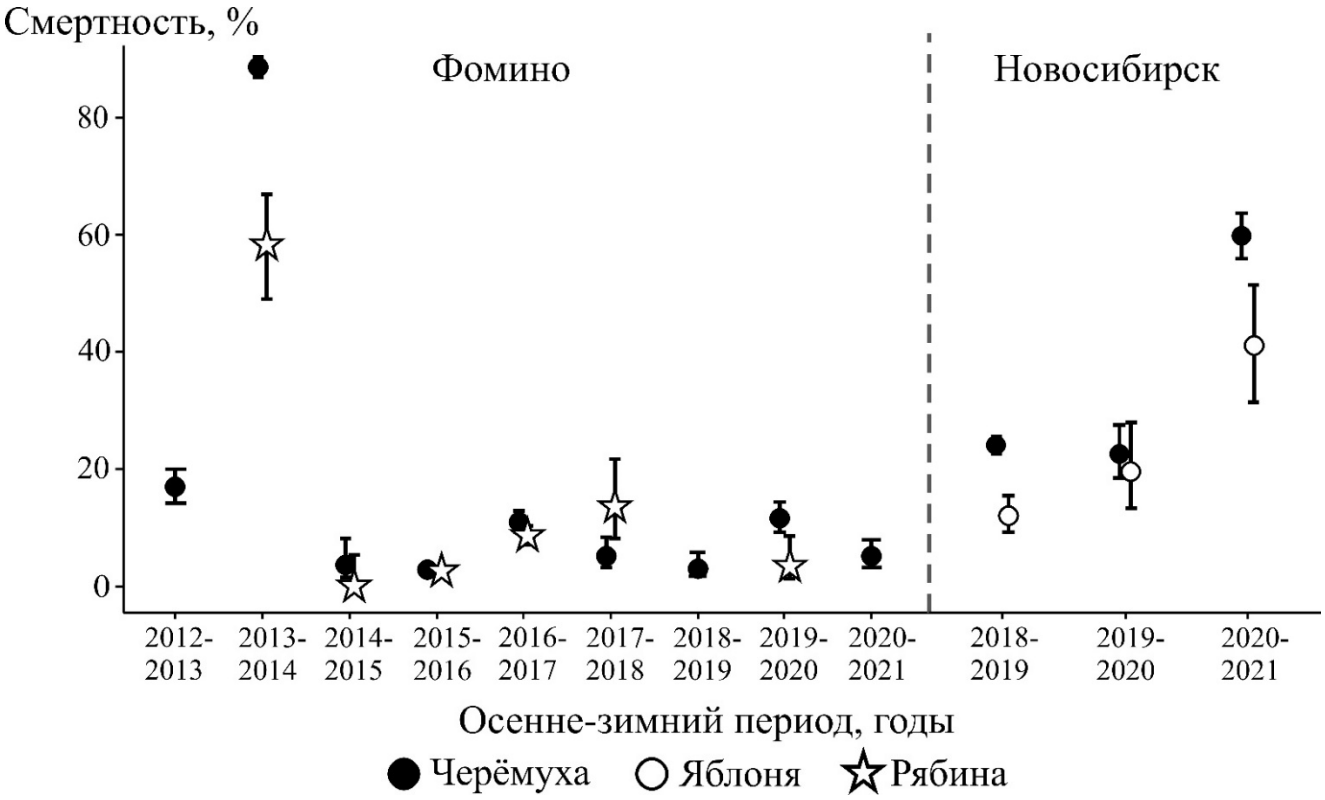


Рисунок 3.5 – Смертность гусениц боярышницы (среднее и 95% доверительные интервалы по Уилсону) в ходе зимовки на разных видах кормовых растений в окр. д. Фомино и г. Новосибирска

Для анализа динамики уровня смертности гусениц на черёмухе и яблоне в приобских борах г. Новосибирск в 2019–2021 гг. мы также использовали бета-биномиальную модель, в которую включили номер дерева как случайный фактор. Согласно полученным результатам, уровень смертности гусениц на черёмухе и яблоне значимо не различался (Wald χ^2 = 0,03; df = 1; p = 0,86). В целом,

выживаемость гусениц на яблоне была лучше, чем на рябине (Рисунок 3.5), однако, данная тенденция статистически не значима. Уровень смертности гусениц значимо различался в разные годы (Wald χ^2 = 25,8; df = 2; p <0,001). В осенне-зимние периоды 2018–2019 и 2019–2020 гг. смертность гусениц составляла примерно 22% (усредняя данные по черёмухе и яблоне), а во время зимы 2020–2021 гг. выросла до 57% (Рисунок 3.5). Таким образом, осенне-зимняя смертность гусениц в приобских борах Новосибирска в целом была выше, чем в окр. д. Фомино. Максимальная смертность гусениц, так же, как и в окр. д. Фомино, наблюдалась в год окончания вспышки массового размножения.

Возникает вопрос, чем обусловлены колебания осенне-зимней смертности гусениц. Зимовочные гнёзда боярышницы расположены открыто, так что гусеницы подвергаются прямому воздействию ветра и низких отрицательных температур. Тем не менее, в зимовочных гнёздах температура, как правило, выше, чем в окружающем их воздухе, особенно в солнечную погоду [Золотарёв, 1950]. Зимовочные гнёзда и паутинные коконы предотвращают потерю гусеницами воды и смягчают воздействие низких отрицательных температур, но не исключают его полностью [Ли, 2006]. Прямая зависимость уровня смертности гусениц от температуры окружающей среды была продемонстрирована в эксперименте Н. Г. Ли [2012]: при содержании диапаузирующих гусениц в течение часа при температуре -22 °С смертность составляла всего 2%, а при -85°С уже 44%. Температуру -85°С в течение суток не выдержало 59% гусениц. В Днепропетровской области Украины, где средняя температура воздуха зимой равнялась -2,5 °С, смертность гусениц за время осенне-зимней диапаузы не превышала 7% [Осипенко, 1984]. А в окрестностях Якутска, где средняя температура января составляет -36,9 °С (по данным справочно-информационного портала «Погода и климат»), смертность гусениц составляла 79% [Аммосов, 1966]. Таким образом, температура окружающей среды непосредственно влияет на выживаемость гусениц зимой. Однако, возможно, что успешность зимовки гусениц зависит не столько от погодных условий, сколько от качества их подготовки к диапаузе. Высокая устойчивость гусениц боярышницы к

отрицательным температурам определяется их способностью синтезировать и накапливать ряд химических соединений, в первую очередь белки-нуклеаторы и внутриклеточный глицерол [Ли, 2006; Li, 2012]. Основным источником глицерола служат запасы гликогена, накопленного в жировом теле [Storey, 1990]. Поэтому возможно, что недостаток или низкое качество корма, перенаселение, болезни, материнский эффект могут снизить способность гусениц противостоять низким или экстремальным отрицательным температурам. Весьма вероятно, что в условиях суровой зимы гибнут преимущественно ослабленные особи с недостаточными резервами, и зимняя смертность возрастает тогда, когда доля таких особей в популяции выше. Другой причиной гибели гусениц в осенне-зимний период может служить вирус ядерного полиэдроза. Известно, что при вирусной эпизоотии происходит инфицирование гусениц I возраста и затем их массовая гибель в ходе осенне-зимней диапаузы [Орловская, 1968].

Можно заметить, что в окр. д. Фомино наибольшая смертность гусениц (82%) наблюдалась в год, когда температура зимой достигала абсолютного минимума за все годы исследований (-35,7 °C, Таблица 3.1). Однако в другие годы, когда минимальные температуры зимой были лишь ненамного выше (-33 °C – -32 °C), смертность гусениц не превышала 10% (Таблица 3.1). Мы проанализировали смертность гусениц в окр. д. Фомино в зависимости от средних и минимальных температур в зимнее время года. Как показали результаты бета-биномиальной регрессии, на успешность зимовки гусениц не влияет ни средняя (Wald χ^2 = 0,21; df = 1; p = 0,65), ни минимальная (Wald χ^2 = 1,42; df = 1; p = 0,23) температура воздуха зимой. В г. Новосибирске ряд собранных данных охватывает всего три года, что недостаточно для количественного анализа. Однако можно заметить, что в зимние периоды 2018–2019 и 2020–2021 гг. минимальные температуры воздуха практически совпадали, в то время как уровень смертности гусениц значительно различался (Таблица 3.1, Рисунок 3.5). На пике численности популяции (осенне-зимний период 2018–2019 гг.) гусеницы относительно успешно пережили суровую зиму, в то время как двумя годами позже, в конце вспышки массового размножения, в сходных погодных условиях наблюдалась их

массовая гибель. По-видимому, колебания осенне-зимней смертности гусениц боярышницы в разные годы не связаны, либо слабо связаны с погодными условиями зимы.

В окр. д. Фомино, как и в приобских борах г. Новосибирска, смертность гусениц во время осенне-зимней диапаузы достигала максимума в год окончания вспышки массового размножения. Это даёт основание предполагать, что в условиях затухания вспышки многие гусеницы I–II возраста по каким-то причинам (нехватка или низкое качество корма, вызванный перенаселением стресс, латентная вирусная инфекция) не могут накопить достаточно резервов для того, чтобы пережить морозы. Вероятно, массовая гибель гусениц во время осенне-зимней диапаузы происходит в результате сочетания неблагоприятных условий развития гусениц I–II возрастов и суровой зимы.

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

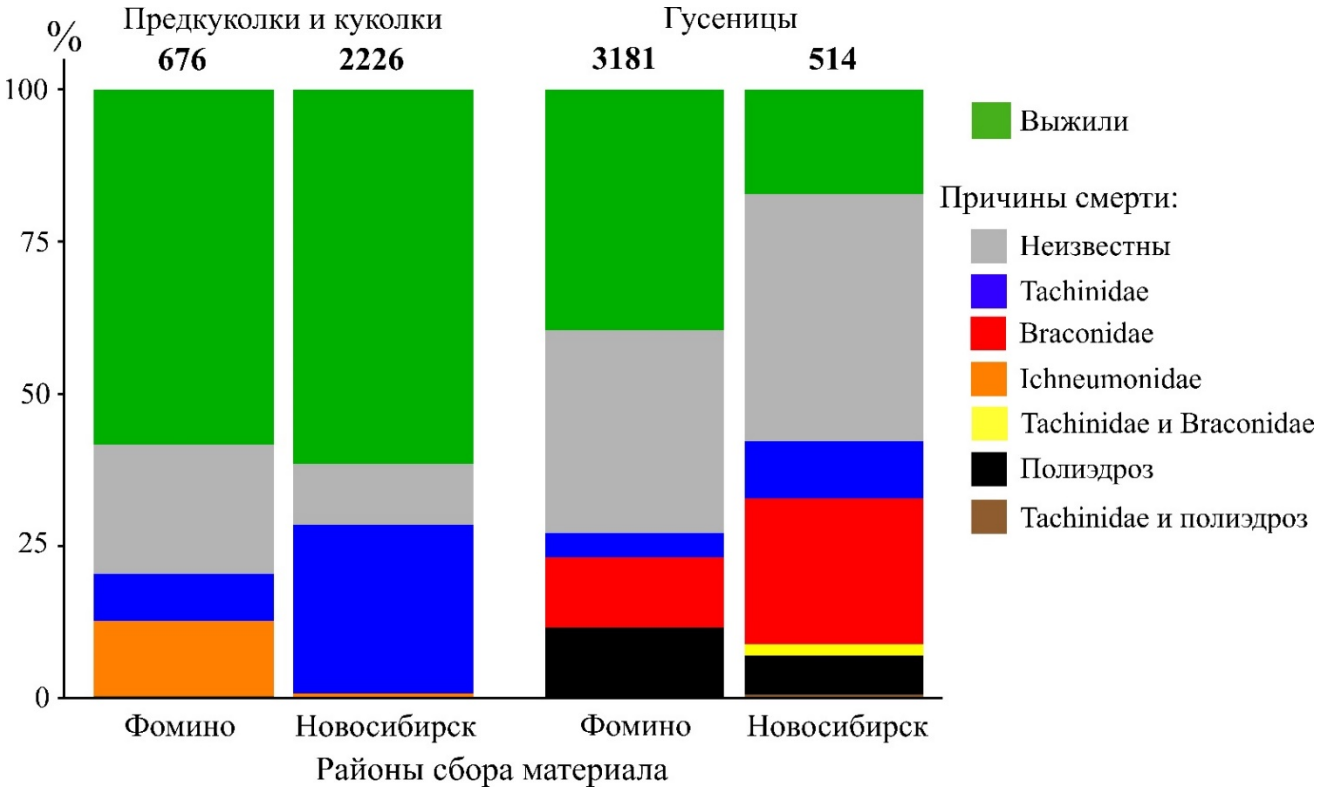
Смертность гусениц старших возрастов и куколок боярышницы привлекала значительное внимание исследователей [Stellwaag, 1924; Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962; Тураев, 1964; Кузнецова, 2004]. Согласно мнению некоторых авторов, на эти стадии приходится большая часть всей преимагинальной смертности [Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962]. Для боярышницы описан большой комплекс гусеничных и куколочных первичных паразитоидов, включающий по меньшей мере 14 видов наездников и 17 видов мух-тахин [Stellwaag, 1924; Коломиец, 1956; Blunck, Wilbert, 1962; Голутвин, 1972; Осипенко, 1984; Tschorsnig, 2017]. Среди них нет узко специализированных видов: практически все паразитоиды боярышницы – широкие олигофаги и генералисты, которые могут развиваться в представителях разных семейств чешуекрылых. Только два вида гусеничных паразитов-наездников из рода *Cotesia* специализируются на белянках Pieridae [Аннотированный каталог…, 2012; Annotated catalogue..., 2019; Annotated and illustrated…, 2020].

Структура комплекса гусенично-куколочных паразитов боярышницы и их роль в ограничении плотности популяций значительно варьируют в пространстве и времени. Так, согласно данным Н. Г. Коломиеца [1956], в окрестностях Красноярска и Новосибирска от паразитических насекомых погибало не более 4% гусениц и куколок боярышницы. Столь низкое давление паразитов было связано с тем, что они сами активно уничтожались вторичными паразитами – различными наездниками и тахинами. На юге Красноярского края во время вспышки массового размножения в 2000-х гг. гибель гусениц боярышницы от наездников *Cotesia* sp. составляла в среднем 11%, а от куколочных паразитов – 18% [Кузнецова, 2004]. В Иркутской области обусловленная паразитами смертность гусениц достигала 6%, куколок – 25% [Голутвин, 1972]. Возможно, что именно низкий и относительно стабильный уровень смертности гусениц и куколок от паразитов в условиях Сибири определяет возможность реализации в этом регионе продолжительных фиксированных вспышек массового размножения боярышницы. В Европе и на Урале были отмечены существенно более высокие уровни зараженности паразитами преимагинальных стадий боярышницы. Так, в яблоневых садах Украины доля гусениц, зараженных наездниками рода *Cotesia*, доходила до 27% [Краснюк, 1928; Осипенко, 1984], а в Германии в конце вспышки массового размножения – до 84% [Blunck, Wilbert, 1962]. Гибель куколок боярышницы от паразитов в конце вспышки массового размножения на Урале составляла 67,5% [Тураев, 1964], а на Украине достигала 98% [Теленга, 1955]. В то же время, во многих случаях зараженность паразитоидами гусениц и куколок боярышницы в ходе вспышки массового размножения оставалась невысокой [Blunck, Wilbert, 1962; Осипенко, 1984]. Повышение давления паразитоидов на популяцию боярышницы к концу вспышки массового размножения обнаружили для куколочных паразитов П. И. Краснюк [1928] и Х. Бланк с Х. Уилбертом [Blunck, Wilbert 1962] для наездников рода *Cotesia*. Другие авторы [Осипенко, 1984; Кузнецова, 2004] не выявили связи между зараженностью преимагинальных стадий боярышницы и ходом вспышки массового размножения. По-видимому, роль паразитоидов в подавлении вспышек

массового размножения боярышницы и регуляции её численности зависит от региона и конкретных экологических условий, в которых реализуется градация.

Мы определили уровень смертности и её причины у гусениц старших возрастов, предкуколок и куколок в окр. д. Фомино и в приобских борах г. Новосибирска. Согласно результатам мультиномиальной модели, сильнее всего величина смертности и её структура зависят от стадии жизненного цикла, на которой была собрана особь (гусеница либо предкуколка и куколка, LR χ^2 = 1322; df = 5; p <0,001) и в меньшей степени – от места сбора (LR χ^2 = 127; df = 5; p <0,001). Взаимодействие этих предикторов также значимо (LR χ^2 = 111,8; df = 5; p <0,001).

Особи, собранные на стадии гусеницы V или IV (единичные случаи) возраста, гибли чаще, чем собранные на стадиях предкуколки и куколки (Рисунок 3.6). Скорее всего, это связано с тем, что собранные гусеницы отказывались от еды либо питались менее активно, чем в естественных условиях (этот факт подробнее обсуждается в подглаве 4.2). Среди умерших гусениц преобладают особи, погибшие от неустановленных причин (54,9% в окр. д. Фомино и 49,1% в Новосибирске, Рисунок 3.6). Причинами их смерти могли быть скрытые вирусные, бактериальные или грибковые инфекции [Blunck, Wilbert, 1962; Ильиных, 2019]. Возможно, в большинстве случаев эти гусеницы гибли вследствие отказа от пищи, т.е. из-за неблагоприятных условий содержания. Поэтому гусеницы, погибшие от неопределённых причин, исключены из дальнейшего анализа. Суммарная смертность гусениц, вызванная наездниками рода *Cotesia* (Hymenoptera: Braconidae), мухами-тахинами (Diptera: Tachinidae) и вирусом ядерного полиэдроза в острой форме составила 27,3% в окр. д. Фомино и 42,2% в приобских борах г. Новосибирск. В приобских борах г. Новосибирска среди факторов смертности гусениц преобладали наездники *Cotesia* sp. (61,3% от общего числа гусениц, погибших от известных причин) и мухи-тахины (28,1%). В окр. д. Фомино доминирующую роль играл вирус ядерного полиэдроза (43%) и наездники *Cotesia* sp. (42%).



Над столбцами указаны объёмы выборок (экз.), данные для разных лет и кормовых растений объединены

Рисунок 3.6 – Доля выживших и структура смертности гусениц старших возрастов, предкуколок и куколок боярышницы в окр. д. Фомино и в приобских борах г. Новосибирска

Средняя за все годы зараженность гусениц наездниками *Cotesia* sp. составила 25,9% в Новосибирске и 11,5 % в окр. д. Фомино. Согласно литературным данным, зараженность гусениц боярышницы наездниками рода *Cotesia* в Центральной и Восточной Европе, как правило, относительно высока – 25% и более [Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962; Осипенко, 1984], а в Сибири, наоборот, низка – от 2 до 20% [Коломиец, 1956; Голутвин, 1972; Кузнецова, 2004]. Известно, что некоторые виды рода *Cotesia* (*C. glomerata* и *C. pieridis*) паразитируют преимущественно на белянках рода *Pieris* [Annotated catalogue..., 2019]. В природе эти наездники, по-видимому, переходят с белянок на боярышницу и обратно [Масленникова, 1958; Осмоловский, 1964; Саулич, Мусолин, 2013]. Поэтому плотность популяции наездников зависит не только от численности боярышницы, но и от обилия белянок [Blunck, Wilbert, 1962]. В связи

с этим для объяснения уровня зараженности гусениц боярышницы наездниками рода *Cotesia* необходимо проведение учётов численности белянок рода *Pieris*.

Средняя за все годы смертность предкуколок и куколок составила 38,6% в приобских борах г. Новосибирска и 41,7% в окр. д. Фомино (Рисунок 3.6). Эти оценки могут быть несколько заниженными, поскольку уже собранные куколки становятся недоступными для дальнейшего заражения паразитами. В окр. д. Фомино гибель куколок от неустановленных причин составила 51% от общего числа умерших. Причинами их смерти могли быть скрытая вирусная инфекция [Орловская, 1968], грибковые заболевания [Blunck, Wilbert, 1962] или недостаточная масса тела. Среди куколочных паразитоидов в окр. д. Фомино преобладали наездники-ихневмониды (Hymenoptera: Ichneumonidae), которые послужили причиной гибели 30% всех умерших куколок (Рисунок 3.6); средняя зараженность куколок наездниками составила 12,4%. Реже на предкуколках и куколках паразитировали мухи-тахины (Diptera: Tachinidae) (18,4% от всех погибших куколок, зараженность – 7,7%). Эти результаты соответствуют литературным данным, согласно которым в Европе, на Урале, на юге Восточной Сибири и в Маньчжурии доминирующими паразитами куколок боярышницы являются наездники трибы Pimplini (Hymenoptera: Ichneumonidae), а мухи-тахины встречаются относительно редко [Краснюк, 1928; Теленга, 1955; Blunck, Wilbert, 1962; Тураев, 1964; Голутвин, 1972; Осипенко, 1984; Zhang, Li, 1993]. В приобских борах г. Новосибирска среди куколочных паразитоидов, напротив, преобладали мухи-тахины, которые стали причиной смерти 71% всех погибших куколок (Рисунок 3.6). Средняя за все годы зараженность куколок тахинами составила 27,4%, в то время как зараженность наездниками-ихневмонидами – всего 1%. Ранее сходные результаты были получены В. В. Кузнецовой [2004] на юге Красноярского края. Наши данные подтверждают, что структура комплекса куколочных паразитоидов боярышницы, так же, как и у других эруптивных видов чешуекрылых [Пальникова и др., 2002], зависит от региона.

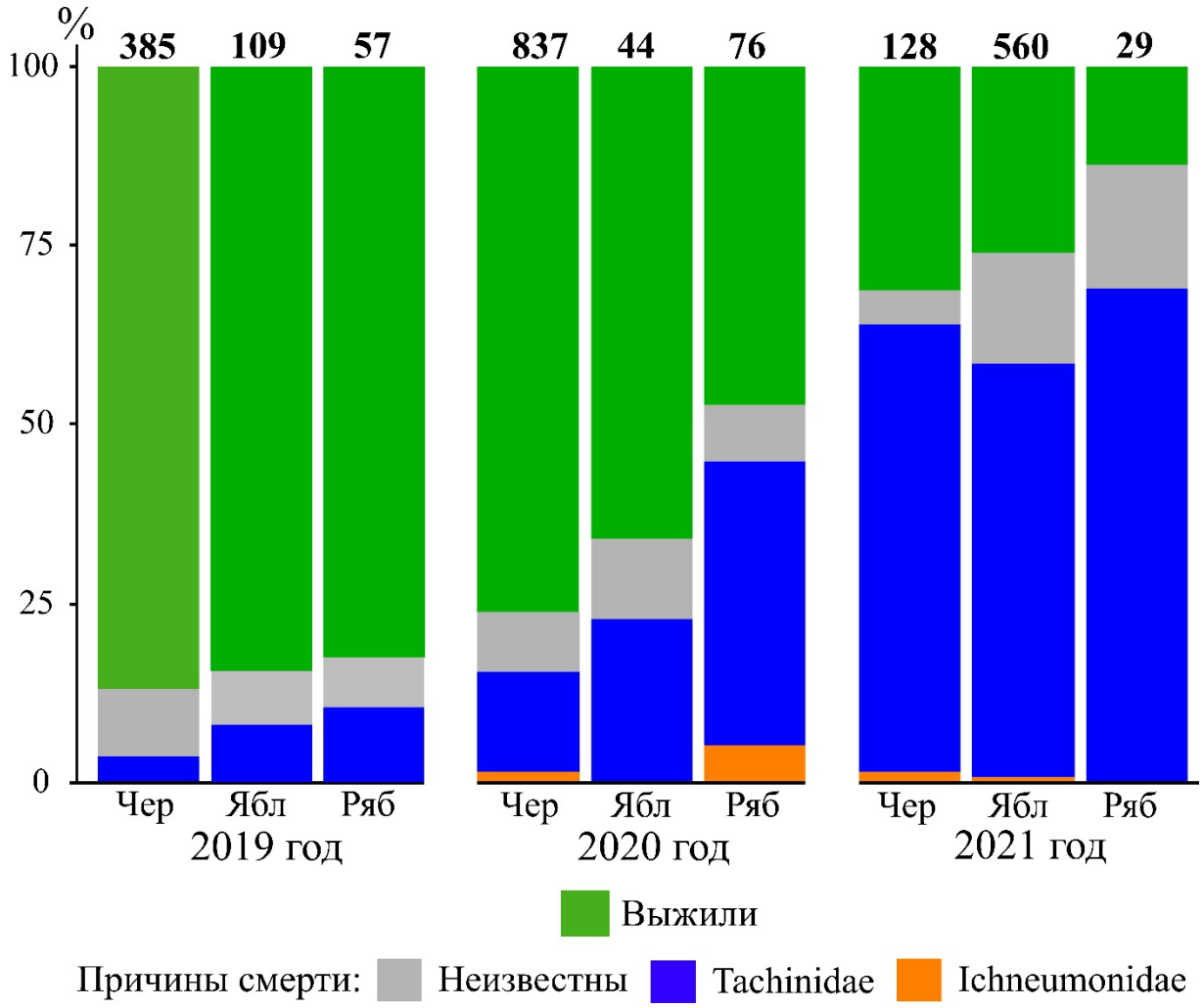
Мы проанализировали динамику смертности предкуколок и куколок в приобских борах г. Новосибирска в 2019–2021 гг. Согласно результатам логистической

регрессии, величина смертности зависит как от вида кормового растения (Wald χ^2 = 31; df = 2; p <0,001), так и от года исследования (Wald χ^2 = 264; df = 2; p <0,001). Минимальная смертность характерна для предкуколок и куколок, развивавшихся на черёмухе (Рисунок 3.7). На яблоне смертность несколько выше, а наибольших величин она достигает среди предкуколок и куколок, развивавшихся на рябине. С 2019 по 2021 г. смертность неуклонно увеличивалась вне зависимости от вида кормового растения (Рисунок 3.7; Таблица 3.2).

Таблица 3.2 – Результаты анализа выживаемости предкуколок и куколок боярышницы, собранных с разных кормовых растений в 2019–2021 гг. в окр. г. Новосибирска

Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
Свободный член (черёмуха, 2019 г.)	2,01 ± 0,13	1,75 – 2,27	15,10	**<0,001**
Кормовое растение (яблоня)	-0,30 ± 0,15	-0,60 – 0,00	-1,98	**0,047**
Кормовое растение (рябина)	-1,00 ± 0,18	-1,36 – -0,64	-5,44	**<0,001**
Год (2020)	-0,94 ± 0,15	-1,23 – -0,65	-6,44	**<0,001**
Год (2021)	-2,76 ± 0,17	-3,10 – -2,42	-16,06	**<0,001**

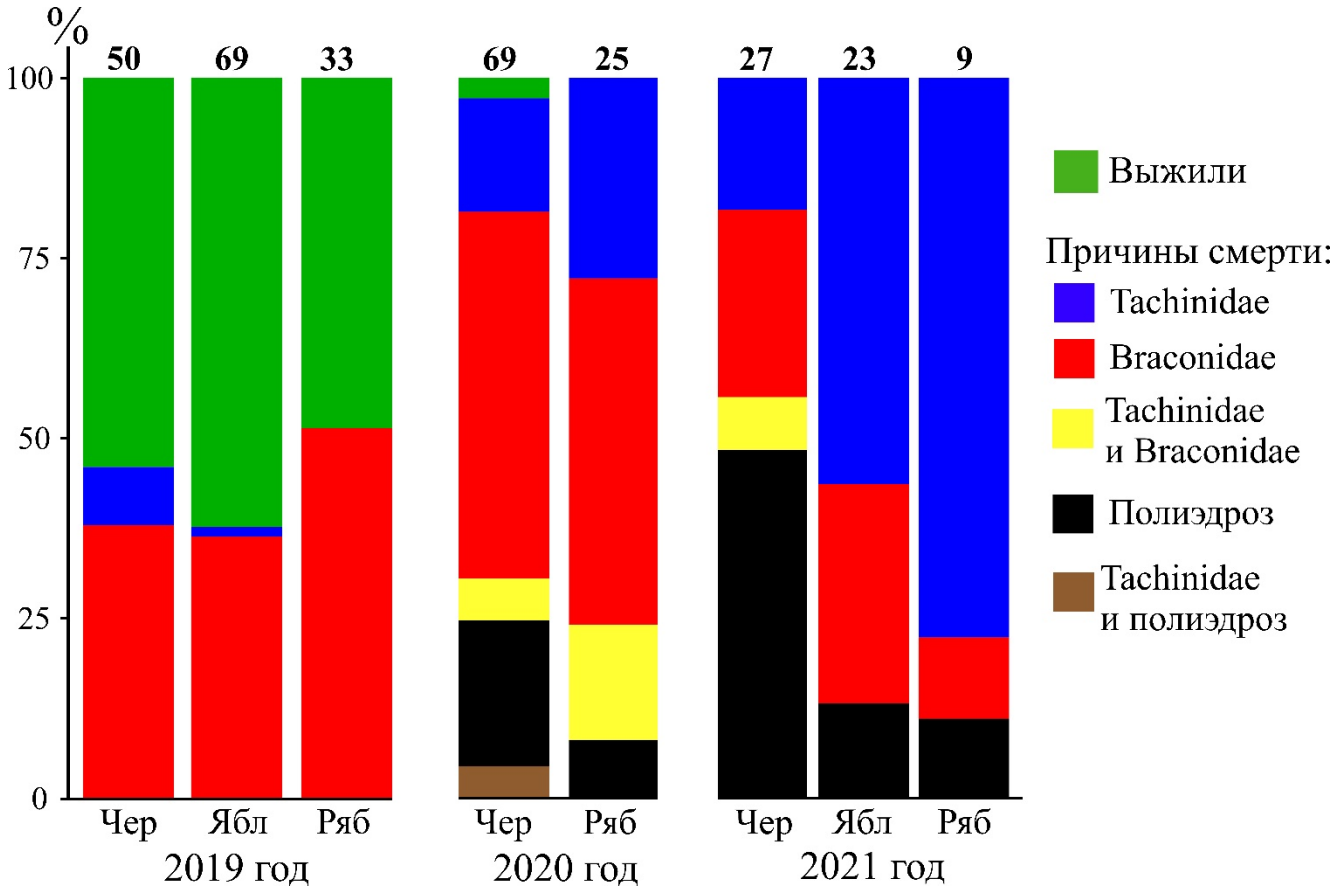
Как видно из Рисунка 3.7, основной причиной увеличения смертности предкуколок и куколок стал рост их зараженности мухами-тахинами. Согласно результатам мультиномиальной модели, структура причин смертности значимо различалась в разные годы (LR χ^2 = 69; df = 4; p <0,001), и вклад тахин в смертность предкуколок и куколок с 2019 по 2021 г. значительно увеличился (Таблица Д.7 Приложения). Таким образом, по мере затухания вспышки массового размножения боярышницы в приобских борах Новосибирска наблюдалось закономерное повышение активности тахин. Это позволяет предполагать, что они сыграли определённую роль в ограничении плотности популяции боярышницы и прекращении вспышки массового размножения.



Чер – черёмуха, Ябл – Яблоня, Ряб – Рябина. Над столбцами указаны объёмы выборок (экз.)

Рисунок 3.7 – Доля выживших и структура смертности предкуколок и куколок боярышницы, собранных с разных кормовых растений в приобских борах г. Новосибирска в 2019–2021 гг.

Данные по динамике и причинам смертности гусениц V возраста в приобских борах г. Новосибирска менее репрезентативны вследствие малого объёма выборок (Рисунок 3.8). Согласно результатам логистической регрессии, величина смертности гусениц зависит от года исследования (Wald χ^2 = 27,6; df = 2; p <0,001), но не от вида кормового растения (Wald χ^2 = 2,18; df = 2; p = 0,34). Согласно результатам мультиномиальной модели, структура смертности гусениц значимо различалась в разные годы (LR χ^2 = 69,2; df = 6; p <0,001).



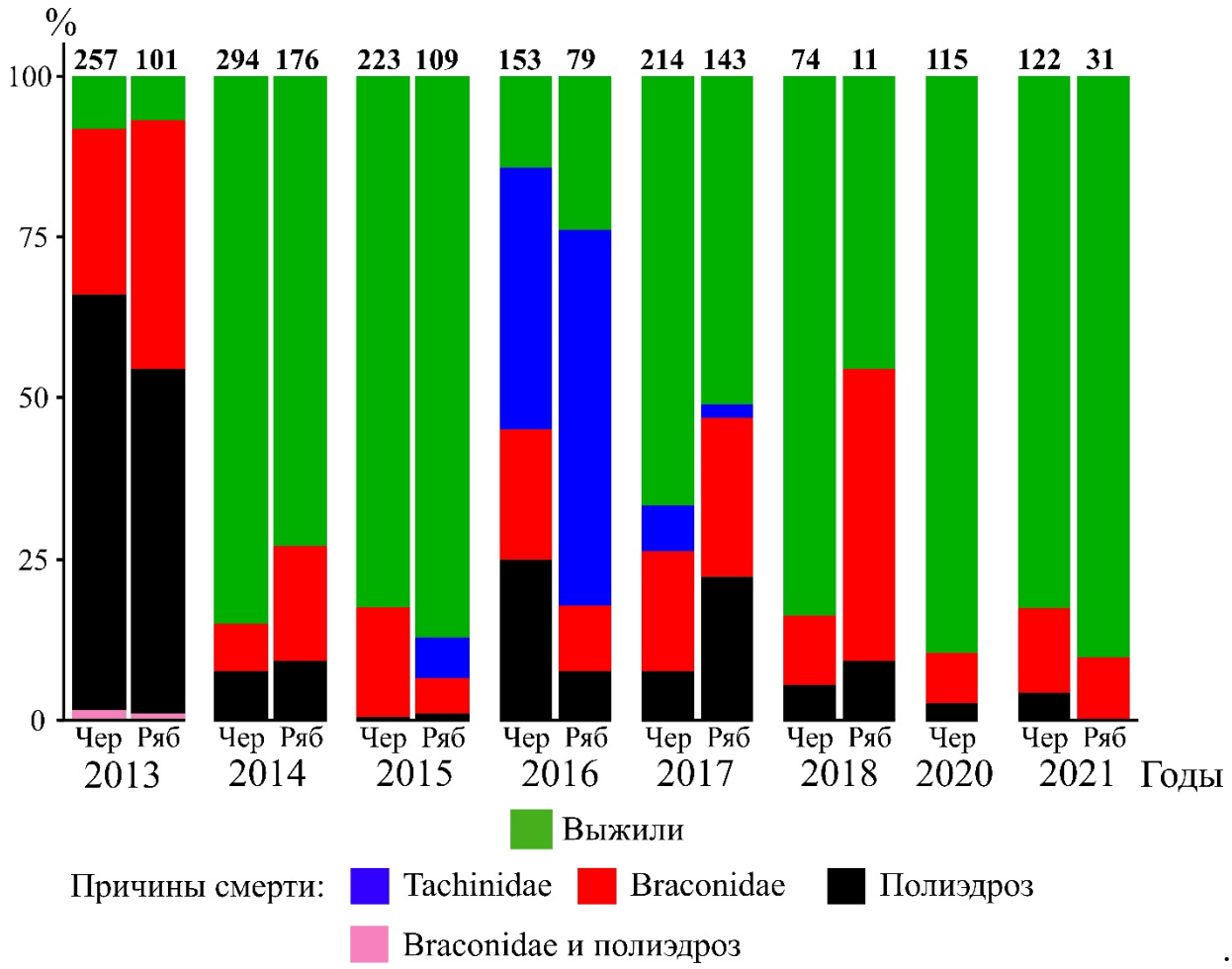
Чер – черёмуха, Ябл – яблоня, Ряб – рябина. Над столбцами указаны объёмы выборок (экз.)

Рисунок 3.8 – Доля выживших и структура смертности гусениц старших возрастов боярышницы, собранных с разных кормовых растений в приобских борах г. Новосибирска в 2019–2021 гг. (за исключением особей, погибших от неизвестных причин)

В 2019 г., на пике численности популяции, выживаемость гусениц составляла около 57%, а основной причиной смертности служили наездники рода *Cotesia*. В 2020 г. выживаемость упала до 1,7%, а в 2021 г. погибли все собранные гусеницы (Рисунок 3.8). Среди паразитов увеличилась доля мух-тахин. По-видимому, повышение вклада тахин в смертность гусениц происходит синхронно с увеличением зараженности тахинами предкуколок и куколок (Рисунки 3.7; 3.8).

Мы проанализировали динамику смертности гусениц старших возрастов боярышницы в окр. д. Фомино в 2013–2021 гг. (Рисунок 3.9). Согласно результатам логистической регрессии, смертность гусениц старших возрастов

зависит как от вида кормового растения (черёмуха или рябина, Wald χ^2 = 6,9; df = 1; p = 0,008), так и от года исследования (Wald χ^2 = 553,8; df = 7; p <0,001).



Чер – черёмуха, Ряб – рябина; над столбцами указаны объёмы выборок (экз.)

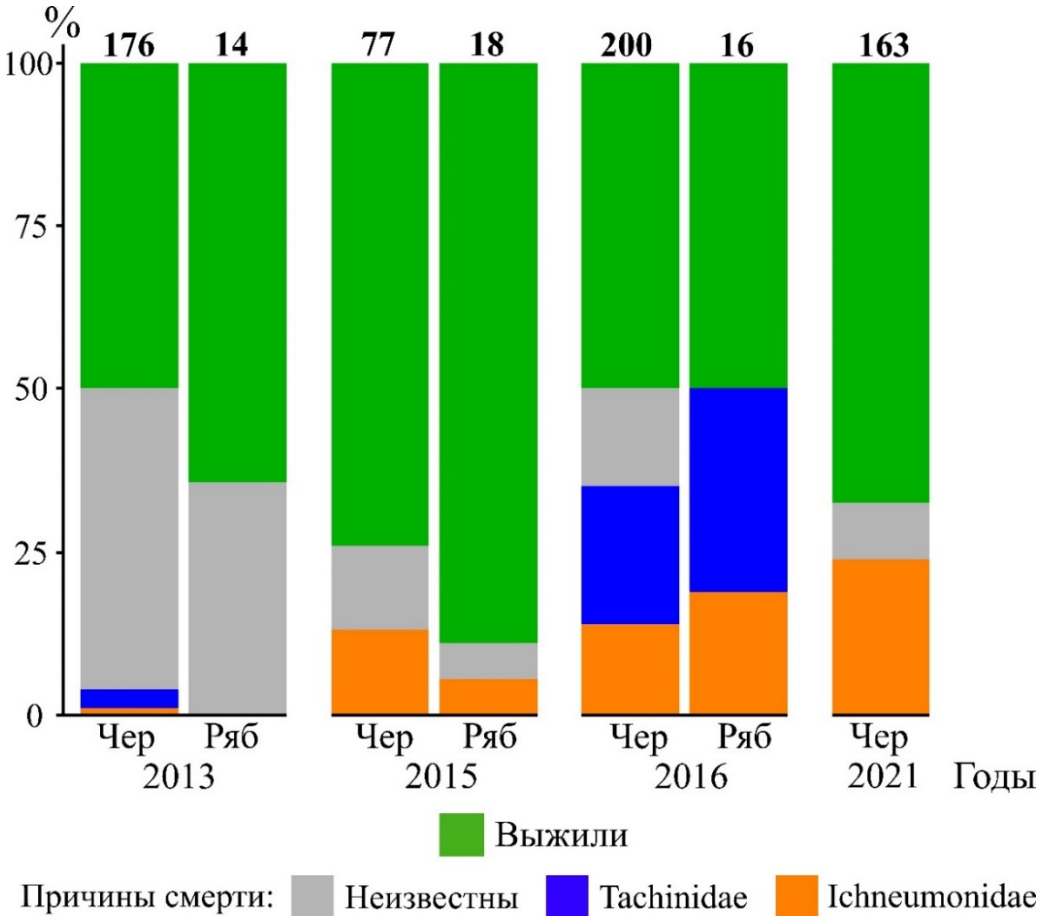
Рисунок 3.9 – Доля выживших и структура смертности гусениц старших возрастов боярышницы, собранных с черёмухи и рябины в окр. д. Фомино в 2013–2021 гг. (за исключением особей, погибших от неизвестных причин)

Согласно результатам мультиномиальной модели, структура причин смертности значимо различалась в разные годы (LR χ^2 = 392,2; df = 14; p <0,001). На рябине смертность гусениц была несколько выше, чем на черёмухе. Межгодовая динамика уровня смертности носит сложный характер. Максимума (92,2% от общего числа гусениц, исключая особей, погибших от неустановленных причин) смертность достигала в год затухания вспышки массового размножения (2013 г., Рисунок 3.9). Основной причиной гибели гусениц служила полиэдрозная

инфекция в острой форме (68% от всех погибших особей, не считая умерших от неустановленных причин). Зараженность гусениц браконидами также была относительно высокой (28% от всех собранных особей). В 2014–2015 гг., непосредственно после окончания вспышки массового размножения, гусеничная смертность была невысокой (16–19,6%, не считая погибших от неустановленных причин, Рисунок 3.9). В 2016 г. она вновь возросла до 82%, причём основным фактором смертности стало заражение гусениц мухиами-тахинами (56,5% от всех погибших, не считая умерших от неустановленных причин). К 2018 г. гусеничная смертность снизилась до значений 2014–2015 гг. и в дальнейшем оставалась на низком уровне (10–15,7%, не учитывая гусениц, погибших от неустановленных причин). Основными факторами смертности в 2014–2015 и 2017–2021 гг. выступали наездники *Cotesia sp.* и острая форма полиэдрозной инфекции (Рисунок 3.9).

В связи с низкой плотностью популяции боярышницы достаточные выборки предкуколок и куколок в окр. д. Фомино были получены только в 2013, 2015–2016 и 2021 гг. (Таблица Б.3 Приложения). Согласно результатам логистической регрессии, величина смертности предкуколок и куколок зависит от года исследования (Wald χ^2 = 38,1; df = 3; p <0,001), но не от вида кормового растения (черёмуха или рябина, Wald χ^2 = 1,58; df = 1; p = 0,21). Согласно результатам мультиномиальной модели, структура причин смертности значимо различалась в разные годы (LR χ^2 = 182,1; df = 6; p <0,001) и не отличалась на черёмухе и рябине (LR χ^2 = 1,9; df = 2; p = 0,38). Смертность предкуколок и куколок в окр. д. Фомино, так же, как и смертность гусениц старших возрастов, была максимальной в 2013 и 2016 гг. (49–51%), а в 2015 и 2021 гг. – относительно низкой (23–33%, Рисунок 3.10). В 2013 г. большая часть животных (92%) погибла от неустановленных причин. Учитывая, что в этот год мы наблюдали массовую гибель гусениц от вируса ядерного полиэдроза (Рисунок 3.9), вполне вероятно, что основной причиной смерти предкуколок и куколок могла быть острая или скрытая форма полиэдрозной инфекции [Орловская, 1968]. В 2016 г. основными факторами смертности выступали куколочные паразиты – мухи Tachinidae (42,7%

от всех погибших особей) и наездники Ichneumonidae (28%). В 2015 и 2021 гг. предкуколки и куколки чаще всего гибли вследствие заражения наездниками-ихневмонидами (Рисунок 3.10).



Чер – черёмуха, Ряб – рябина; над столбцами указаны объёмы выборок (экз.)

Рисунок 3.10 – Доля выживших и структура смертности предкуколок и куколок боярышницы, собранных с черёмухи и рябины в окр. д. Фомино в 2013–2021 гг.

Полученные нами многолетние данные о величине и факторах смертности преимагинальных стадий боярышницы в окр. д. Фомино и приобских борах г. Новосибирска позволяют существенно дополнить имеющиеся в литературе сведения [Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962; Тураев, 1964; Голутвин, 1972; Осипенко, 1984; Кузнецова, 2004; Кузнецова, Пальникова, 2014] о механизмах затухания вспышек массового размножения боярышницы. В конце вспышки массового размножения боярышницы в окр. д. Фомино мы наблюдали массовую гибель гусениц, и, вероятно, куколок от вируса ядерного полиэдроза (Рисунки 3.9,

3.10). Эти наблюдения соответствуют литературным данным, согласно которым к прекращению вспышек массового размножения боярышницы в ряде случаев приводят эпизоотии, вызванные этим вирусом [Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962].

Мы не обнаружили закономерного увеличения активности наездников из семейств Braconidae (род *Cotesia*) и Ichneumonidae по мере затухания вспышки массового размножения в приобских борах Новосибирска. Также мы не выявили значительного их вклада в прекращение вспышки массового размножения боярышницы в окр. д. Фомино (Рисунки 3.7–3.10). Зараженность куколок наездниками Ichneumonidae в целом невелика (12,4% в окр. д. Фомино и 1% в Новосибирске). По-видимому, боярышница не является основным хозяином этих широких олигофагов на куколках чешуекрылых даже в годы вспышки массового размножения. Возможно, их численность эффективно ограничивают вторичные паразиты [Коломиец, 1956]. Ранее сходные результаты по наездникам-ихневмонидам были получены в Центральной Европе [Blunck, Wilbert, 1962] и на севере степной зоны Украины [Осипенко, 1984]. В то же время в литературе описаны случаи, когда зараженность куколок ихневмонидами увеличивалась к концу вспышки массового размножения, и эти паразиты играли существенную роль в затухании градации [Краснюк, 1928; Теленга, 1955; Тураев, 1964]. Обилие гусеничных паразитов – наездников *Cotesia sp.*, вероятно, зависит от численности белянок рода *Pieris*, и это существенно ограничивает их возможности по регуляции плотности популяции боярышницы [Blunck, Wilbert, 1962]. Таким образом, согласно нашим результатам и данным других исследователей [Краснюк, 1928; Осипенко, 1984; Кузнецова, 2004], они не играют заметной роли в подавлении вспышек массового размножения боярышницы.

Установлено, что зараженность гусениц старших возрастов, предкуколок и куколок боярышницы мухами-тахинами в приобских борах Новосибирска закономерно возрастала по мере затухания вспышки массового размножения (Рисунки 3.7, 3.8; Таблица Д.7 Приложения). Можно предположить, что мухи-тахины внесли значительный вклад в прекращение вспышки массового

размножения боярышницы в этом регионе в 2020–2021 гг. Ранее о подобной роли мух-тахин в регуляции плотности популяций боярышницы не сообщалось. Вероятно, тахины, будучи широкими генералистами [Tschorsnig, 2017], способны переходить к паразитированию на боярышнице в годы вспышки массового размножения и наращивать свою численность вслед за популяцией фитофага. Полученные нами данные указывают на то, что значение тахин как регуляторов плотности популяций боярышницы, по-видимому, недооценивалось.

Неоднократно отмечалось, что хищники и паразиты эффективно контролируют колебания численности фитофага на низком уровне плотности, уничтожая значительную часть популяции [Викторов, 1976; Parry et al., 1997; Популяционная динамика..., 2001; Specialist and generalist…, 2002; Klemola et al., 2009; Paradigms in eastern spruce budworm…, 2016; Enemy escape…, 2017]. Однако наши данные свидетельствуют об обратном. В окр. д. Фомино на протяжении фазы низкой плотности популяции (2014–2020 гг.) смертность гусениц и куколок боярышницы оставалась относительно низкой, за исключением 2016 г., когда наблюдался локальный пик активности тахин (Рисунки 3.9, 3.10). Таким образом, стабильно-разреженное состояние популяции боярышницы после окончания вспышки массового размножения, по крайней мере, в изученном нами случае, поддерживается не за счёт высокого давления со стороны паразитических энтомофагов.

Дизайн нашего исследования не позволяет исчерпывающе судить о механизмах возникновения и подавления вспышек массового размножения боярышницы, поскольку мы не учитывали многие важные показатели, в частности, количество и качество кормовых ресурсов. Однако полученные нами данные позволяют сделать выводы о факторах, сыгравших важную роль в затухании вспышек массового размножения в 2013–2014 гг. в окр. д. Фомино и в 2020–2021 гг. в приобских борах г. Новосибирска. Для окр. д. Фомино такими факторами являются эпизоотия, вызванная вирусом ядерного полиэдроза в 2013 г. и экстремально высокая смертность гусениц во время осенне-зимней диапаузы 2013–2014 гг. В г. Новосибирске основной вклад в подавление градации внесли

мухи-тахины и, так же, как и в окр. д. Фомино, высокая смертность гусениц зимой. Таким образом, как уже было показано ранее для других эруптивных видов лесных чешуекрылых (Пальникова и др., 2002), факторы затухания вспышек массового размножения боярышницы зависят от региона, и, вероятно, от конкретных условий, в которых реализуется градация.

3.6 Динамика соотношения полов в модельных популяциях боярышницы

Соотношение полов – один из важных показателей состояния популяции и фазы градационного цикла [Популяционная динамика..., 2001; Астапенко, Пальникова, 2011]. У ряда видов эруптивных лесных чешуекрылых этот параметр в ходе градационного цикла практически не меняется, в то время как у других – варьирует в очень широких пределах [Популяционная динамика..., 2001; Пальникова и др., 2002; Rhainds, Heard, 2015]. Как правило, в период низкой плотности и в начале вспышки массового размножения преобладают самки, что способствует высокому репродуктивному потенциалу популяции. На пике численности начинают доминировать самцы, что препятствует дальнейшему росту плотности популяции [Maufette, Jobin, 1985; Myers et al., 1998; Популяционная динамика..., 2001; Куренщиков и др., 2020]. Данные о динамике соотношения полов у боярышницы скудны и противоречивы. В Иркутской области доля самок варьировала от 17% в районах с максимальной плотностью популяции до 50% вне очага массового размножения, что свидетельствует о значительной изменчивости этого показателя в ходе градационного цикла [Голутвин, 1972]. В. В. Кузнецова [2004], напротив, не обнаружила заметного изменения соотношения полов в популяции по мере затухания вспышки массового размножения.

Причины преобладания в популяциях чешуекрылых самок либо самцов на настоящий момент недостаточно изучены [Myers et al., 1998]. Известны примеры избирательной гибели самок вследствие их преимущественного заражения паразитами [Популяционная динамика..., 2001; Куренщиков и др., 2020] либо из-за питания кормом низкого качества [Quezada-García et al., 2014]. Различия в

миграционной активности самцов и самок также могут приводить к существенным отклонениям соотношения полов от равного [Популяционная динамика..., 2001].

Мы проанализировали динамику соотношения полов в окр. д. Фомино в 2013–2021 гг. и в приобских борах г. Новосибирск в 2019–2021 гг. Согласно результатам бетабиномиальной модели (год взятия выборки рассматривался как случайный фактор), в окр. д. Фомино доля самок зависела от того, на какой стадии были собраны особи (гусеницы или предкуколки и куколки; Wald χ^2 = 15,1; df = 1; p <0,001). Среди особей, собранных на стадии гусеницы, заметно преобладали самки (от 58% до 86% в разные годы), а в выборках, собранных на стадии предкуколки и куколки доля самок во все годы была существенно меньше – от 41% до 68% (Рисунок 3.11).

В связи с этим динамика соотношения полов в окр. д. Фомино была проанализирована отдельно для выборок, собранных на разных стадиях жизненного цикла. Согласно результатам биномиальных моделей, во всех анализируемых группах доля самок зависела от года исследования (Wald χ^2 = 32,66; df = 7; p <0,001 для выборок, собранных на стадии гусеницы; Wald χ^2 = 19,84; df = 3; p <0,001 для выброк, собранных на стадиях предкуколки и куколки). Среди особей, собранных на стадии гусеницы, доля самок была максимальна в 2020 г. (в начале роста численности популяции), несколько ниже – в 2013, 2016 и 2021 гг. (Таблица Д.8 Приложения; Рисунок 3.11). В выборках имаго, собранных на стадиях предкуколки и куколки, в 2013–2016 гг. доля самок была относительно низка (41%–45%), а в 2021 г. существенно увеличилась (до 68%, Рисунок 3.11, Таблица Д.9 Приложения). На основании этих данных можно полагать, в окр. д. Фомино при росте численности (в 2020–2021 гг.) доля самок в популяции возрастала.

Соотношение полов в популяции боярышницы из г. Новосибирска, согласно результатам биномиальной модели, зависит от года исследования (Wald χ2 = 17,3; df = 2; p <0,001), и в незначительной мере – от стадии жизненного цикла, на которой были собраны особи (Wald χ2 = 3,9; df = 1; p = 0,05). Доля самок среди

особей, собранных на стадиях предкуколки и куколки в 2019–2020 гг. оставалась постоянной (54–55%), а в 2021 г., к концу вспышки массового размножения значительно снизилась (до 36%, Рисунок 3.11, Таблица 3.3).

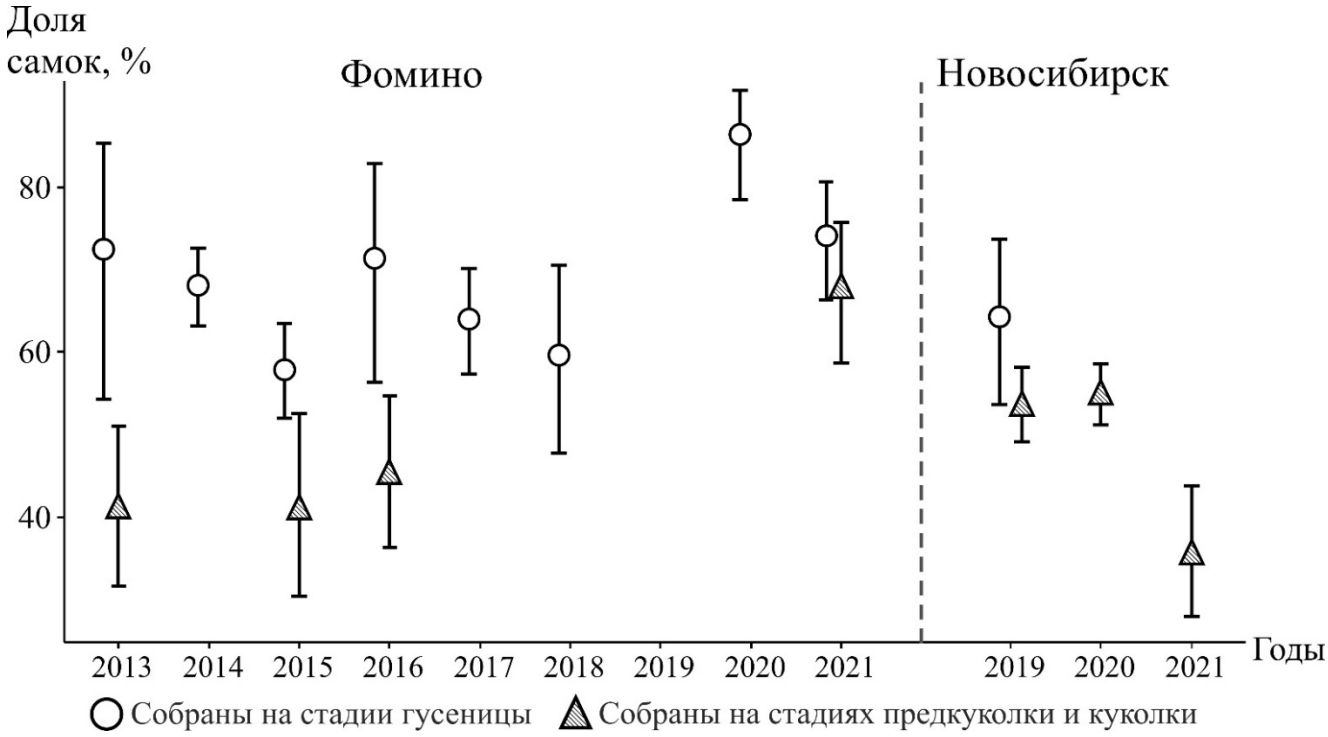


Рисунок 3.11 – Динамика соотношения полов (среднее и 95% доверительные интервалы по Уилсону) в популяциях боярышницы из окр. д. Фомино и г. Новосибирска

Таблица 3.3 – Результаты анализа доли самок в выборках имаго, собранных на разных стадиях жизненного цикла (гусеницы либо предкуколки и куколки) в 2019–2021 г. в г. Новосибирске

Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
Свободный член (собраны на стадии гусеницы, 2019 г.)	0,62 ± 0,23	0,18 – 1,07	2,75	**0,006**
Стадия жизненного цикла (предкуколка и куколка)	-0,48 ± 0,24	-0,96 – 0,00	-1,97	**0,049**
Год (2020)	0,06 ± 0,12	-0,18 – 0,29	0,484	0,629
Год (2021)	-0,74 ± 0,20	-1,13 – -0,35	-3,693	**<0,001**

Полученные результаты свидетельствуют о том, что соотношение полов в популяциях боярышницы меняется в ходе градационного цикла. По-видимому,

доля самок максимальна 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

Размеры разных частей тела насекомого тесно взаимосвязаны между собой. Детальное рассмотрение этих взаимосвязей, во-первых, позволяет выбрать среди ряда коррелирующих друг с другом характеристик наиболее информативные. Во-вторых, оно необходимо для лучшего понимания закономерностей изменчивости отдельных признаков.

У имаго боярышницы, выращенных в садках, мы измеряли следующие размерно-весовые характеристики: массу тела без крыльев, массу груди и брюшка, а также площадь переднего крыла. Согласно результатам корреляционного анализа, коэффициенты корреляции Пирсона между ними (рассчитанные по логарифмически трансформированным данным) варьируют от 0,78 до 0,99 (Таблица 4.1). Сильнее всего друг с другом связаны общая масса тела и масса брюшка (r = 0,98 у самцов и 0,99 у самок), что неудивительно, т. к. масса брюшка составляет большую часть массы тела. Площадь переднего крыла также тесно коррелирует с массой тела (r = 0,84 у самцов и 0,90 у самок). Поэтому в данной работе площадь переднего крыла, наряду с массой тела, используется в качестве показателя размера особи.

У имаго боярышницы, отловленных в природе в окр. д. Фомино, корреляция между массой тела и площадью переднего крыла выражена значительно слабее (r = 0,51 у самцов и 0,48 у самок), чем у имаго, выращенных в садках. Это связано с тем, что имаго в течение жизни постоянно расходуют накопленные во время личиночной стадии резервы на размножение и полёт, вследствие чего масса их тела постепенно уменьшается [Stjernholm, Karlsson, 2000; Шкурихин, 2012; Шкурихин, Ослина, 2015]. Масса тела конкретной пойманной особи зависит от множества факторов: продолжительности лёта, погодных условий во время лёта, давности потребления нектара и др. В связи с этим масса тела имаго, отловленных

в природной популяции, в отличие от площади крыла, не может рассматриваться в качестве надёжной характеристики размеров.

Таблица 4.1 – Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между размерно-весовыми характеристиками имаго боярышницы, выращенными в садках

	M_s	M_{abd}	M_{th}	S_{wing}
M_s		0,99	0,96	0,90
M_{abd}	0,98		0,92	0,87
M_{th}	0,94	0,88		0,91
S_{wing}	0,84	0,78	0,89	

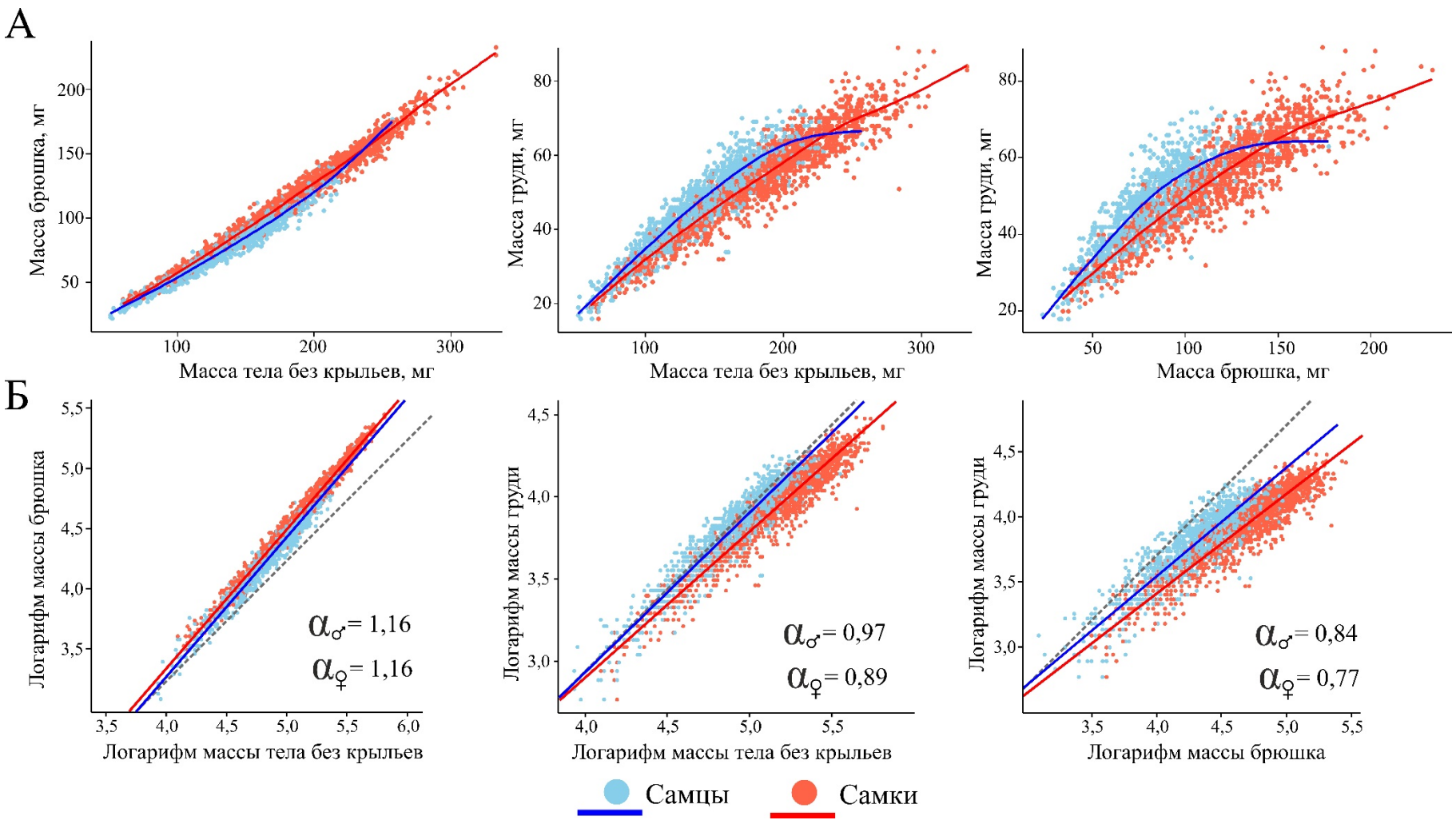
Примечание – M_s – масса тела без крыльев, M_{abd} – масса брюшка, M_{th} – масса груди, S_{wing} – площадь переднего крыла. В правой верхней половине матрицы приведены значения для самок, в левой нижней – для самцов; все коэффициенты корреляции значимы на уровне $p < 0,001$

Как видно на Рисунке 4.1А, связи между размерно-весовыми признаками имаго боярышницы носят нелинейный характер. Мы проанализировали аллометрические взаимоотношения между общей массой тела, массой груди и брюшка у имаго, выращенных в садках, применив логарифмическую трансформацию данных и SMA регрессию [Bivariate line-fitting…, 2006] (Рисунок 4.1Б). Согласно полученным результатам, масса брюшка увеличивается с возрастанием массы тела имаго сильнее, чем можно было бы ожидать при линейной связи между этими величинами (аллометрический коэффициент и у самцов, и у самок значимо больше единицы, см. Рисунок 4.1). Таким образом, размеры брюшка и размеры тела имаго связаны отношениями гипераллометрии: более крупные особи имеют относительно более тяжёлое брюшко. Взаимоотношения между массой груди и массой тела, также, как и между массой груди и массой брюшка, напротив, носят характер гипоаллометрии (аллометрические коэффициенты варьируют от 0,77 до 0,97, но во всех случаях они значимо меньше 1, см. Рисунок 4.1). Таким образом, для крупных имаго (как самцов, так и самок) характерно относительно более тяжёлое брюшко и

небольшая грудь. Мелкие имаго, напротив, обладают относительно более крупной грудью и небольшим брюшком.

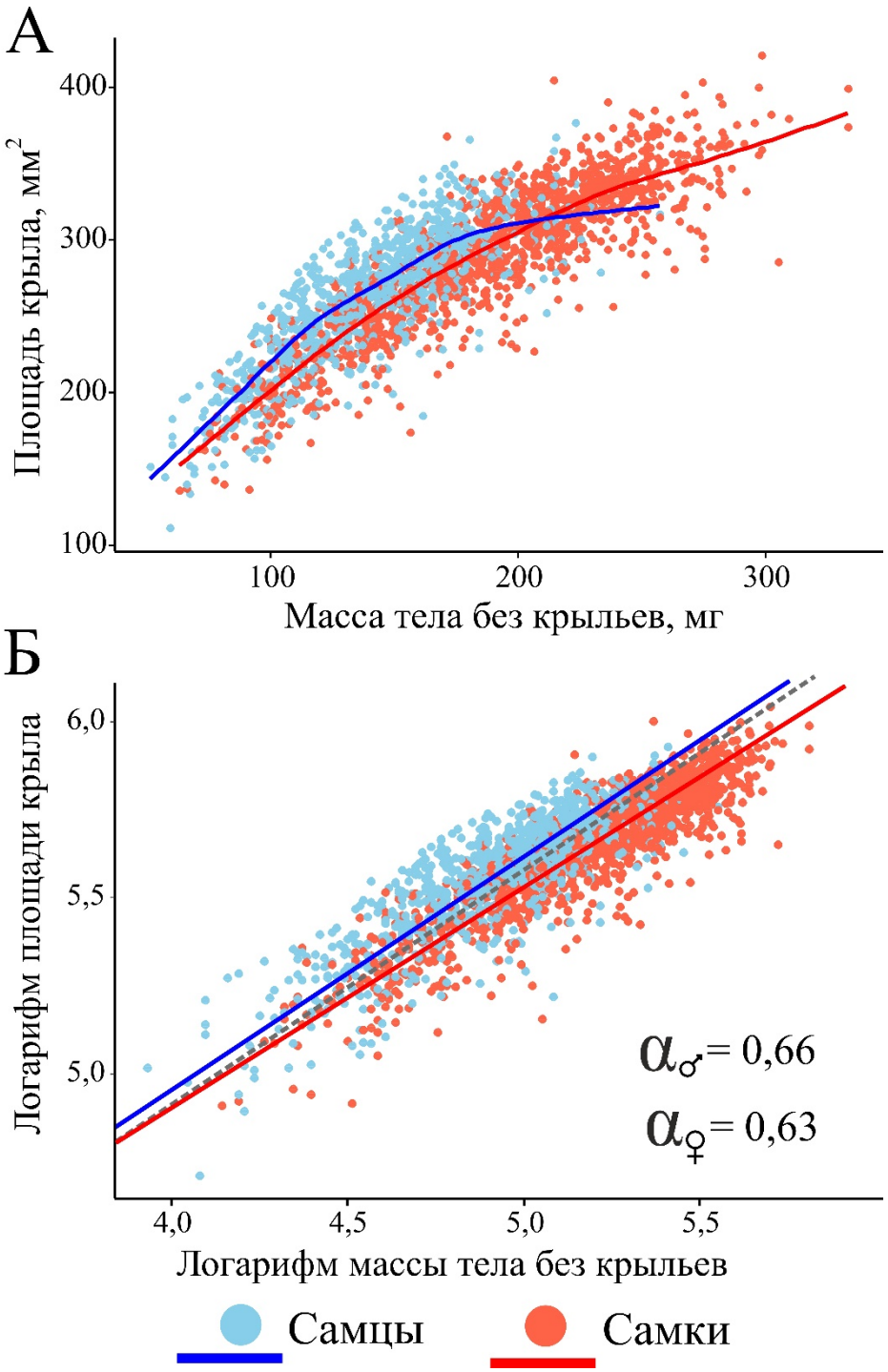
Площадь переднего крыла имаго увеличивается медленнее, чем масса тела (аллометрические коэффициенты и у самцов, и у самок значительно ниже 1, Рисунок 4.2). Однако для соотношения площади и массы аллометрический коэффициент в случае изометрического роста равен не 1, а 2/3 [Шмидт-Ниельсен, 1987]. Как показали результаты SMA регрессии, у самцов аллометрический коэффициент равен 0,66 и не отличается от теоретически ожидаемой величины, а у самок он равен 0,63 и статистически значимо меньше 2/3 (Рисунок 4.2). Следовательно, отношения между площадью переднего крыла и массой тела у боярышницы близки к изометрии. Тем не менее, относительная площадь крыльев имаго уменьшается по мере увеличения массы тела: мелкие особи обладают относительно более крупными крыльями, а крупные – наоборот.

Таким образом, по мере увеличения массы тела у самцов и самок боярышницы брюшко становится сравнительно крупнее, а грудь и крылья – сравнительно меньше. Брюшко чешуекрылых заполнено половыми железами, кроме того, содержащиеся в жировом теле питательные вещества интенсивно расходуются на размножение [Stjernholm, Karlsson, 2000; Boggs, 2009]. Поэтому масса брюшка отражает вклад ресурсов особи в репродукцию. Масса груди и площадь переднего крыла, напротив, отражает вклад ресурсов особи в обеспечение полёта [Angelo, Slansky, 1984]. Следовательно, более крупные имаго боярышницы относительно больше резервов, накопленных на стадии гусеницы, направляют на развитие репродуктивных органов, и относительно меньше – на рост крыльев и грудных мышц.



α – аллометрический коэффициент; линии регрессии на графиках верхнего ряда получены путём сглаживания сплайнами, на графиках нижнего ряда – методом стандартизированных главных осей (SMA). Серым пунктиром обозначена линия регрессии, соответствующая изометрии

Рисунок 4.1 – Взаимосвязь между размерно-весовыми признаками имаго боярышницы, представленная в арифметическом (А) и логарифмическом (Б) масштабах



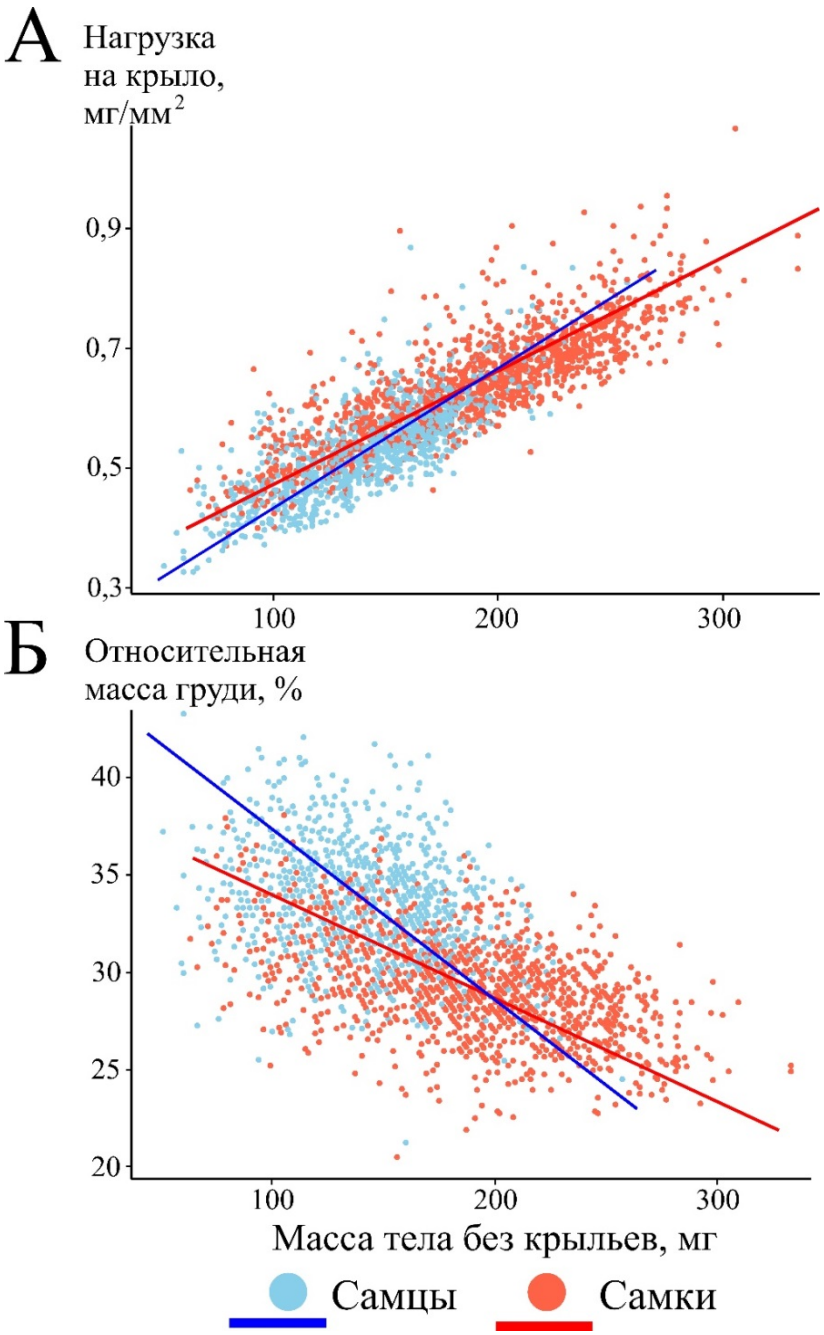
α – аллометрический коэффициент; линии регрессии на верхнем графике получены путём сглаживания сплайнами, на нижнем – методом стандартизированных главных осей (SMA). Серым пунктиром обозначена линия регрессии, соответствующая изометрии

Рисунок 4.2 – Взаимосвязь между площадью переднего крыла и массой тела имаго, выраженная в арифметическом (А) и логарифмическом (Б) масштабе

Для характеристики относительного вклада ресурсов особи в полёт и размножение мы рассчитали два индекса: 1) отношение массы груди к массе тела

без крыльев; 2) отношение массы тела без крыльев к площади переднего крыла – нагрузку на крыло [Angelo, Slansky, 1984; Body size allometry…, 2021]. Как и следовало ожидать исходя из результатов анализа аллометрических взаимоотношений (Рисунки 4.1, 4.2), с возрастанием массы тела имаго нагрузка на крыло увеличивается, а относительная масса груди снижается (Рисунок 4.3). Известно, что большая нагрузка на крыло требует более энергозатратного и быстрого полёта, и, соответственно, более развитых грудных мышц. Напротив, снижение нагрузки на крыло делает возможным медленный и энергосберегающий полёт, в том числе планирование [Angelo, Slansky, 1984; Le Roy et al., 2019]. С точки зрения стационарной аэродинамики, чем больше относительная масса грудных мышц и чем ниже нагрузка на крыло, тем выше подъёмная сила, генерируемая в процессе полёта [Dimensional aspects…, 1998]. Таким образом, особенности морфологии более крупных имаго боярышницы (повышенная нагрузка на крыло и меньшая масса грудных мышц) затрудняют полёт, в то время как особенности морфологии сравнительно мелких особей (сниженная нагрузка на крыло и большая относительная масса груди), напротив, облегчают его [Le Roy et al., 2019]. В то же время, фактические показатели «качества» полёта могут быть выше у крупных имаго с высокой нагрузкой на крыло, поскольку они располагают большими энергетическими резервами [Berwaerts et al., 2002]. Мелкие имаго, напротив, обладают меньшим запасом питательных веществ, и, следовательно, для них важно экономить энергию при полёте, что как раз и может быть достигнуто путём снижения нагрузки на крыло [Le Roy et al., 2019].

Уменьшение относительной площади крыльев по мере увеличения массы тела имаго, по-видимому, типично для насекомых [Angelo, Slansky, 1984; Boggs, Niitepold, 2016; McKenna et al., 2019; Body size allometry…, 2021; Body and wing allometries…, 2021]. У некоторых видов повышение нагрузки на крыло с ростом массы тела, по крайней мере отчасти, компенсируется увеличением относительной массы груди [Body size allometry…, 2021; Body and wing allometries…, 2021]. У боярышницы этого не происходит.



Линии регрессии получены методом стандартизированных главных осей (SMA)

Рисунок 4.3 – Нагрузка на крыло (А) и относительная масса груди (Б) самцов и самок боярышницы в зависимости от массы тела

Однако, крупные особи обладают большими запасами липидов и гликогена, и поэтому могут позволить себе тратить на полёт больше энергии. Кроме того, весьма вероятно, что увеличение нагрузки на крыло и уменьшение относительной массы груди в определённых пределах не ограничивает возможности имаго по поиску половых партнёров, кормовых растений и мест для откладки яиц, и,

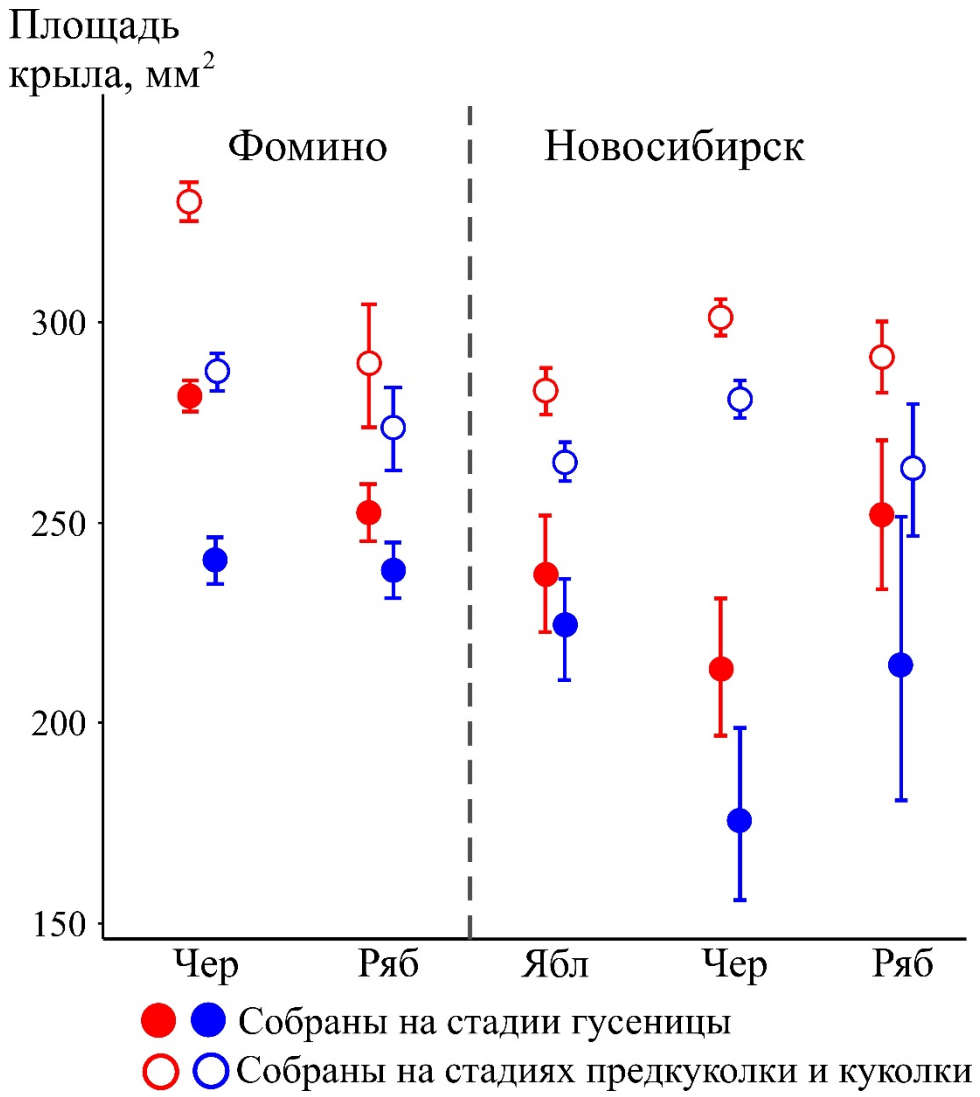
следовательно, не влияет на их приспособленность. Самки боярышницы обладают более тяжёлым брюшком и меньшей относительной массой груди, следовательно, летать им тяжелее. Поэтому можно предположить, что увеличение нагрузки на крыло и уменьшение относительной массы груди с ростом массы тела может иметь критическое значение для самок, но не для самцов. Вероятно, именно по этой причине оба эти тренда у самок выражены слабее (Рисунок 4.3, разница наклонов регрессии значима, $p < 0{,}001$).

Таким образом, размерно-весовые характеристики имаго боярышницы в значительной степени коррелируют друг с другом, и, следовательно, полный их набор является избыточным (Таблица 4.1). Для дальнейшего анализа были выбраны следующие признаки: площадь переднего крыла, нагрузка на крыло и относительная масса груди. Площадь переднего крыла может служить показателем общих размеров тела имаго. Нагрузка на крыло, с одной стороны, тесно коррелирует с массой тела, а с другой стороны отражает вклад ресурсов особи в размножение. Относительная масса груди служит показателем вклада ресурсов особи в обеспечение полёта.

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

Мы проанализировали площадь переднего крыла, нагрузку на крыло и относительную массу груди у самцов и самок боярышницы в окр. д. Фомино и в приобских борах г. Новосибирска в зависимости от стадии, на которой были собраны особи (гусеница либо предкуколка и куколка). Для анализа площади переднего крыла и нагрузки на крыло использовали линейные модели со смешанными эффектами (пол имаго, стадию жизненного цикла и кормовое растение гусениц рассматривали как фиксированные факторы, год получения выборки – как случайный фактор). Относительная масса груди была проанализирована с помощью бета-регрессии [Douma, Weedon, 2018].

Согласно результатам дисперсионного анализа, самки боярышницы во всех случаях крупнее самцов, у них больше нагрузка на крыло и меньше относительная масса груди (Рисунки 4.4–4.6; Таблицы Е.1–Е.3 Приложения).

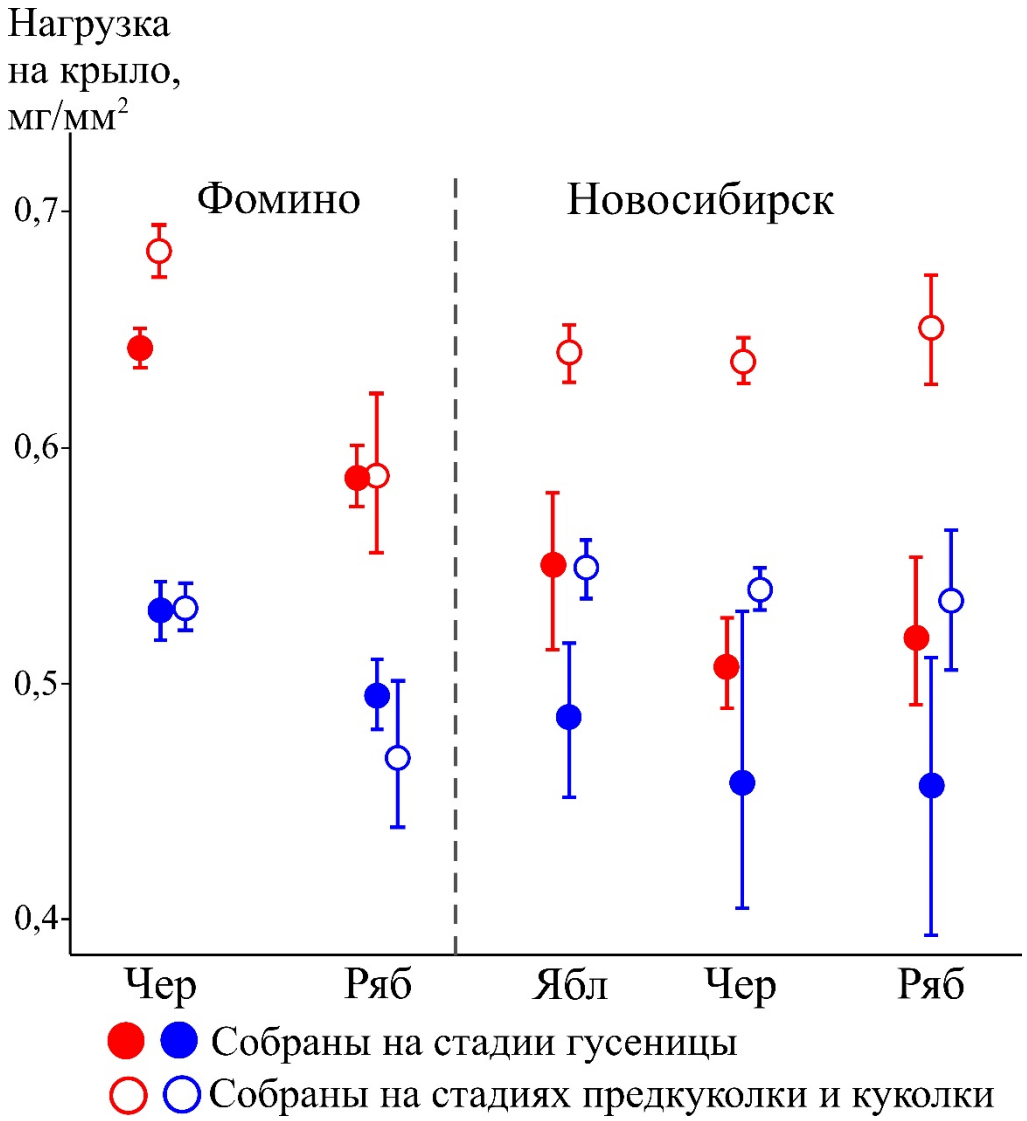


Чер – черёмуха, Ряб – рябина, Ябл – яблоня; красным цветом обозначены самки, синим – самцы

Рисунок 4.4 – Площадь переднего крыла (среднее и 95% доверительные интервалы) самцов и самок боярышницы с разных кормовых растений из окр. д. Фомино и окр. г. Новосибирска

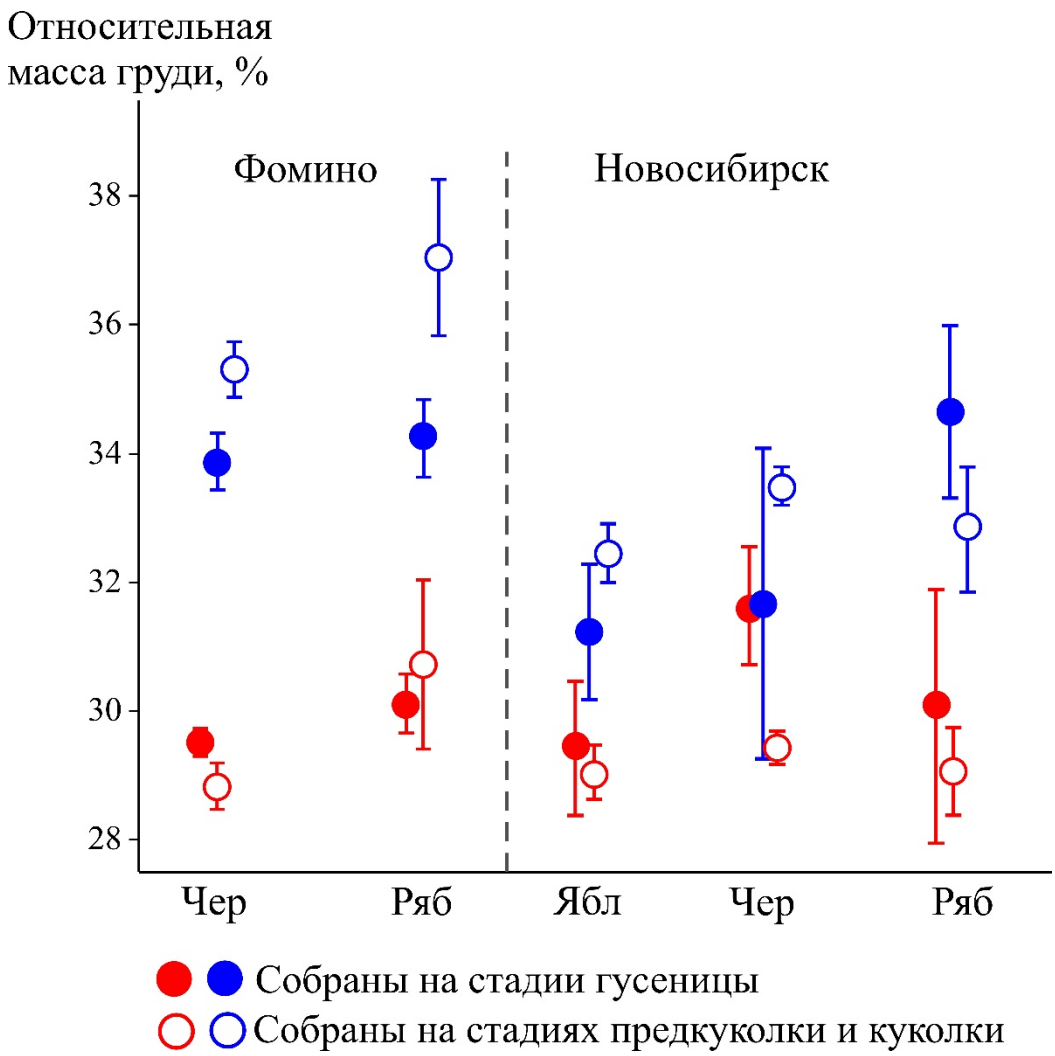
Ранее было показано, что самки боярышницы на стадии куколки в среднем на 14% тяжелее, чем самцы [Wiklund, Forsberg, 1991]. Нами получены идентичные результаты: масса куколки у самок была на 15% больше, чем у самцов (средняя масса самок составила 374,8 мг, самцов – 325,5 мг). Более крупные размеры самок по сравнению с самцами характерны для многих видов насекомых, в том числе

чешуекрылых [Sex differences…, 2010; Why do males emerge before females..., 2021]. Как правило, у этих видов плодовитость самок в значительной степени зависит от резервов, накопленных на стадии гусеницы, а вклад самцов в снабжение самки питательными веществами незначителен [Wiklund, Forsberg, 1991; Javoiš et al., 2011]. Вероятно, что эти особенности характерны и для боярышницы. В частности, показано, что плодовитость самок боярышницы прямо зависит от массы куколки [Тарасова и др., 2015].



Чер – черёмуха, Ряб – рябина, Ябл – яблоня; красным цветом обозначены самки, синим – самцы

Рисунок 4.5 – Нагрузка на крыло (среднее и 95% доверительные интервалы) у самцов и самок боярышницы с разных кормовых растений из окр. д. Фомино и окр. г. Новосибирска



Чер – черёмуха, Ряб – рябина, Ябл – яблоня; красным цветом обозначены самки, синим – самцы

Рисунок 4.6 – Относительная масса груди (среднее и 95% доверительные интервалы) самцов и самок боярышницы с разных кормовых растений из окр. д. Фомино и окр. г. Новосибирска

Известно, что форма полового диморфизма, наблюдаемая у боярышницы, (самки крупнее самцов) ассоциирована с такими особенностями жизненного цикла, как протандрия (более ранний вылет самцов по сравнению с самками) и моноандрия (однократное спаривание самки) [Wiklund, Forsberg, 1991; Шкурихин, 2012; Why do males emerge before females..., 2021]. В нашем распоряжении имеются данные о датах начала лёта самцов и самок боярышницы в окр. д. Фомино за 2013–2021 гг. (Таблица 2.1). Лёт самок начинался позже лёта самцов (за исключением 2020 г.) в среднем на 2 дня. Согласно результатам теста

Вилкоксона для попарно-связанных выборок, эти различия значимы (медианная дата начала лёта самцов – 5.06; самок – 6.06; p = 0,008). Таким образом, наши данные подтверждают, что для боярышницы на Урале, так же, как и в ранее изученных популяциях в Швеции [Wiklund, Forsberg, 1991], характерен половой диморфизм (самки крупнее самцов) и протандрия.

Согласно результатам дисперсионного анализа, имаго, выращенные из особей, собранных на стадии гусеницы, были значимо мельче имаго, полученных из предкуколок и куколок (Рисунок 4.4; Таблица Е.1 Приложения). Кроме того, в ряде случаев для них была характерна меньшая нагрузка на крыло (только в приобских борах г. Новосибирска) и большая относительная масса груди (только в окр. д. Фомино) (Рисунки 4.5–4.6; Таблицы Е.2–Е.3 Приложения). Согласно нашим наблюдениям, часто гусеницы боярышницы V возраста, содержавшиеся в индивидуальных контейнерах, отказывались от пищи. Из 1323 особей, собранных на стадии гусеницы и доживших до стадии имаго, только у 121 (9%) в ходе содержания увеличилась масса тела (в среднем на 21,7%). Остальные потеряли от 1% до 50% массы тела (в среднем – 19,4%). Для сравнения, предкуколки боярышницы перед окукливанием теряют в среднем всего 6% своей массы. Такое поведение гусениц свидетельствовало о том, что созданные нами условия содержания были для них неблагоприятны. Причины этого неясны. Возможно, их рост был угнетён из-за индивидуального выращивания [Рыжкова, Лопатина, 2015, Rosa et al., 2017], однако в природе гусеницы боярышницы живут группами только до начала V возраста [Краснюк, 1928; Осипенко, 1984]. По-видимому, со сходными проблемами при выращивании гусениц боярышницы сталкивались и другие исследователи. Так, в окр. г. Красноярска масса куколок, выращенных в лаборатории, была на 32% меньше, чем масса куколок, собранных в природе (253 мг против 373 мг) [Кузнецова, 2004; Тарасова и др., 2015]. Масса куколок, полученных в результате группового выращивания гусениц начиная с момента их выхода из зимовочных гнёзд, не превышала 203 мг [Осипенко, 1984]. Согласно нашим данным, разница между массой куколок, выращенных из гусениц и

собранных в природе составляла в среднем 13,5% у самок (347 мг против 402 мг) и 15% у самцов (292 мг против 343 мг).

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

Кормовое растение гусениц может влиять на многие аспекты жизнедеятельности и морфологии имаго [Awmack, Leather, 2002]. Гусеницы полифагов и олигофагов, таких, как боярышница, развиваются на разных видах кормовых растений с неодинаковым успехом [Баранчиков, 1987; 1990; Вшивкова, 2009; A meta-analysis…, 2010; Friberg et al., 2015]. Качество кормового растения как источника пищи определяется, во-первых, содержанием в листьях питательных веществ (азотсодержащих соединений, водорастворимых сахаров и липидов), и, во-вторых, концентрацией вторичных (защитных) соединений, которые могут быть токсичны для фитофага [Баранчиков, 1990; Awmack, Leather, 2002]. Гусеницы, которые питаются растениями со сниженным содержанием питательных веществ (в первую очередь, азота) в листьях, как правило, развиваются дольше и достигают меньших размеров [Awmack, Leather, 2002; Tigreros et al., 2013; Petren et al., 2020]. Высокая концентрация вторичных метаболитов может приводить к гибели личинок, замедлению их роста и формированию более мелких имаго [Баранчиков, 1990; Вшивкова, 2009; Diamond, Kingsolver, 2010], а также к повышению уровня флуктуирующей асимметрии и частоты встречаемости морфологических аномалий [Фролов, 1983; Host alkaloids…, 2014].

Боярышница является полифагом с чётко выраженной региональной олигофагией [Баранчиков, 1979; 1987]. Гусеницы боярышницы в окр. д. Фомино, так же, как и в приобских борах г. Новосибирска, развиваются на черёмухе, яблоне и рябине. Как было показано ранее (см. подглавы 3.1–3.3), эти кормовые растения боярышница заселяет с разной частотой, предпочитая черёмуху и яблоню по сравнению с рябиной. Согласно результатам дисперсионного анализа, в окр. д. Фомино имаго боярышницы, выращенные на рябине, были значимо

мельче, чем выращенные на черёмухе (Рисунок 4.4; Таблица Е.1 Приложения). Ранее нами было показано, что гусеницы на рябине не только достигают меньших размеров, но и заканчивают развитие позже, чем гусеницы на черёмухе [Влияние кормовых растений…, 2020]. В листьях как черёмухи, так и рябины содержится много вторичных соединений (дубильных веществ, фенолов, фенольных кислот) [Olszewska, Michel, 2009; Olszewska, Kwapisz, 2011; Черных и др., 2012; Денисова, 2019] которые угнетают рост гусениц неспециализированных полифагов, например, непарного шелкопряда [Баранчиков, 1990; Вшивкова, 2009]. Однако, боярышница специализирована на питании листвой розоцветных, и поэтому, вероятно, толерантна к их защитным соединениям [Баранчиков, 1986]. Показано, что в листьях рябины, собранных в июне, содержалось меньше азота и свободных аминокислот, чем в листьях черёмухи [Денисова, 2019]. К этим данным нужно относиться с осторожностью, поскольку содержание азота в листьях розоцветных широко варьирует в зависимости от возраста листа, условий произрастания и уровня дефолиации [Leather, 1995; 1996; Niinemets, 1997]. Тем не менее, можно предположить, что листья рябины обладают меньшей питательной ценностью, чем листья черёмухи, что и приводит к тому, что гусеницы боярышницы развиваются на рябине дольше и достигают меньших размеров.

Самки насекомых-олигофагов, как правило, откладывают яйца на те кормовые растения, на которых их личинки развиваются наиболее успешно [A meta-analysis…, 2010]. В соответствии с этим на юге Свердловской области боярышница заселяет рябину менее охотно, чем черёмуху и яблоню (подглава 3.1, Рисунок 3.1). Возникает вопрос, почему самки боярышницы откладывают яйца на листья рябины, несмотря на присутствие в подлеске незаселённых деревьев черёмухи или яблони. Известно, что гусеницы, которые развиваются на менее питательном кормовом растении и достигают меньших размеров, могут иметь некоторые преимущества. Например, у них может быть выше устойчивость к стрессу [Bauerfeind, Fischer, 2013a] или ниже риск заражения паразитоидами [Björkman et al., 1997; Awmack, Leather, 2002]. Обусловленная паразитоидами смертность гусениц и куколок боярышницы на рябине была выше, чем на

черёмухе (подглава 3.5, Рисунки 3.7–3.9). Тем не менее, не исключено, что развитие гусениц боярышницы на рябине может быть сопряжено с какими-то преимуществами.

В приобских борах г. Новосибирска имаго, выращенные на разных кормовых растениях, незначительно отличались по размерам (Рисунок 4.4). Имаго, развивавшиеся на яблоне, были значимо мельче выращенных на черёмухе (Таблица 4.2). Согласно результатам апостериорных попарных сравнений, имаго, полученные из предкуколок и куколок, собранных с рябины, не отличались по площади переднего крыла от имаго, выращенных на черёмухе (Таблица 4.2). В приобских борах г. Новосибирска мы не находили на рябине зимовочных гнёзд боярышницы (Таблица Б.2 Приложения). Для этих лесов характерен густой подлесок, в котором черёмуха, яблоня и рябина часто расположены очень близко друг от друга. По-видимому, в окр. г. Новосибирска самки боярышницы не откладывают яйца на листья рябины (либо делают это очень редко). Найденные нами на рябине гусеницы, скорее всего, переползли на неё с соседних деревьев яблони и черёмухи.

Таблица 4.2 – Результаты апостериорных попарных сравнений площади переднего крыла самцов и самок боярышницы из окр. г. Новосибирска, собранных на разных стадиях жизненного цикла и выращенных на разных кормовых растениях

	Стадия, на которой была собрана особь	Гусеницы			Предкуколки и куколки		
Стадия, на которой была собрана особь	Кормовое растение	Черёмуха	Яблоня	Рябина	Черёмуха	Яблоня	Рябина
Гусеницы	Черёмуха		0,089	0,917	**0,012**	**0,001**	0,065
	Яблоня	0,089		0,129	0,366	**0,040**	0,610
	Рябина	0,548	0,592		**0,024**	**0,003**	**0,038**
Предкуколки и куколки	Черёмуха	**<0,001**	**<0,001**	**0,004**		**0,024**	0,816
	Яблоня	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**0,035**		0,134
	Рябина	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	0,089	0,992	

Примечание – в левой нижней половине матрицы приведены уровни значимости (p значения) для самок, а в правой верхней – для самцов

В окр. д. Фомино для имаго, выращенных на рябине характерна сниженная нагрузка на крыло и бóльшая относительная масса груди (Рисунки 4.5–4.6; Таблицы Е.2–Е.3 Приложения). Вероятно, это связано с тем, что, как мы показали ранее, у боярышницы с уменьшением массы тела имаго снижается нагрузка на крыло, а относительная масса груди увеличивается (подглава 4.1, Рисунок 4.3). Известно, что нехватка или низкое качество пищи во время развития гусениц часто способствует формированию имаго с относительно более крупными крыльями и грудью, но со сниженным репродуктивным потенциалом [Bauerfeind, Fischer, 2005; Gibbs et al., 2011; Tigreros et al., 2013; Boggs, Niitepold, 2016; Tigreros, Davidowitz, 2019]. Наши данные служат дополнительным подтверждением этой закономерности. По-видимому, развиваясь в неблагоприятных условиях, чешуекрылые склонны направлять больше ресурсов на обеспечение полёта, чем на размножение. Одна из причин этого, вероятно, заключается в том, что крылья и грудные мышцы окончательно формируются на стадиях предкуколки и куколки, в то время как оогенез и сперматогенез происходят в течение жизни имаго. Ресурсы, приобретённые в течение жизни имаго (в результате потребления нектара, получения сперматофоров и др.) могут быть потрачены на образование половых клеток [Cahenzli, Erhardt, 2012; Levin et al., 2017], но не на увеличение размеров крыльев или груди. Известно, что снижение плодовитости в результате нехватки пищи на стадии гусеницы может быть отчасти компенсировано усиленным потреблением аминокислот на стадии имаго [Cahenzli, Erhardt, 2012]. Поэтому ограниченные ресурсы лучше вложить в развитие тех органов, которые на стадии имаго уже не растут – крыльев и грудных мышц. Грудные мышцы в течение жизни имаго могут быть резорбированы, а содержащиеся в них питательные вещества использованы для формирования половых клеток [Stjernholm, Karlsson, 2000].

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

Известно, что размеры имаго зависят от температуры окружающей среды во время развития преимагинальных стадий. Предполагается, что поливольтинные виды используют возможность быстрого роста при высокой температуре в первую очередь для сокращения времени развития, в то время как моновольтинные – для увеличения размеров тела. В результате у поливольтинных видов по мере повышения температуры размеры имаго будут уменьшаться, а у моновольтинных видов – напротив, увеличиваться. Эти закономерности действительно характерны для многих видов насекомых с наземной личинкой [Horne et al., 2015; Wilson et al., 2019; Shrinking body sizes…, 2021]. Однако, среди чешуекрылых известно множество исключений. У ряда поливольтинных видов, в соответствии с ожиданиями, размеры имаго с повышением температуры уменьшаются [см., например, Davidowitz, Nijhout, 2004; Fischer, Karl, 2010; Bauerfeind, Fischer, 2013a; High-Arctic butterflies…, 2015 и др.], но у других – наоборот, увеличиваются [Gibbs et al., 2011; Mega, 2014; Рыжкова, Лопатина, 2015; Clemmensen, Hahn, 2015; Wilson et al., 2019]. У некоторых моновольтинных видов, в соответствии с ожиданиями, при высоких температурах вылетают более крупные имаго [Exploring…, 2016; Climate-induced changes…, 2016; Davies, 2019; Wilson et al., 2019 и др.], в то время как у других обнаружена противоположная закономерность [Miller, 1977; Palanichamy et al., 1982; Fischer, Karl, 2010; Co-gradient variation…, 2014]. На настоящий момент причины того, почему у некоторых видов чешуекрылых размеры имаго с температурой увеличиваются, в то время как у других – уменьшаются, по-прежнему неясны.

Помимо температуры, размер имаго может также зависеть и от количества осадков [Gibbs et al., 2011]. Известно, что количество осадков в ряде случаев влияет на качество пищи насекомых-фитофагов. В условиях умеренной засухи в растительных тканях увеличивается концентрация ценных питательных веществ (в первую очередь, азотсодержащих). С другой стороны, одновременно с этим часто повышается содержание защитных соединений и жёсткость листвы. В

результате зависимость роста гусениц чешуекрылых от количества осадков носит сложный и неоднозначный характер [Huberty, Denno, 2004; Gely et al., 2020].

Мы проанализировали влияние температуры и количества осадков во время развития гусениц старших возрастов и куколок на размерно-весовые признаки (площадь переднего крыла, нагрузку на крыло и относительную массу груди) имаго боярышницы в окр. д. Фомино. Для этого использовали выборки, отловленные в природной популяции в 2001–2021 гг. (только данные по площади переднего крыла), а также полученные в результате выращивания гусениц в 2013–2021 г. (за исключением 2019 г., Таблица Б.3 Приложения). Из анализа исключили выборки, насчитывающие менее 5 особей. Методика расчёта температуры и количества осадков во время развития преимагинальных стадий боярышницы весной обоснована и подробно описана в подглаве 2.5. В качестве начала периода развития преимагинальных стадий весной рассматривали устойчивое и долговременное повышение среднесуточных температур (до 8 °C и выше), а в качестве окончания – начало лёта имаго.

Согласно результатам линейной регрессии, построенной по средним значениям площади переднего крыла в 2001–2021 гг., размеры имаго боярышницы в природной популяции зависят от температуры во время развития гусениц старших возрастов и куколок, но не от количества осадков (Таблица 4.3). И у самцов, и у самок площадь переднего крыла линейно возрастает с повышением температуры воздуха (Таблица 4.3; Рисунок 4.7А). Однако, выборки имаго, собранные в 2001–2009 гг. невелики (Таблица Б.4 Приложения), а истинные даты начала лёта имаго в 2001–2012 гг. неизвестны. Поэтому была построена аналогичная регрессионная модель, включающая только данные, собранные после 2012 г. Результаты этой модели не отличаются от рассчитаных по полному ряду данных (2001–2021 гг.): в условиях более тёплой весны имаго боярышницы обладают более крупными крыльями, а количество осадков на размер крыла не влияет (Таблица 4.3; Рисунок 4.7Б).

У самцов и самок, собранных на стадии гусеницы в 2013–2021 гг., зависимость размеров крыльев от температуры сходна с обнаруженной в

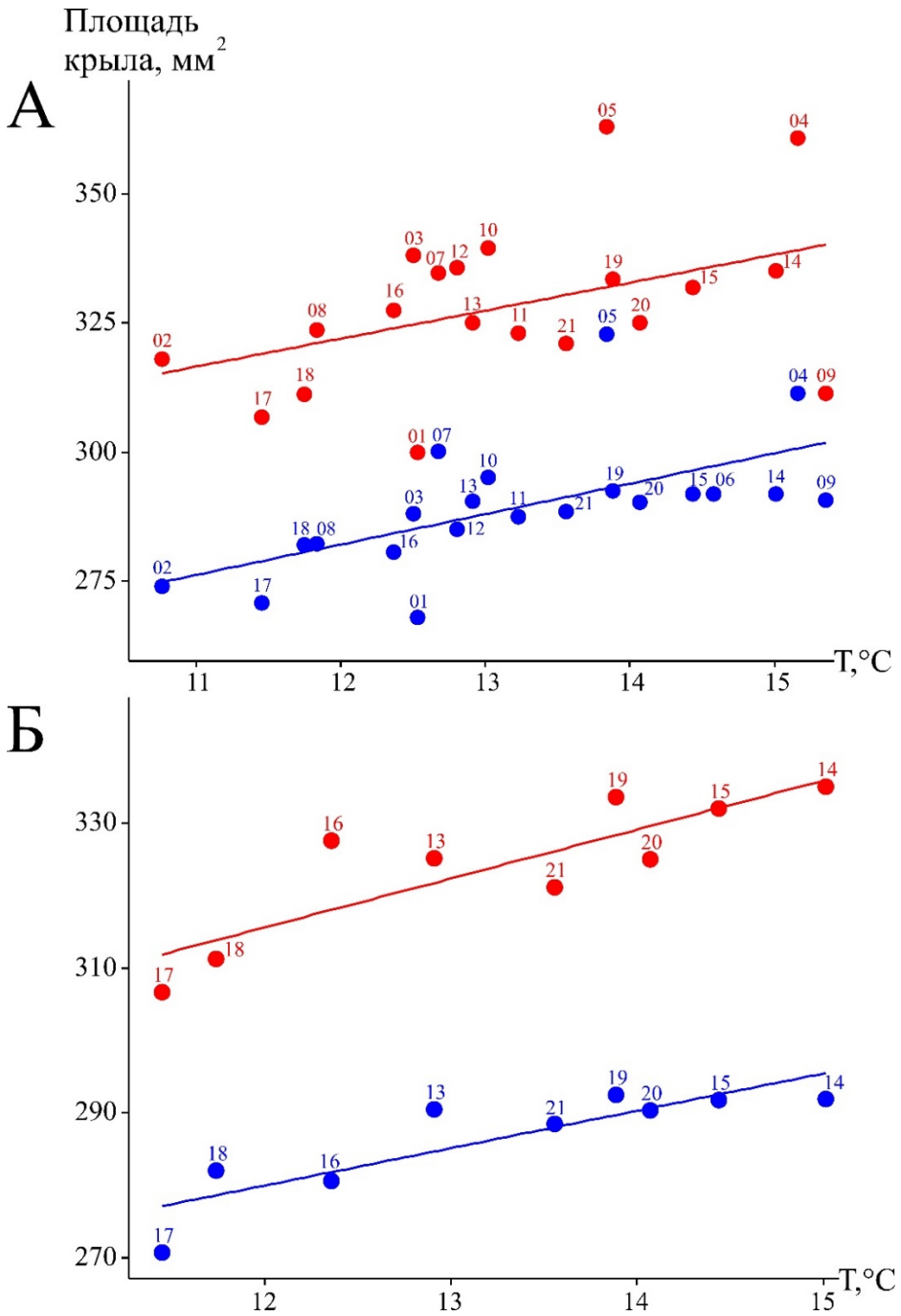
природной популяции (Рисунок 4.8). Кроме того, у них площадь переднего крыла статистически значимо уменьшается с возрастанием количества осадков в период развития преимагинальных стадий весной (Таблица 4.3). Эти эффекты примерно одинаково выражены у особей разного пола и развивавшихся на разных кормовых растениях.

Таблица 4.3 – Результаты регрессионного анализа площади переднего крыла имаго боярышницы в окр. д. Фомино в зависимости от температуры и количества осадков во время развития преимагинальных стадий весной

Выборка	Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	t	p
Отловлены из природной популяции, 2001–2021 гг.	Свободный член	328,52 ± 2,72	323,00 – 334,04	120,65	**<0,001**
	Пол (самцы)	-39,49 ± 3,81	-47,20 – -31,77	-10,38	**<0,001**
	Температура	8,52 ± 2,16	4,14 – 12,89	3,95	**<0,001**
	Количество осадков	3,18 ± 2,16	-1,19 – 7,55	1,47	0,149
Отловлены из природной популяции, 2013–2021 гг.	Свободный член	324,11 ± 1,62	320,65 – 327,58	200,73	**<0,001**
	Пол (самцы)	-37,66 ± 2,21	-42,40 – -32,92	-17,05	**<0,001**
	Температура	7,66 ± 1,21	5,07 – 10,24	6,35	**<0,001**
	Количество осадков	1,33 ± 1,21	-1,27 – 3,92	1,10	0,292
Выращены из гусениц, 2013–2018; 2020–2021 гг.	Свободный член	277,13 ± 6,19	264,07 – 290,19	44,78	**<0,001**
	Пол (самцы)	-38,43 ± 9,40	-58,26 – -18,59	-4,09	**0,001**
	Кормовое растение (рябина)	-29,55 ± 9,91	-50,46 – -8,64	-2,98	**0,008**
	Температура	19,40 ± 3,38	12,26 – 26,54	5,73	**<0,001**
	Количество осадков	-11,10 ± 4,07	-19,70 – -2,51	-2,73	**0,014**
	Пол x Кормовое растение	29,88 ± 14,97	-1,72 – 61,47	2,00	0,062

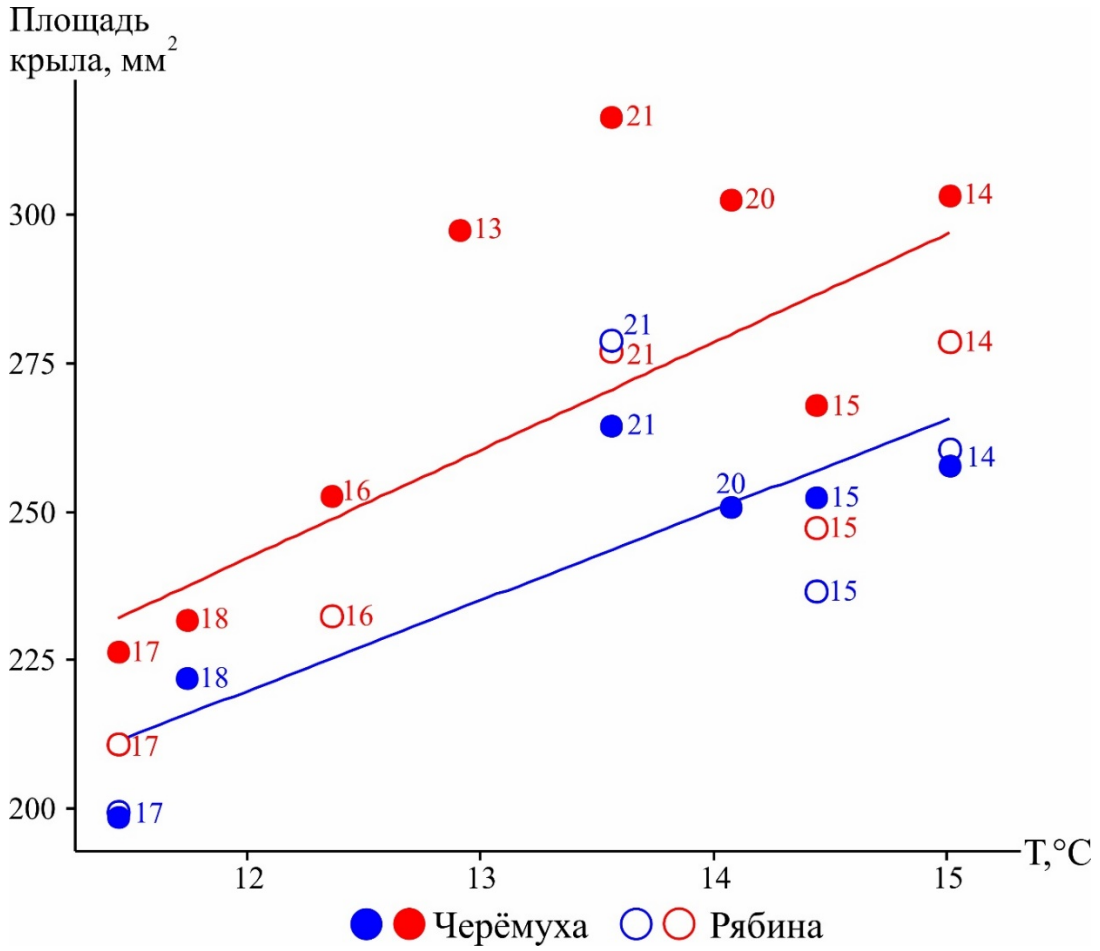
Нагрузка на крыло (и, следовательно, масса тела) у выращенных из гусениц имаго несколько увеличивается с ростом температуры во время развития преимагинальных стадий. Однако эта зависимость остаётся на уровне статистически не значимой тенденции (Таблица 4.4). Таким образом, в условиях более тёплой весны имаго обладают не только более крупными крыльями, но и

большей массой тела. При этом нагрузка на крыло увеличивается незначительно, вероятно, потому что возрастание массы тела отчасти компенсируется соответствующим увеличением площади переднего крыла.



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

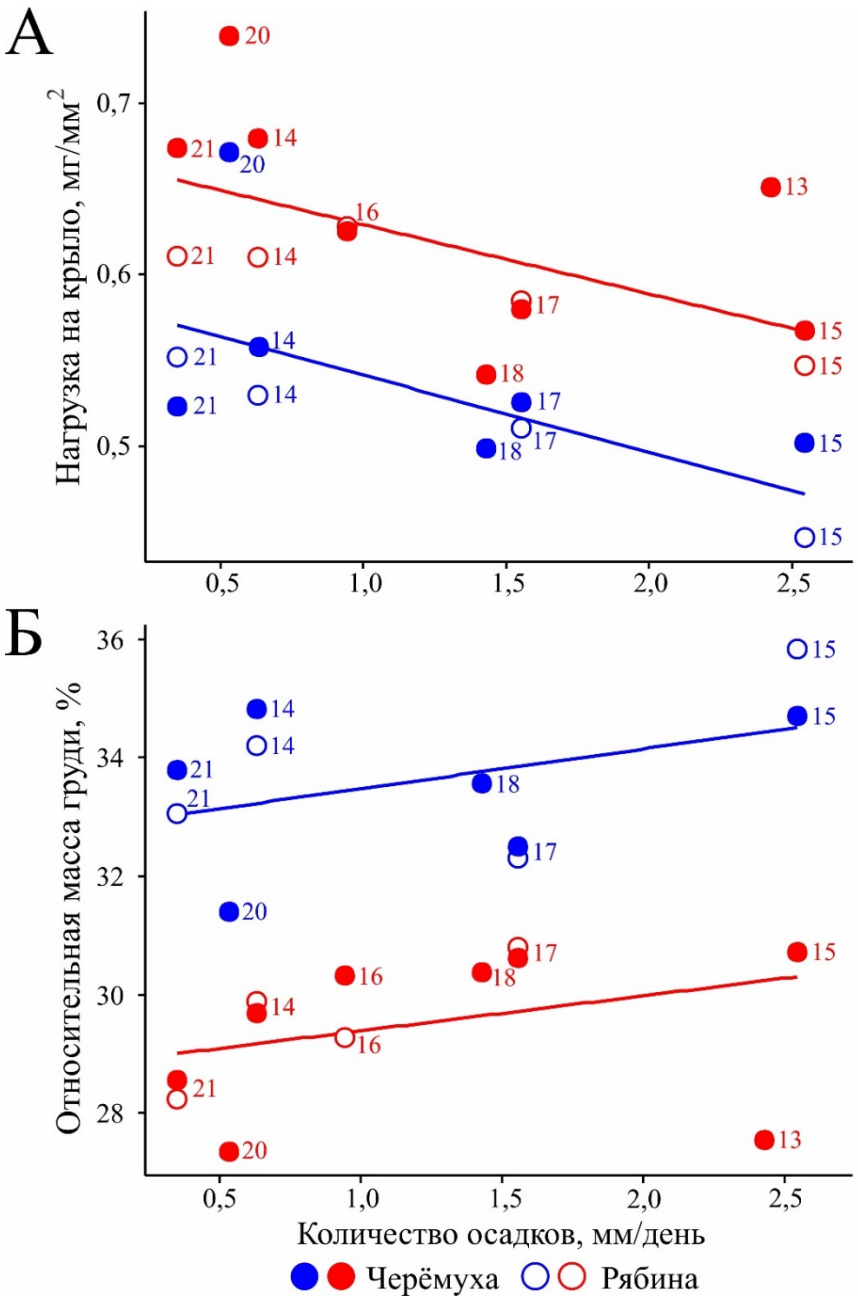
Рисунок 4.7 – Площадь переднего крыла самцов и самок боярышницы, отловленных из природной популяции в окр. д. Фомино в 2001–2021 гг. (А) и 2013–2021 гг. (Б), в зависимости от температуры воздуха во время развития преимагинальных стадий весной



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

Рисунок 4.8 – Площадь переднего крыла самцов и самок боярышницы, собранных на стадии гусеницы с черёмухи и рябины в окр. д. Фомино в зависимости от температуры воздуха во время развития преимагинальных стадий весной

Относительная масса груди изменяется с температурой по-разному в зависимости от пола имаго. У самцов при повышении температуры относительная масса груди увеличивается, а у самок – уменьшается (для них эта тенденция статистически не значима, Таблица 4.5). В то же время и у самцов, и у самок относительная масса груди значимо возрастает с увеличением количества осадков, а нагрузка на крыло – снижается (Рисунок 4.9). Таким образом, нагрузка на крыло и относительная масса груди у имаго боярышницы, в отличие от площади переднего крыла, зависят преимущественно не от температуры воздуха, а от количества осадков во время развития преимагинальных стадий весной.



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

Рисунок 4.9 – Нагрузка на крыло (А) и относительная масса груди (Б) у самцов и самок боярышницы, собранных на стадии гусеницы с черёмухи и рябины в окр. д. Фомино, в зависимости от количества осадков во время развития преимагинальных стадий весной

Таблица 4.4 – Результаты регрессионного анализа нагрузки на крыло у имаго боярышницы, выращенных из гусениц в окр. д. Фомино, в зависимости от температуры и количества осадков во время развития преимагинальных стадий весной

Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	t	p
Свободный член	0,63 ± 0,01	0,60 – 0,66	47,14	**<0,001**
Пол (самцы)	-0,09 ± 0,02	-0,13 – -0,05	-5,21	**<0,001**
Кормовое растение (рябина)	-0,04 ± 0,02	-0,08 – 0,00	-2,24	**0,039**
Температура	0,02 ± 0,01	0,00 – 0,04	2,09	0,052
Количество осадков	-0,03 ± 0,01	-0,06– -0,01	-3,63	**0,002**
Кормовое растение x Температура	-0,03 ± 0,02	-0,06 – 0,01	-1,74	0,101

Таблица 4.5 – Результаты регрессионного анализа относительной массы груди имаго боярышницы, выращенных из гусениц в окр. д. Фомино, в зависимости от температуры и количества осадков во время развития преимагинальных стадий весной

Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
Свободный член	-0,87 ± 0,02	-0,90 – -0,84	-57,88	**<0,001**
Пол (самцы)	0,19 ± 0,02	0,15 – 0,23	9,89	**<0,001**
Кормовое растение (рябина)	0,02 ± 0,02	-0,02 – 0,05	0,84	0,399
Температура (выборки самок)	-0,01 ± 0,01	-0,03 – 0,01	-0,76	0,449
Температура (выборки самцов)	0,03 ± 0,01	0,01 – 0,06	2,43	**0,015**
Количество осадков	0,03 ± 0,01	0,01 – 0,05	2,59	**0,010**
Пол x Температура	0,04 ± 0,02	0,01 – 0,07	2,28	**0,023**

Можно заключить, что для боярышницы, так же, как и для ряда других моновольтинных видов чешуекрылых [Beckwith, 1982; Kamata et al., 1995; Exploring…, 2016; Climate-induced changes…, 2016; Davies, 2019; Wilson et al., 2019], характерно увеличение размеров тела имаго по мере повышения температуры во время развития гусениц старших возрастов. Следовательно, боярышница использует возможность быстрого роста при высокой температуре

окружающей среды в первую очередь для достижения крупных размеров тела, что соответствует ожиданиям для моновольтинных видов [Fischer, Karl, 2010; Wilson et al., 2019]. При этом в условиях тёплой весны самцы и самки боярышницы не только достигают более крупных размеров, но и раньше выходят из куколок (Таблица 2.1). По-видимому, относительные высокие средние температуры воздуха (14–15 ºC) во время конечной фазы роста гусениц позволяют боярышнице (за счёт высокой скорости роста) как достигать крупных размеров, так и минимизировать продолжительность развития. Относительно низкие средние температуры воздуха (11–12 ºC) ограничивают скорость роста и приводят одновременно к уменьшению размеров имаго и значительной задержке вылета. Таким образом, в годы с тёплой весной для имаго, вероятно, характерна как бóльшая потенциальная плодовитость, так и меньший риск гибели на преимагинальных стадиях. В годы с холодной весной они не получают ни одного из этих преимуществ.

Остаётся неясным, почему для ряда других моновольтинных видов чешуекрылых (*Polia nebulosa* (Hufnagel, 1766) (Noctuidae), *Eupterote mollifera* Walker, 1865 (Eupterotidae), *Lycaena hippothoe* (Linnaeus, 1761) (Lycaenidae), *Heteronympha merope* Fabricius, 1775 (Nymphalidae)) характерна противоположная закономерность: уменьшение размеров имаго по мере повышения температуры [Miller 1977; Palanichamy et al., 1982; Fischer, Karl, 2010; Co-gradient variation…, 2014]. Можно заметить, что, например, у *P. nebulosa* конечная фаза роста гусениц приходится на конец тёплого сезона [Miller, 1977]. Необходимость завершить рост и окуклиться до конца тёплого сезона, очевидно, важнее для репродуктивного успеха, чем достижение более крупных размеров. Вероятно, что наличие строгих ограничений на продолжительность роста способствует выбору стратегии максимизации приспособленности путём сокращения времени развития [Gotthard, 2004; 2008; Fischer, Karl, 2010; Dmitriew, 2011] и тем самым приводит к уменьшению размеров имаго с ростом температуры даже у моновольтинных видов. Другой причиной несоответствия между ожиданиями и наблюдениями может служить эволюционное прошлое вида. Не исключено, что некоторые виды,

строго моновольтинные в природе в пределах современного ареала, остаются потенциально поливольтинными и в подходящих условиях способны дать ещё одну генерацию, как, например, *L. hippothoe* [Fischer, Karl, 2010]. Вполне возможно, что такие латентно поливольтинные виды, наряду со способностью переходить к поливольтинности, сохраняют и ряд адаптаций к поливольтинному жизненному циклу, в том числе склонность к уменьшению размеров имаго с ростом температуры.

Данные о влиянии количества осадков на размеры имаго боярышницы остаются противоречивыми. Ранее на материале из природной популяции мы показали, что с повышением количества осадков в мае площадь переднего крыла имаго увеличивается [Changes in the body size…, 2021]. При анализе более полного ряда данных (выборки имаго из природной популяции за 2001–2021 гг.) мы обнаружили сходную, но статистически не значимую тенденцию (Таблица 4.3). Отличие полученного нами результата от опубликованного ранее объясняется, во-первых, изменением методики оценки погодных условий во время развития преимагинальных стадий боярышницы (см. подглаву 2.5). Во-вторых, был расширен ряд данных (в работе [Changes in the body size…, 2021] рассматривались выборки 2007–2020 гг.), и, в-третьих, изменена методика статистического анализа (в работе [Changes in the body size…, 2021] анализировали не усреднённые значения площади переднего крыла, а исходные выборки).

Нами показано, что у имаго, выращенных из гусениц, площадь переднего крыла с возрастанием количества осадков не увеличивается, а статистически значимо уменьшается (Таблица 4.3). Кроме того, в годы с более дождливой весной имаго имеют сниженную нагрузку на крыло (и, следовательно, меньшую массу тела) и относительно более крупную грудь (и, соответственно, менее тяжёлое брюшко) (Рисунок 4.9; Таблицы 4.4 и 4.5). Таким образом, в условиях холодной дождливой весны развиваются наиболее мелкие имаго, а в условиях тёплой и сухой – наиболее крупные как по площади крыла, так и по массе тела.

При этом количество осадков, по-видимому, в большей мере влияет на массу тела и его отделов, а температура – на размеры крыльев имаго.

Известно, что количество осадков может оказывать влияние на биохимические свойства листвы кормовых растений. В частности, в более засушливых условиях в листьях повышается содержание питательных веществ, но одновременно с этим часто увеличивается концентрация токсичных соединений и жесткость листвы [Huberty, Denno, 2004; Gely et al., 2020]. Разные виды открытоживущих филлофагов по-разному реагируют на изменение водного режима: некоторые лучше растут и становятся крупнее, питаясь листьями растений, испытавших умеренный водный дефицит [см., например, Bauerfeind, Fischer, 2013b; Couture et al., 2015], а для других характерна обратная картина [см., например, Inbar et al., 2001; Gibbs et al., 2011]. Предполагается, что уменьшение количества осадков может быть благоприятно для монофагов, которые толерантны к защитным соединениям своего кормового растения и могут получить выгоду от увеличения концентрации в листьях азотсодержащих веществ [Gely et al., 2020]. По-видимому, это справедливо для боярышницы, которая специализируется на питании листвой розоцветных и устойчива к их защитным соединениям [Баранчиков, 1986; 1987].

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

В ходе вспышки массового размножения насекомых-фитофагов, как правило, количество доступной пищи уменьшается, а её качество снижается. Это приводит к замедлению роста гусениц, увеличению продолжительности развития и формированию более мелких имаго [Популяционная динамика..., 2001; Nykänen, Koricheva, 2004; Myers, Cory, 2013]. В то же время, для многих чешуекрылых, способных к вспышкам массового размножения или на стадии гусеницы ведущих групповой образ жизни, характерны адаптивные реакции на увеличение плотности популяции – такие, как ускорение роста, сокращение времени развития, усиление иммунного ответа, уменьшение нагрузки на крыло

или увеличение производства спермы [Ruohomäki, 1992; Gage, 1995; Šmits, 2002; Rosa et al., 2017; The effect of population density…, 2019 и др.]. Это даёт основание ожидать закономерного изменения размерно-весовых признаков имаго в ходе градационного цикла.

Данные о размерах крыльев имаго боярышницы в окр. д. Фомино охватывают период с 2001 по 2021 г., а учёты обилия имаго, позволяющие количественно оценить плотность исследуемой популяции, были начаты только в 2015 г. (см. подглаву 2.3). Поэтому мы оценивали влияние плотности популяции на размеры имаго боярышницы двумя способами. Анализируя выборки имаго 2001–2021 гг., мы рассматривали плотность популяции как категориальный фактор. При этом 2010–2013 гг. и 2021 г. считали годами высокой плотности популяции, а 2001–2009 и 2014–2020 – годами низкой плотности. Анализируя выборки имаго 2015–2021 гг., плотность популяции (оценённую количественно по данным маршрутных учётов имаго) рассматривали в качестве континуального предиктора. В обе модели включили температуру воздуха во время развития преимагинальных стадий весной как ковариату. Согласно полученным результатам, размеры крыльев боярышницы не зависят от плотности популяции (Таблицы 4.6 и 4.7). Это противоречит ранее опубликованным результатам, согласно которым крылья имаго боярышницы были несколько крупнее в годы высокой плотности популяции, чем в годы депрессии численности и латентной фазы градационного цикла [Changes in the body size…, 2021]. Отличие результатов, полученных в данной работе, от опубликованных ранее связано с расширением ряда данных (в частности, добавились данные за 2021 г.) и изменением методики статистического анализа. В работе [Changes in the body size…, 2021] мы проводили анализ не по усреднённым значения площади крыльев, а по исходным выборкам. Такой подход приводит к переоценке значимости предикторов, особенно в случае анализа больших выборок.

Таблица 4.6 – Результаты регрессионого анализа площади переднего крыла имаго боярышницы, отловленных в окр. д. Фомино в 2001–2021 гг., в зависимости от температуры во время развития преимагинальных стадий весной и плотности популяции (высокая/низкая)

Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	t	p
Свободный член	328,15 ± 3,28	321,51 – 334,80	100,16	**<0,001**
Пол (самцы)	-39,28 ± 4,56	-48,54 – -30,03	-8,61	**<0,001**
Плотность популяции (высокая)	1,27 ± 6,55	-12,02 – 14,56	0,19	0,847
Температура	7,10 ± 2,01	3,02 – 11,17	3,53	**0,001**
Пол x Плотность популяции	-0,37 ± 9,23	-19,09 – 18,35	-0,04	0,968

Таблица 4.7 – Результаты регрессионного анализа площади переднего крыла имаго боярышницы, отловленных в окр. д. Фомино в 2015–2021 гг., в зависимости от температуры во время развития преимагинальных стадий весной и плотности популяции (оценённой количественно по данным маршрутных учётов имаго)

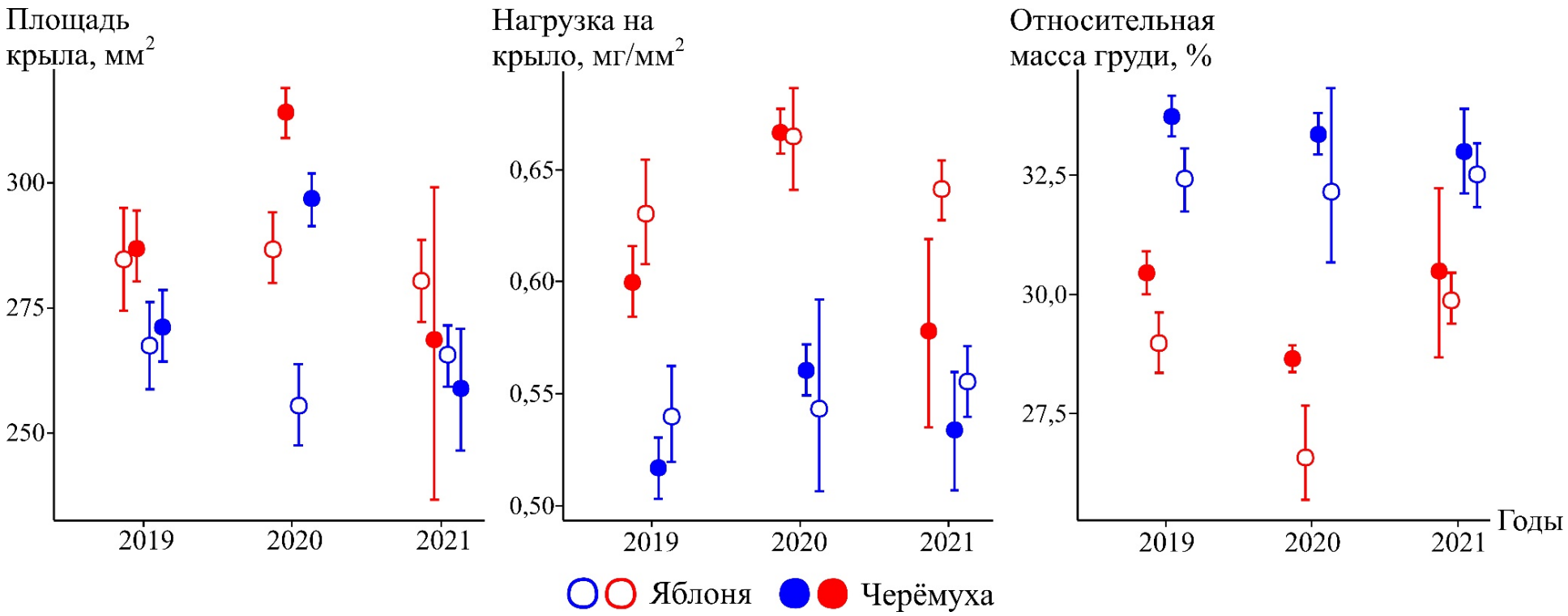
Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	t	p
Свободный член	323,23 ± 1,90	319,00 – 327,46	170,24	**<0,001**
Пол (самцы)	-37,29 ± 2,68	-43,26 – -31,33	-13,93	**<0,001**
Плотность популяции	-0,52 ± 1,44	-3,72 – 2,69	-0,36	0,727
Температура	8,32 ± 1,56	4,85 – 11,79	5,34	**<0,001**

Данные по приобским борам г. Новосибирска охватывают 3 года (2019–2021), что недостаточно для количественного анализа влияния погодных условий весны или плотности популяции на размерно-весовые характеристики имаго. Однако, мы проанализировали динамику этих признаков в 2019–2021 гг. (Таблица Е.4 Приложения; Рисунок 4.10). Для анализа использовали выборки самцов и самок, собранных на стадиях предкуколки и куколки с черёмухи и яблони. Согласно полученным результатам, в 2020 г. имаго боярышницы были значительно крупнее (характеризовались более крупными крыльями, большей

нагрузкой на крыло, в случае самок – меньшей относительной массой груди), чем в 2019 и 2021 гг. Крупные размеры имаго в 2020 г., вероятно, связаны с относительно высокой температурой воздуха во время развития преимагинальных стадий весной (по данным метеостанции в г. Новосибирске [справочно-информационный портал «Погода и климат»], среднесуточная температура мая в 2020 г. составляла 15,5 °C, в 2019 г. – 10,9 °C, а в 2021 г. – 14,3 °C). В 2019 и 2021 гг. размеры крыльев имаго боярышницы, так же, как и нагрузка на крыло, и относительная масса груди, существенно не отличались (Таблица Е.4 Приложения, Рисунок 4.10). Известно, что популяция боярышницы в г. Новосибирске в 2019 г. находилась в фазе пика численности, а в 2020–2021 гг. наблюдался кризис и затухание вспышки массового размножения (см. подглаву 3.3). Таким образом, мы не обнаружили закономерного изменения размеров имаго боярышницы в г. Новосибирске в ходе затухания вспышки массового размножения.

Согласно данным В. В. Кузнецовой и Е. Н. Пальниковой [Кузнецова, 2004; Кузнецова, Пальникова, 2014], при высокой плотности популяции куколки боярышницы были значительно мельче, чем при низкой. Поэтому можно было бы ожидать, что для боярышницы (так же, как и для лучше изученной в этом отношении осенней пяденицы *E. autumnata*) характерно уменьшение размеров имаго по мере роста плотности популяции. Однако наши данные это не подтверждают. Вохможно, противоречие между нашими результатами и данными В. В. Кузнецовой и Е. Н. Пальниковой связано с особенностями конкретных вспышек массового размножения. Не исключено, что в разных регионах и разных биоценотических условиях характер изменения размеров имаго в ходе градационного цикла тоже различается.

Однако маловероятно, чтобы высокая плотность популяции, дефолиация кормовых растений и эпизоотии ядерного полиэдроза, наблюдающиеся в конце вспышек массового размножения боярышницы (см. подглаву 3.5, также Краснюк, 1928; Blunck, Wilbert, 1962), не приводили к уменьшению размеров имаго.



Синим цветом обозначены самцы, красным – самки

Рисунок 4.10 – Размерно-весовые характеристики имаго боярышницы (среднее и 95% доверительные интервалы), собранных на стадии предкуколки и куколки с черёмухи и яблони в окр. г. Новосибирска

Не исключено, что у боярышницы негативное влияние повышенной плотности популяции компенсируется адаптивными реакциями (эффектом группы). Эффект группы чаще всего проявляется в ускорении роста гусениц и сокращении продолжительности их развития, что, как правило, приводит к формированию более мелких имаго. Но в некоторых случаях наблюдается обратная картина. Так, например, у сосновой пяденицы *B. piniaria* и бархатницы *B. anynana* при увеличении плотности популяции в лабораторных условиях итоговые размеры гусениц и куколок не изменяются [Šmits, 2002; Bauerfeind, Fischer, 2005], а у шашечницы *M. cinxia* – они, напротив, увеличиваются [Rosa et al., 2017]. Гусеницы огнёвки *P. interpunctella* в условиях повышенной плотности растут медленнее, но развиваются дольше, в результате чего размеры имаго остаются прежними [Gage, 1995]. Вполне возможно, что для боярышницы характерны какие-то адаптивные реакции, позволяющие компенсировать негативное влияние повышенной плотности популяции на размеры имаго.

Также стоит заметить, что ни в одной из известных нам работ по анализу динамики размеров куколок или имаго в ходе градационного цикла не учитывалось влияние погодных условий во время развития гусениц. На примере многих видов чешуекрылых, в том числе и нами на примере боярышницы, показано, что температура во время развития преимагинальных стадий существенно влияет на размеры имаго [High-Arctic butterflies…, 2015; Exploring…, 2016; Wilson t al., 2019; Changes in the body size…, 2021 и др.]. Возможно, что в некоторых случаях изменение размеров особей, наблюдаемое в ходе развития вспышки массового размножения, частично или полностью объяснялось погодными условиями во время роста гусениц. Полученные нами результаты свидетельствуют о важности учёта фактора температуры при изучении динамики морфологических признаков эруптивных видов насекомых в ходе градационных циклов. По-видимому, размеры имаго боярышницы сильнее зависят от погодных условий во время развития преимагинальных стадий, чем от плотности популяции.

Глава 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ БОЯРЫШНИЦЫ

5.1 Закономерности проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы

Нарушения жилкования (дополнительные жилки, добавочные разветвления, либо, наоборот, случаи редукции присутствующих в норме жилок) давно известны в природных популяциях разных видов насекомых [Мартынова, 1948; Akahira, Sakagami, 1959; Sotavalta, 1964; Yablokov et al., 1970; Орлов, 1975; Eligül et al, 2017; Gülmez, 2019 и др.]. Их проявление подробно изучено на популяционном уровне у ряда видов муравьёв [Перфильева, 2000; 2007] и медоносной пчелы [Smith et al., 1997; Łopuch, Tofilski, 2016; Eligül et al, 2017 и др.]. Тем не менее, на настоящий момент закономерности возникновения, а также возможное экологическое или эволюционное значение нарушений жилкования крыльев насекомых неясны. Ряд авторов предполагает, что редкие отклонения от фенотипической нормы (фенодевиации), которыми являются нарушения жилкования, возникают в результате случайных ошибок морфогенеза, а частоты их встречаемости могут использоваться в качестве показателя нестабильности развития особей в популяции [Rasmuson, 1960; Ross, Robertson, 1990; Clarke, 1993; Smith et al., 1997; Polak, 2008; Host alkaloids…, 2014]. Другой возможный подход состоит в том, чтобы рассматривать нарушения жилкования как результат реализации альтернативных путей морфогенеза (с точки зрения эпигенетической концепции фенетики, как фены), и использовать частоты их встречаемости для характеристики эпигенетического ландшафта популяций и внутрипопуляционных групп. В пользу каждого из этих подходов есть косвенные подтверждения (см. подглаву 1.5), однако ни один из них не был прямо протестирован на обширном материале по нарушениям жилкования из природных популяций. Поэтому на настоящий момент остаётся неясным, о каких процессах может свидетельствовать снижение или увеличение частоты встречаемости нарушений жилкования в популяции. Для того, чтобы решить этот вопрос, мы детально рассмотрели

закономерности проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы [Классификация и закономерности…, 2017; 2021].

Всего было обнаружено 8700 нарушений жилкования крыльев, которые встречались у 38,3% от общего числа обследованных имаго (12327 экз.). Количество нарушений жилкования на крыльях одной особи варьировало от 0 до 35 (в среднем 0,71 ± 0,01 на особь). Данные о количестве нарушений жилкования у разных имаго лучше всего описываются отрицательным биномиальным распределением (Рисунок 5.1; Таблица Ж.1 Приложения). Это свидетельствует о том, что разные особи обладают неодинаковой предрасположенностью к развитию отклонений от нормального жилкования.

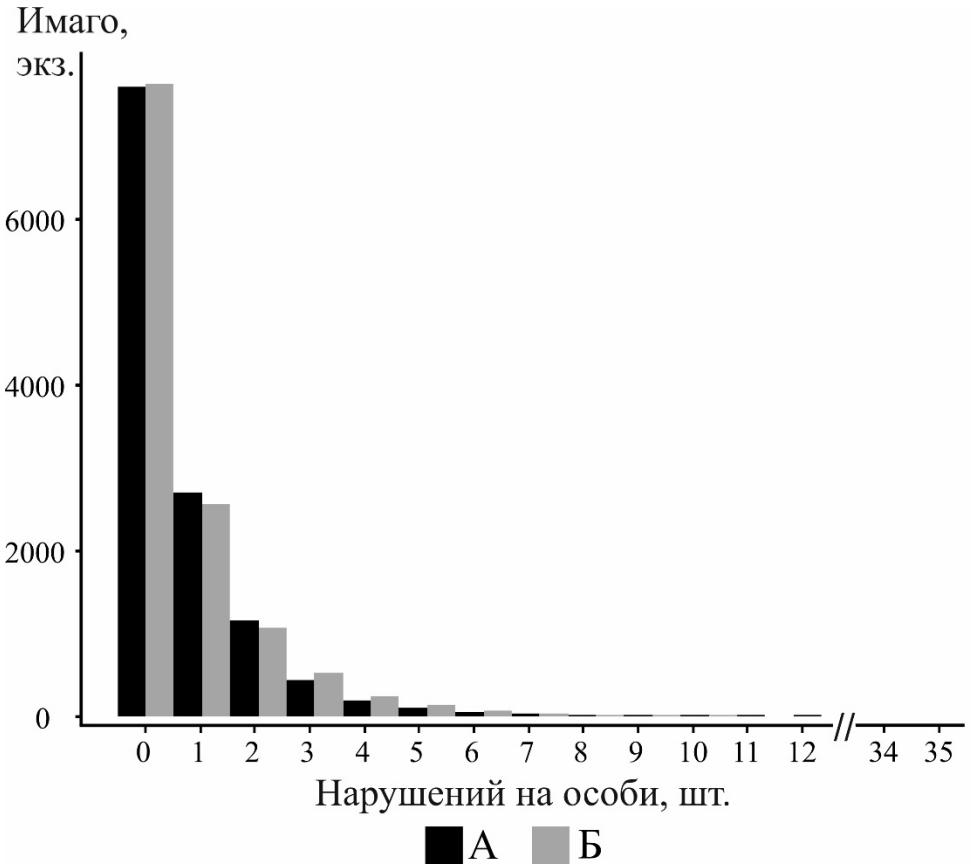


Рисунок 5.1 – Количество нарушений жилкования крыльев у имаго боярышницы: наблюдаемое (А) и ожидаемое в соответствии с отрицательным биномиальным распределением (Б)

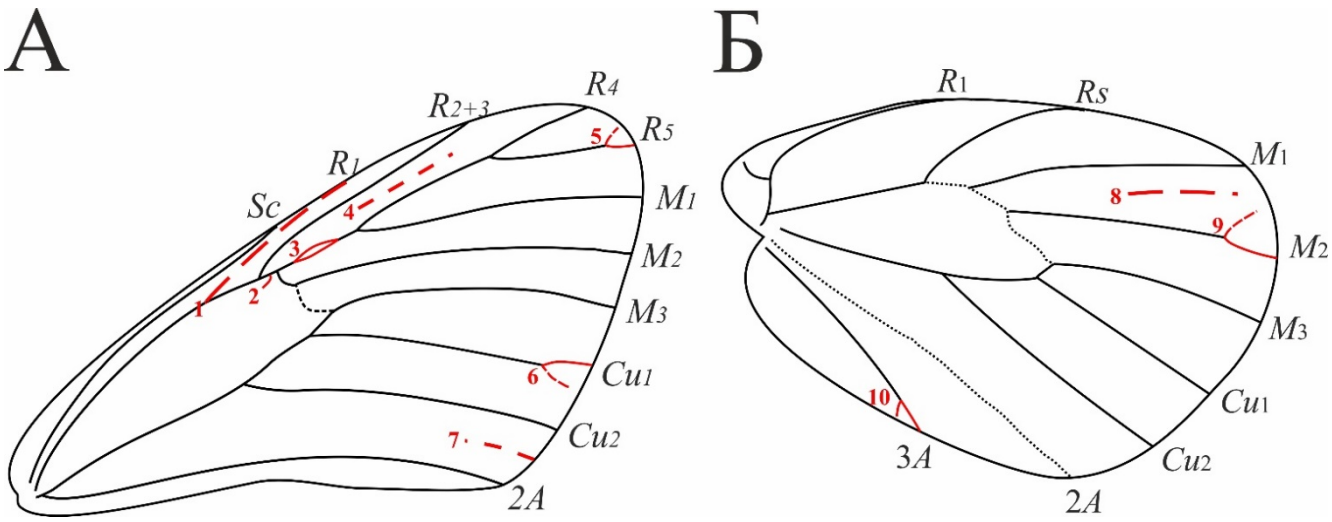
В соответствии с разработанной нами классификацией и методикой подсчёта числа нарушений жилкования [Классификация и закономерности…,

2017, также см. подглаву 2.4), у боярышницы потенциально возможен 581 вариант нарушений жилкования (за исключением случаев неправильного порядка ветвления жилок, потенциальное количество которых сложно определить). На практике мы обнаружили всего 267 разных вариантов нарушений жилкования, или 46% от максимально возможного числа. Таким образом, у боярышницы реализуются не все потенциально возможные варианты отклонений от нормального жилкования.

Частоты встречаемости разных нарушений жилкования крыльев значимо отличаются (χ^2 = 99872; df = 268; p <0,001). Многие из них (63, или 23,6% от общего числа реализованных вариантов) были обнаружены в единственном числе, т.е. частота их встречаемости составила 0,004%. В то же время, на десять наиболее часто встречающихся вариантов приходится более 57% (5017 из 8700) найденных нами нарушений: средняя частота их встречаемости составила 1,964% (Таблицы Ж.2–Ж.3 Приложения). Следовательно, большинство нарушений жилкования встречаются редко, в то время как отдельные варианты реализуются с высокой частотой. Преобладающие варианты нарушений жилкования проиллюстрированы на Рисунке 5.2. К ним, в частности, относятся дополнительные жилки в ячейках №3 и №10 переднего крыла и в ячейке №3 заднего крыла; дополнительные разветвления жилок M_2 и *3A* заднего крыла, а также Cu_1 переднего крыла; редукция жилки R_1 переднего крыла (Рисунок 5.2).

Согласно результатам лог-линейной модели (с отрицательным биномиальным распределением), встречаемость нарушений жилкования зависит, во-первых, от того, к какому типу или подтипу они относятся (Wald χ^2 = 333,6; df = 19; p <0,001), и, во-вторых, от того, на какой жилке они расположены (Wald χ^2 = 273,3; df = 28; p <0,001). Согласно результатам биномиальной модели со случайными эффектами, изменчивость частот встречаемости разных нарушений жилкования на 50% объясняется тем, к какому типу и подтипу они принадлежат, на 20% – их местоположением на крыле, и на 30% – взаимодействием этих факторов (Таблица Ж.4 Приложения). Таким образом, в наибольшей степени по

частоте встречаемости отличаются нарушения, относящиеся к разным типам и подтипам.



1 – редукция жилки R_1; 2 – дополнительное разветвление в дистальной части радиального ствола, 3 – замкнутое дополнительное разветвление жилки $M_1+R_{(4+5)}$; 4 – дополнительная жилка в ячейке № 3; 5 – дополнительное разветвление жилки R_5 (добавочная ветвь направлена вверх, в ячейку № 4); 6 – дополнительное разветвление жилки Cu_1 (добавочная ветвь направлена вниз, в ячейку № 9); 7 – дополнительная жилка в ячейке № 10; 8 – дополнительная жилка в ячейке № 3; 9 – дополнительное разветвление жилки M_2 (добавочная ветвь направлена вверх, в ячейку № 3); 10 – дополнительное разветвление жилки 3А. Названия жилок приведены по Некрутенко, 1985; номера ячеек указаны на Рис. 2.5

Рисунок 5.2 – Наиболее часто встречающиеся варианты нарушений жилкования на переднем (А) и заднем (Б) крыльях боярышницы

Среди нарушений жилкования у боярышницы преобладают дополнительные разветвления (59% от общего числа обнаруженных нарушений) и дополнительные жилки, расположенные посреди ячеек крыла (29,7%). Преобладание случаев избыточного жилкования (88,7% от всех нарушений), вероятно, обусловлено сохранением морфогенетических потенций к формированию более сложного и богатого жилкования, свойственного примитивным чешуекрылым [Определитель насекомых Дальнего Востока…, 1997; Schachat, Gibbs, 2016]. Доля случаев редукции присутствующих в норме жилок составила 9,6%, слияний жилок – 1%, и, наконец, отклонений от нормального порядка ветвления – всего 0,5% (Таблица 5.1).

Таблица 5.1 – Относительные частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы разных типов и подтипов

Тип	Подтип	Количество нарушений	Доля от общего числа, %
I	1101	399	4,59
	1102	14	0,16
	1211	1251	14,38
	1212	31	0,36
	1221	1424	16,37
	1222	42	0,48
	2101	158	1,82
	2102	0	0,00
	2211	219	2,52
	2212	17	0,20
	2221	965	11,09
	2222	15	0,17
	3101	0	0,00
	3102	367	4,22
	3211	125	1,44
	3212	14	0,16
	3221	74	0,85
	3222	18	0,21
II		2587	29,74
III		838	9,63
IV		95	1,09
V		47	0,54

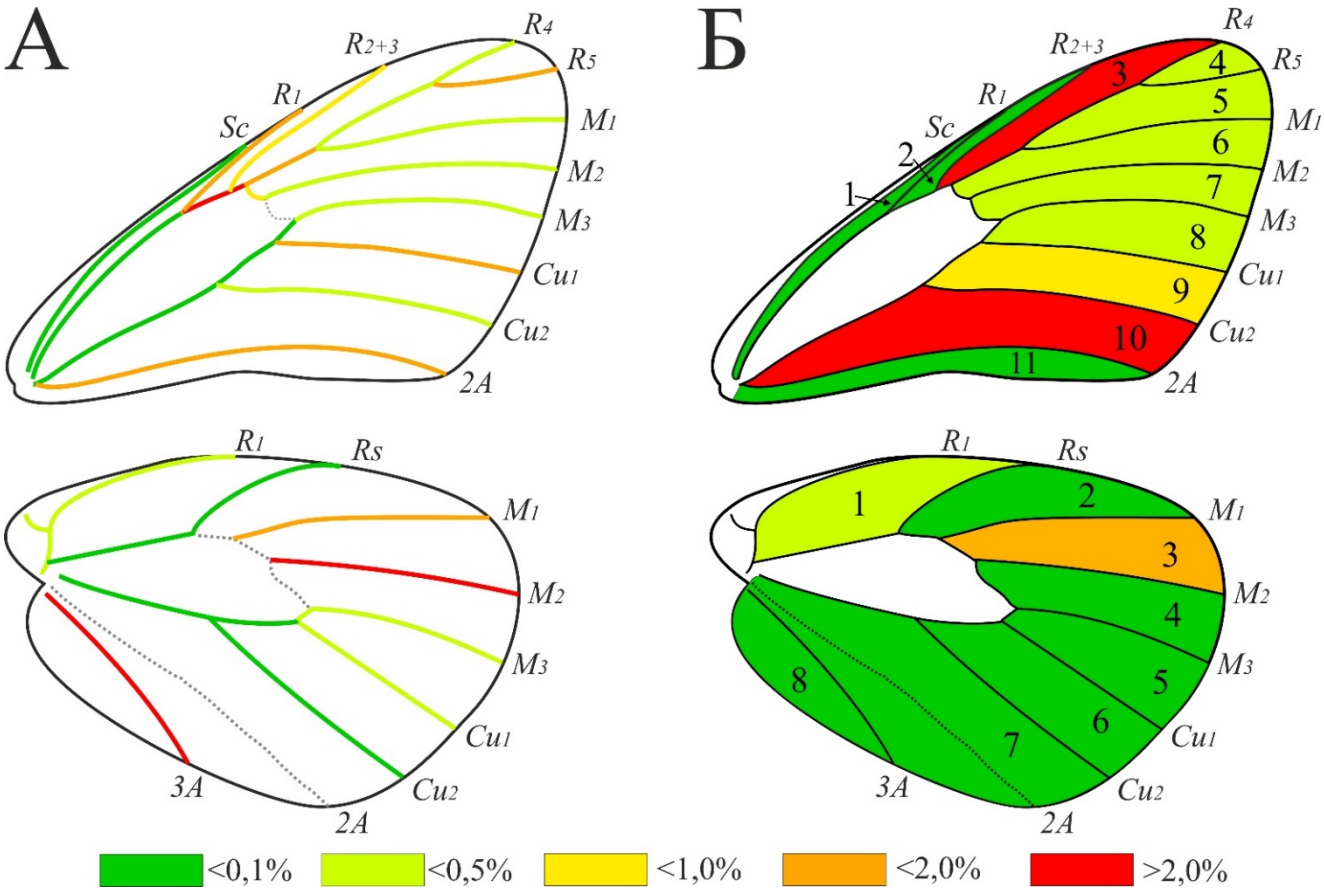
Примечание – расшифровка обозначений типов и подтипов приведена в разделе 2.4.2

Частоты встречаемости дополнительных разветвлений разных подтипов также существенно отличаются (χ^2 = 12818; df = 17; p <0,001). К трём наиболее распространённым подтипам относится более 70% всех найденных разветвлений. В большинстве (90%) случаев ветви дополнительных разветвлений не проявляют тенденции к взаимному сближению и направлены к внешнему краю крыла (в 62% случаев). Чаще всего они развиты неодинаково (в 82% случаев), и таким образом, можно выделить основную (соответствующую нормальной жилке) и дополнительную ветви. Дополнительные ветви чаще (в 60% случаев) направлены назад, к анальному краю крыла, чем вперёд.

Нарушения жилкования распределены по крыльям боярышницы крайне неравномерно (χ^2 = 18661; df = 47; p <0,001). Согласно результатам бета-биномиальной модели, на заднем крыле они возникают значимо чаще, чем на

переднем (на 0,91% и 0,78% жилок, соответственно; Wald χ^2 = 5,5; df = 1; p = 0,02). Известно, что у чешуекрылых ведущую роль в полёте играют передние крылья, в то время как задние служат для увеличения общей площади поверхности и осуществления быстрых ускорений [Jantzen, Eisner, 2008; Le Roy et al., 2019]. Не исключено, что именно поэтому вероятность возникновения нарушений жилкования на задних крыльях выше. В значительной мере встречаемость нарушений зависит от участка крыла (Wald χ^2 = 24,5; df = 1; p <0,001; взаимодействие факторов «крыло» и «участок крыла» не значимо, Wald χ^2 = 1,3; df = 1; p = 0,25). И на переднем, и на заднем крыле нарушения жилкования чаще встречаются в дистальной области крыла (ближе к внешнему краю), а на жилках, расположенных ближе к основанию крыла (радиальный ствол, кубитальный ствол, субкостальная жилка), за одним исключением (дистальная часть радиального ствола на переднем крыле), они редки (Рисунок 5.3). Ранее [Солонкин и др., 2021] нами было показано, что дополнительные разветвления, как правило, возникают ближе к дистальному концу жилок, чем к их началу. Таким образом, вероятность реализации отклонений от нормального жилкования увеличивается в направлении от основания к внешнему краю крыла.

На многих жилках и в большинстве ячеек крыла нарушения возникают относительно редко (менее чем в 0,5% случаев, Рисунок 5.3). Только на девяти жилках или их участках и в трёх ячейках крыла частота встречаемости нарушений превышает 1% (Рисунок 5.3). Как правило, жилки и ячейки с высокой частотой встречаемости нарушений расположены рядом друг с другом (за исключением жилки *3A* заднего крыла). Таким образом, можно выделить области крыльев, на которых нарушения жилкования возникают особенно часто. На переднем крыле – это, во-первых, ячейка № 3 и некоторые расположенные рядом жилки (R_1, дистальная часть радиального ствола, $R_{(2+3)}$, M_1+$R_{(4+5)}$, R_5), и, во-вторых, область рядом с анальным (задним) краем крыла – жилки Cu_1, *2A* и ячейки № 9 и 10. На заднем крыле это ячейка № 3 и окружающие её жилки M_1 и M_2, а также жилка *3A* (Рисунок 5.3). В этих четырёх областях переднего и заднего крыльев сосредоточено 85% всех обнаруженных нарушений жилкования.



Цифрами обозначены номера ячеек, названия жилок приведены по Некрутенко, 1985

Рисунок 5.3 – Частоты встречаемости дополнительных разветвлений жилок, случаев их редукции и слияния (А) и дополнительных жилок в ячейках (Б) переднего и заднего крыльев боярышницы

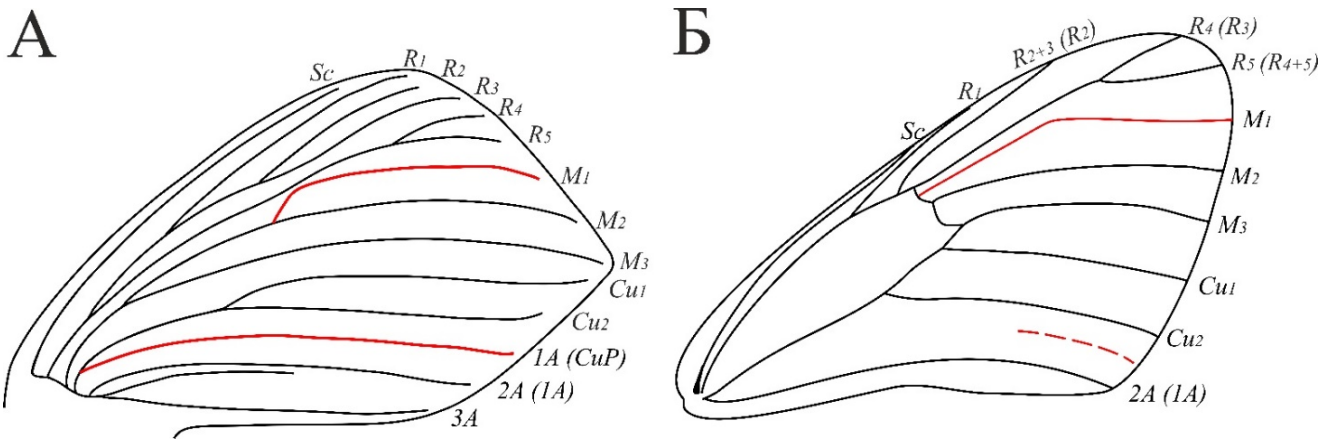
Согласно современным данным, переднее крыло чешуекрылых вдоль переднезадней оси (от костального к анальному краю) подразделяется на четыре морфогенетических домена, для каждого из которых характерна экспрессия определённой комбинации регуляторных генов [Banerjee, Monteiro, 2020; McKenna, Nijhout, 2022]. Области повышенной вероятности возникновения нарушений жилкования не совпадают с каким-либо из этих доменов. Однако, не исключено, что у боярышницы границы между доменами проходят по-другому, чем у изученных в этом отношении нимфалиды *J. coenia* и бархатницы *B. anynana*.

Как показали результаты биномиальной модели со случайными эффектами, изменчивость частот встречаемости нарушений жилкования на 30% объясняется

взаимодействием между факторами «местоположение нарушения» и «тип или подтип нарушения» (Таблица Ж.4 Приложения). Это свидетельствует о том, что на конкретных жилках чаще всего реализуются определённые типы или подтипы нарушений. Например, слияния жилок были обнаружены только в области, где жилки радиального и субкостального стволов сближены с друг другом и образуют жесткий край переднего крыла. Практически все случаи нарушения нормального порядка ветвления относятся к жилке M_1 переднего крыла. В норме эта жилка ответвляется от радиального ствола (жилки M_1+$R_{(4+5)}$), но в 0,2% случаев она отходит от поперечной жилки, замыкающей дискальную ячейку (Рисунок 2.6Д). Редукции тоже подвергаются конкретные жилки: 89% всех случаев приходится на восемь жилок (R_1, $R_{(2+3)}$, R_5, M_1, $2A$ переднего и M_1, Cu_1, $3A$ заднего крыльев). Дополнительные разветвления встречаются на всех жилках, однако, на каждой из них преобладают определённые подтипы разветвлений. Например, дополнительные ветви жилок M_2 заднего крыла и R_5 переднего крыла практически всегда (в 98% и 96% случаев, соответственно) направлены вверх (к переднему краю крыла), а жилок M_1 заднего крыла и Cu_1 переднего крыла – напротив, вниз (к заднему краю крыла, в 74% и 90% случаев, соответственно). Таким образом, у боярышницы, так же, как и у других изученных в этом отношении насекомых – медоносной пчелы, некоторых видов муравьёв и златоглазки *Ch. adspersa* [Орлов, 1975; Перфильева, 2000; Smith et al., 1997; Wing venation teratology…, 2014; Eligül et al, 2017; Low temperature exposure…, 2018] в определённых местах крыла стабильно возникают одни и те же отклонения от нормального жилкования.

Механизмы формирования нарушений жилкования крыльев боярышницы неясны. Некоторые из них могут быть рудиментами первичного жилкования, характерного для крыльев на стадии куколки. В частности, дополнительная продольная жилка в ячейке №10 переднего крыла (встречается в 4% случаев), вероятно, представляет собой остаток жилки *1A* (по другой версии, *CuP*), присутствующей в первичном жилковании белянок (Рисунок 5.4) [Yata, 1981; Banerjee, Monteiro, 2020]. Ответвление жилки M_1 на переднем крыле от медиального ствола вместо радиального (Рисунок 2.6Д) также можно

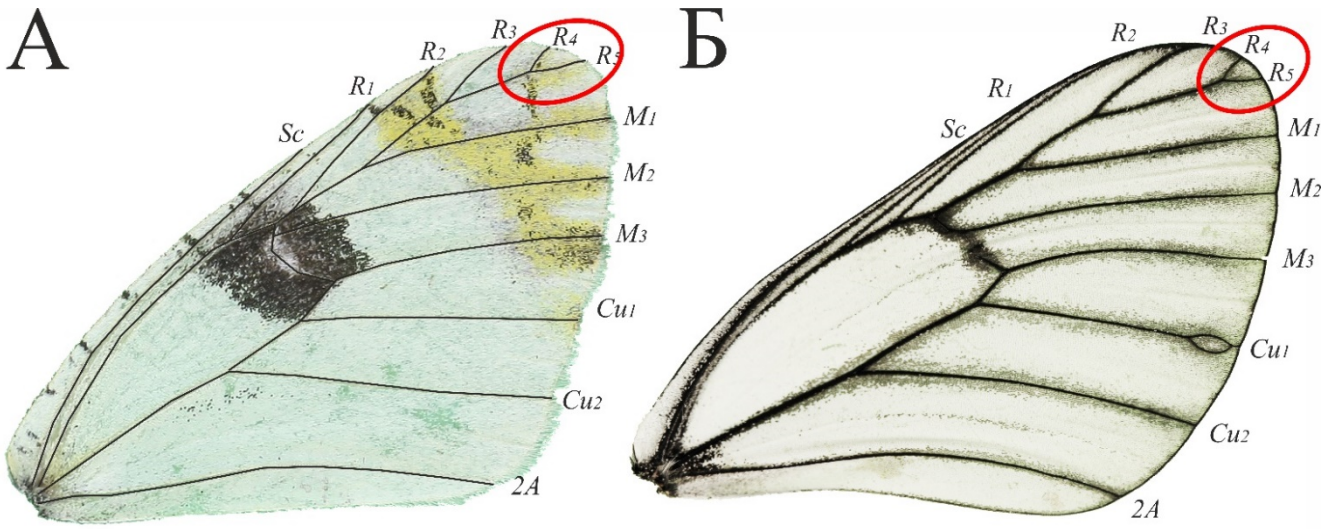
рассматривать как сохранение особенностей первичного жилкования на стадии имаго.



Красным цветом выделен ряд особенностей первичного жилкования (А) и предположительно соответствующие им нарушения жилкования крыльев имаго боярышницы (ответвление жилки M_1 от медиального ствола и дополнительная жилка в ячейке №10) (Б). Названия жилок приведены по Некрутенко, 1985 и Banerjee, Monteiro, 2020; в скобках – по Yata, 1981

Рисунок 5.4 – Жилкование крыльев куколок белянок (А, по Yata, 1981) и имаго боярышницы (Б)

Показано, что ряд нарушений жилкования у медоносной пчелы [Tan et al., 2008] и некоторых видов муравьёв [Перфильева, 2007] повторяет нормальное жилкование родственных видов в соответствии с законом гомологических рядов в изменчивости Н. И. Вавилова [Вавилов, 1987]. При этом часто наблюдается возвращение к предковому паттерну жилкования. Некоторые нарушения жилкования крыльев боярышницы также можно гомологизировать с нормальным жилкованием других представителей семейства белянок (Pieridae). Например, у боярышницы в 0,9% случаев возникает дополнительное разветвление жилки R_5 переднего крыла (Рисунок 5.5А). Согласно исследованиям O. Yata [1981], у боярышницы данная жилка в действительности представляет собой слитые жилки R_4 и R_5 и гомологична жилке $R_{(4+5)}$ других белянок из трибы Antocharini, например, *Euchloe ausonia* (Hübner, 1804). В таком случае дополнительное разветвление жилки R_5 у боярышницы, возможно, соответствует разветвлению жилки $R_{(4+5)}$ на R_4 и R_5, присутствующему в норме у этих видов (Рисунок 5.5Б).



Красным цветом обведено присутствующее в норме разветвление жилки $R_{(4+5)}$ у *E. ausonia* (А) и соответствующее ему дополнительное разветвление этой же жилки у боярышницы (Б). Названия жилок радиального ствола приведены по Yata, 1981; остальных – по Некрутенко, 1985

Рисунок 5.5 – Нормальное жилкование переднего крыла *Euchloe ausonia* Hübner (Lepidoptera: Pieridae) (А) и переднее крыло боярышницы с дополнительным разветвлением жилки R_5 ($R_{(4+5)}$ по Yata, 1981) (Б)

Другие нарушения жилкования крыльев боярышницы, в том числе наиболее часто встречающиеся, по-видимому, не имеют соответствий в первичном жилковании куколок или нормальном жилковании других Lepidoptera. Дополнительные разветвления радиальных и медиальных жилок боярышницы могут соответствовать обильно ветвящимся жилкам примитивных Lepidoptera и их предков – Trichoptera и Mecoptera. Однако у боярышницы дополнительные разветвления относительно часто возникают также и на жилках Cu_1 и $2A$ переднего крыла, жилке $3A$ заднего крыла, которые не ветвятся даже у наиболее примитивных чешуекрылых [Определитель насекомых Дальнего Востока…, 1997; Schachat, Gibbs, 2016]. На заднем крыле боярышницы относительно часто редуцируется жилка M_1 (в 0,4% случаев), а жилка M_2 – реже (менее чем в 0,1% случаев), в то время как у многих чешуекрылых, в частности некоторых булавоусых (Hesperiidae), в нормальном жилковании заднего крыла жилка M_2 отсутствует, а M_1 сохраняется [Определитель насекомых Дальнего Востока…, 1997]. Нарушения жилкования достаточно подробно изучены у медведиц

(Lepidoptera: Erebidae: Arctiinae) [Sotavalta, 1964]. У них встречались варианты нарушений (дополнительные разветвления жилок и неполные жилки), найденные нами у боярышницы. Однако у Arctiinae почти все разветвления и редукции жилок располагались на жилках радиального ствола, а обычные для боярышницы разветвления жилок Cu_1, M_2 и дополнительные жилки не были найдены. При этом среди обнаруженных у Arctiinae нарушений жилкования преобладали отклонения в порядке ветвления и взаимном расположении радиальных жилок переднего крыла, которые, в свою очередь, не были обнаружены у боярышницы. Следовательно, большинство нарушений жилкования крыльев боярышницы не имеют соответствий в нормальном жилковании других чешуекрылых.

На примере бархатницы *B. anynana* и белянки *Pieris canidia* (Linnaeus, 1768) (Lepidoptera: Pieridae) показано, что искусственное нарушение работы ряда регуляторных генов приводит к развитию аномалий жилкования, аналогичных тем, которые мы обнаружили у боярышницы. При этом подавление экспрессии одного и того же гена вызывает появление разнообразных отклонений от нормального жилкования в разных областях крыла [Banerjee, Monteiro, 2020]. Следовательно, конкретные варианты нарушений жилкования вряд ли могут рассматриваться как следствие определённых мутаций. Можно предположить, что нарушения жилкования возникают вследствие случайных ошибок развития. Однако наши данные убедительно показывают, что встречаемость аномалий носит не случайный характер. Одни варианты нарушений встречаются редко, в то время как другие стабильно возникают на определённых участках жилок и в конкретных ячейках крыла. Возможно, что такие часто встречающиеся нарушения жилкования формируются в результате реализации ограниченного числа альтернативных путей развития. Устойчивое возникновение одних и тех же нарушений жилкования в одних и тех же участках крыла свидетельствует о том, что ведущие к их появлению аберрантные траектории морфогенеза в какой-то степени канализованы, так же, как и развитие фенотипической нормы.

С точки зрения современной эпигенетической концепции фенетики, такие нарушения жилкования могут рассматриваться как фены – устойчивые состояния

пороговых неметрических признаков со скрытой количественной природой изменчивости. Известно, что для пороговых неметрических признаков характерно формирование четырёх типов билатеральных композиций (+/+; –/–; +/–; –/+; где «+» и «–» обозначают разные состояния признака), а также непрерывная изменчивость степени выраженности фена, если он проявился в фенотипе [Васильев, 2005]. Было показано, что у боярышницы нарушения жилкования образуют те же четыре типа билатеральных композиций, а вариабельность степени их проявления в фенотипе носит непрерывный характер [Солонкин и др., 2021]. Вероятно, в основе дискретного варьирования жилок лежит количественная изменчивость каких-то параметров морфогенеза крыла, и нарушение жилкования проявляется в том случае, когда величины этих параметров оказываются выше (или ниже) определенного порога [Васильев, 2005; Halgrímsson et al., 2005].

5.2 Нарушения жилкования крыльев боярышницы как маркер нестабильности развития

Частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев рядом авторов используются для оценки уровня нестабильности развития особей в популяциях [Ross, Robertson, 1990; Clarke, 1993; Smith et al., 1997; Host alkaloids…, 2014; Łopuch, Tofilski, 2016]. Однако в качестве маркеров процессов дестабилизации морфогенеза могут рассматриваться только такие фенодевиации, которые возникают в результате случайных ошибок развития и не зависят от генотипа и условий окружающей среды [Захаров, 1987; Why are rare traits..., 2005; Willmore et al., 2007; Takahashi, 2019; Солонкин и др., 2021]. Следовательно, нарушения жилкования крыльев насекомых можно применять для оценки нестабильности развития только в том случае, если они возникают случайно и независимо друг от друга на разных сторонах тела особи [Астауров, 1974; Why are rare traits..., 2005; Palmer, 2012; Солонкин и др., 2021].

Мы проанализировали степень независимости проявления разных нарушений жилкования друг от друга, рассчитав коэффициенты корреляции

Кендалла (τ) между 39 наиболее часто встречающимися вариантами отклонений (на которые в совокупности приходится 83,6% всех выявленных случаев). Согласно полученным результатам, нарушения жилкования развиваются преимущественно независимо друг от друга. Медианное значение коэффициентов корреляции между разными вариантами отклонений равно 0,002; и только 22 из них (3% от общего числа) превышают 0,1. Однако, некоторые коэффициенты корреляции достигают относительно высоких значений (0,20–0,43) и являются значимыми с учётом поправки на множественность сравнений. Мы провели кластерный анализ полученной корреляционной матрицы методом нечёткой неевклидовой кластеризации (параметр нечёткости был выбран равным 1,07). Согласно нечёткому силуэтному индексу (FSI), оптимальное число кластеров равняется трём. Поэтому анализируемые варианты отклонений были разделены на три кластера. Нарушение жилкования относили к определённому кластеру, только если степень его принадлежности к данному кластеру (эта величина варьирует от 0 до 1) превышала 0,59. Поэтому некоторые варианты не попали ни в один из кластеров и заняли промежуточное положение.

Согласно полученным результатам, к кластеру № 1 были отнесены дополнительные жилки, расположенные в ячейках № 3, 5, 6, 8, 9 переднего крыла и № 1 заднего крыла (Рисунок 5.6). В кластер №2 вошли разветвления жилок (R_5, M_3, Cu_1 и $2A$ переднего крыла, M_1 и M_2 заднего крыла), а также некоторые дополнительные жилки (расположенные в ячейках №4 и №10 переднего крыла и № 3 заднего крыла) (Рисунок 5.6). Можно заметить, что эти дополнительные жилки расположены в тех же ячейках (№4 на переднем крыле и №3 на заднем), что и дополнительные ветви попавших в кластер №2 разветвлений. Кластер № 3 образован преимущественно нарушениями жилкования III типа (случаи неполного проявления присутствующих в норме жилок). Кроме того, в него вошли дополнительные разветвления и отклонения от нормального порядка ветвления, расположенные вблизи от переднего дистального угла медиальной ячейки переднего крыла – там, где находится дистальная часть радиального ствола, базальная часть жилки M_2, жилка $M_1+R_{(4+5)}$ и др. (Рисунок 5.6).

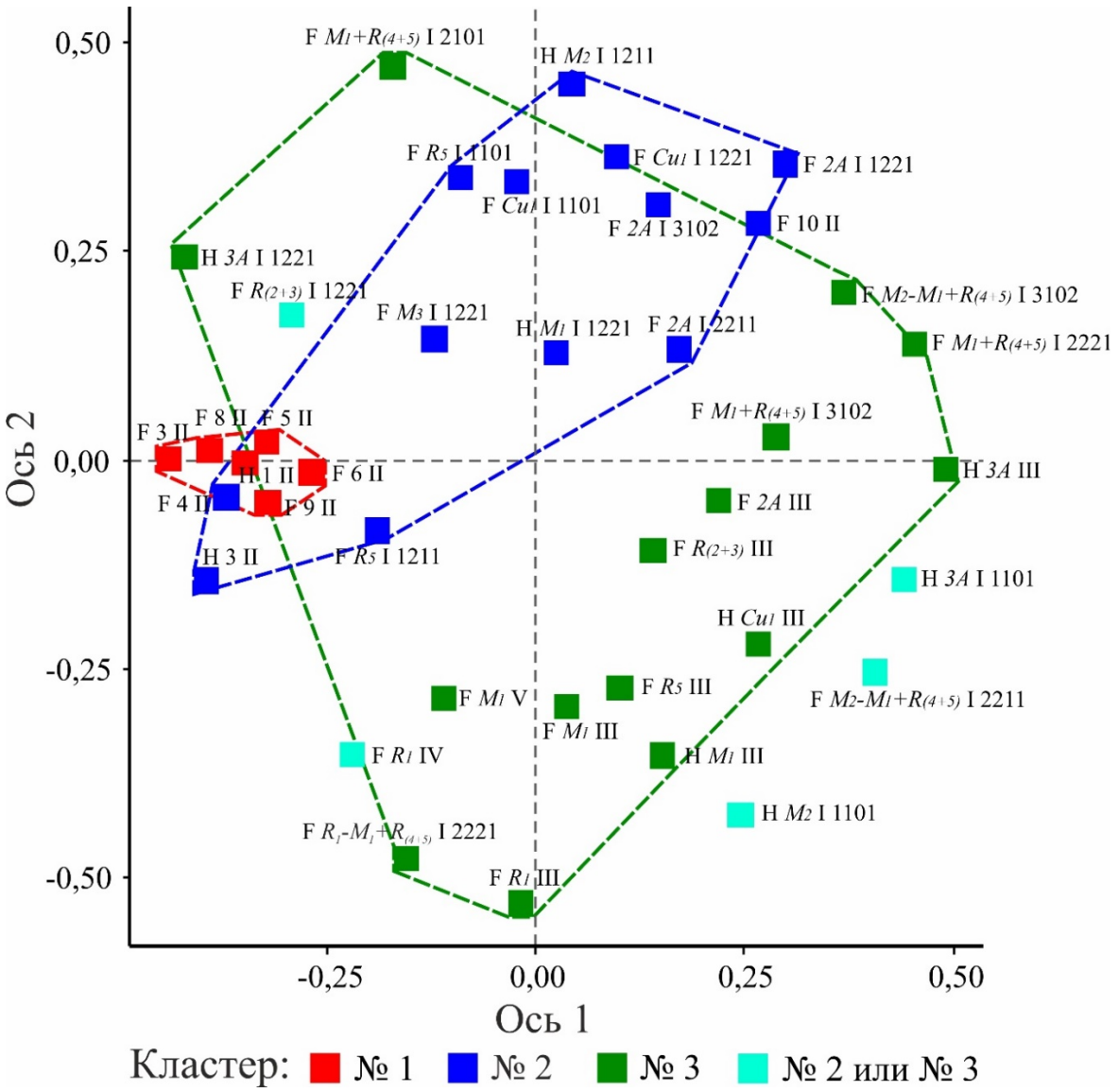


Рисунок 5.6 – Результаты визуализации матрицы корреляций Кендалла между 39 наиболее часто встречающимися вариантами нарушений жилкования крыльев боярышницы с помощью многомерного неметрического шкалирования

Как показали результаты теста Манна-Уитни, нарушения жилкования внутри одного кластера коррелируют друг с другом сильнее, чем нарушения из разных кластеров (U = 25421; z = 6,66; p <0,0001). Согласно результатам дисперсионного анализа, проведённого после логарифмической трансформации данных, разные кластеры значимо отличаются друг от друга по величине коэффициентов корреляции (F = 64,7; df = 2; p <0,001). В наибольшей степени скоррелированы друг с другом дополнительные жилки, относящиеся к кластеру №1: коэффициенты корреляции между ними варьируют от 0,11 до 0,43. Это

значит, что они относительно часто встречаются совместно на одной и той же особи (Рисунок 5.7). Нарушения жилкования, образующие второй и третий кластер, в меньшей степени коррелируют друг с другом внутри каждого из кластеров. Коэффициенты корреляции между отдельными признаками (в пределах одного и того же кластера) варьируют от -0,01 до 0,19, причём средние значения близки к нулю. Следовательно, эти нарушения жилкования проявляются преимущественно независимо друг от друга. Относительно высокие коэффициенты корреляции наблюдаются только между нарушениями, расположенными на одной и той же жилке, и, в особенности, принадлежащими к одному и тому же типу. Например, на жилках *2A* (кластер №2) и $M_1+R_{(4+5)}$ (кластер №3) часто возникает одновременно несколько разных дополнительных разветвлений, и коэффициенты корреляции между ними составляют от 0,10 до 0,19.

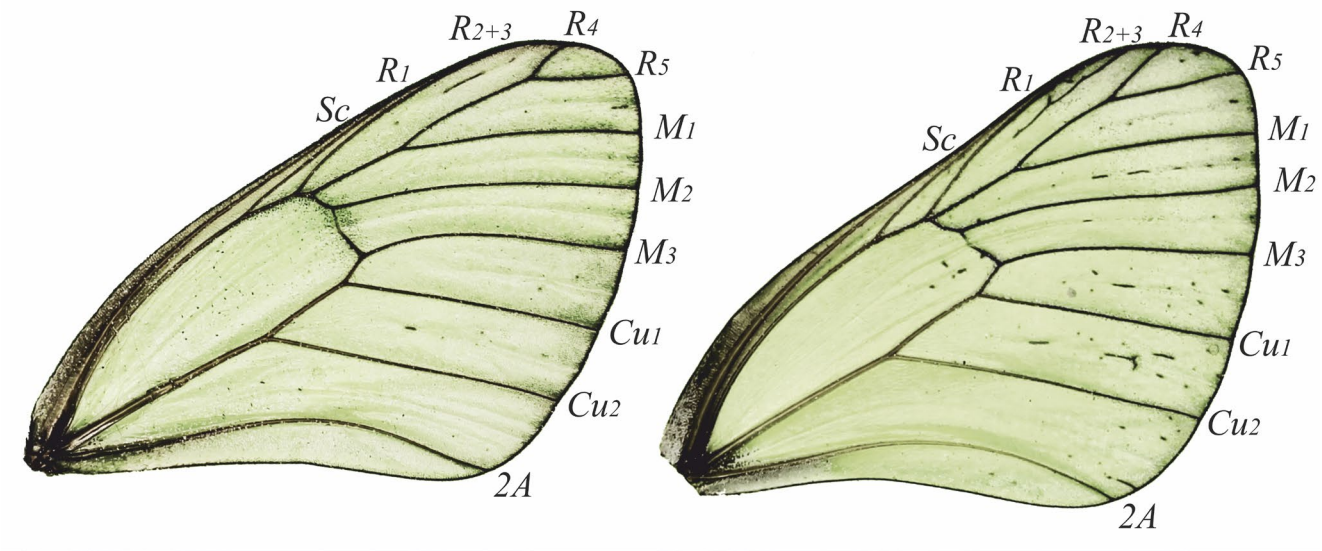


Рисунок 5.7 – Примеры совместного проявления у одной особи дополнительных жилок, принадлежащих к кластеру № 1

Таким образом, большинство нарушений жилкования развиваются независимо друг от друга. В то же время, некоторые из них склонны к совместному проявлению. В частности, для жилок $M_1+R_{(4+5)}$ и *2A* переднего крыла характерна тенденция к развитию одновременно нескольких разветвлений, а для дополнительных жилок из кластера № 1 – к совместному проявлению у одного и

того же имаго (Рисунок 5.7). Относительно сильные корреляции между дополнительными жилками могут объясняться высокой степенью координации процессов морфогенеза в разных ячейках крыла. Однако этому противоречит тот факт, что добавочные разветвления на разных жилках возникают независимо друг от друга. Возможно, что совместное появление дополнительных жилок на одной особи связано с влиянием какого-то фактора (особенностей генотипа или условий окружающей среды), который способствует увеличению вероятности возникновения нарушений жилкования II типа одновременно в разных ячейках крыла.

Для оценки степени независимости и случайности проявления нарушений жилкования на разных сторонах тела особи может быть использован подход, разработанный Б. Л. Астауровым [1974]. Если все особи обладают одинаковой предрасположенностью (генетической или индуцированной факторами внешней среды) к развитию данной фенодевиации, то ее проявление у конкретных особей будет зависеть только от случайных ошибок морфогенеза. При этом если фенодевиация на разных сторонах тела развивается независимо, то вероятность ее асимметричного проявления (p_{asymm}) будет находиться по формуле (5):

$$p_{assym} = p_a(1 - p_b) + p_b(1 - p_a) \quad (5)$$

а вероятность симметричного проявления (p_{symm}) – по формуле (6):

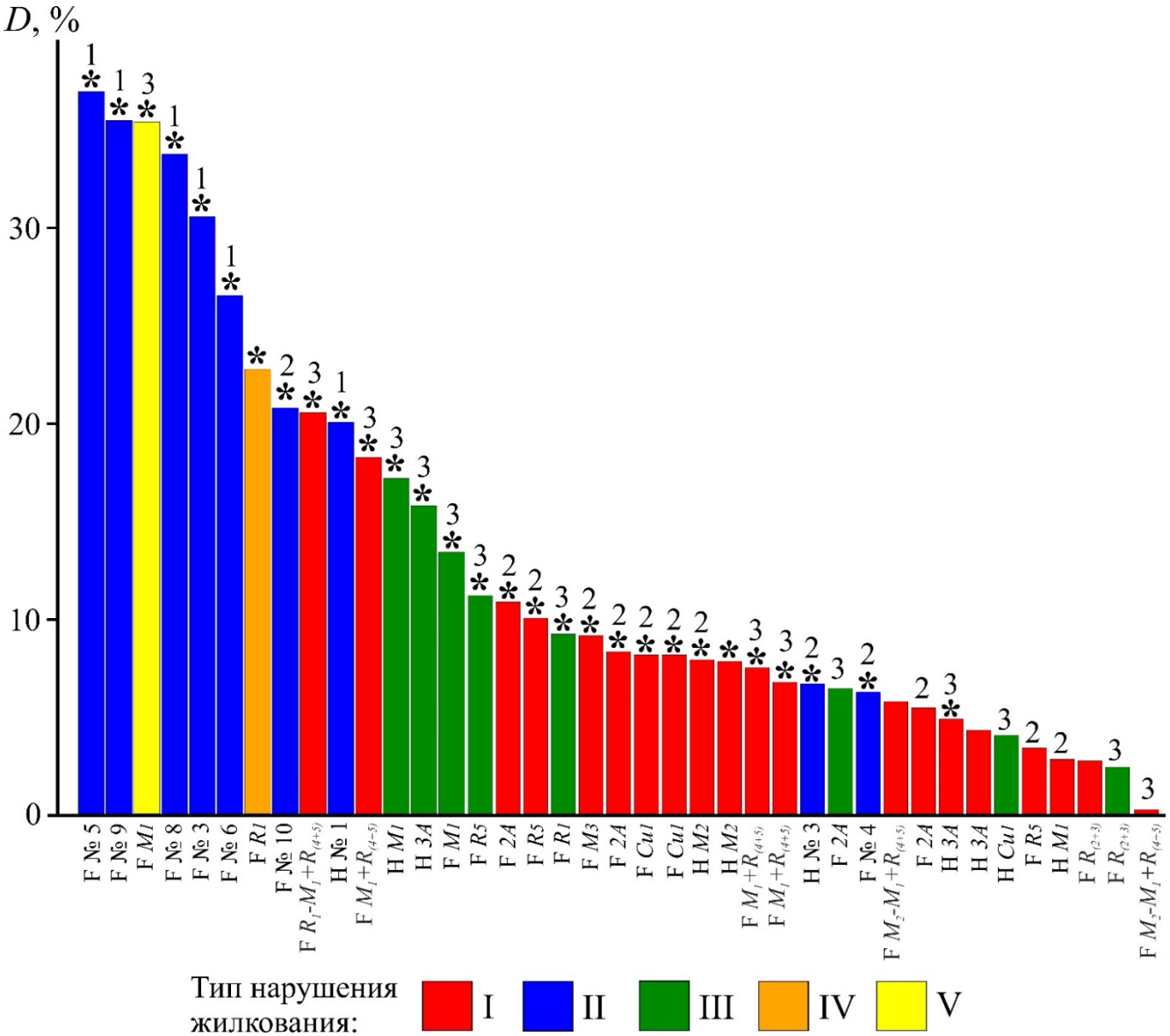
$$p_{symm} = p_a p_b \quad (6)$$

где p_a и p_b – вероятности возникновения фенодевиации соответственно на правой и левой сторонах тела [Астауров, 1974; Васильев, 2005; Palmer, 2012]. Фенодевиации, эмпирические частоты встречаемости которых значимо не отличаются от ожидаемых в случае их случайного и независимого проявления на разных сторонах тела особи, можно рассматривать в качестве маркеров, характеризующих нестабильность развития в исследуемой популяции. Этот вывод справедлив только для конкретной анализируемой группы. Отличия групп

по частоте встречаемости фенодевиации могут быть обусловлены не только различиями в уровне нестабильности развития, но и генетическими или экологическими факторами, поэтому для сравнения уровня нестабильности развития в разных группах целесообразно использовать редкие состояния не одного, а нескольких независимых друг от друга неметрических признаков. Согласованная динамика частот встречаемости редких состояний ряда таких признаков, вероятнее всего, будет свидетельствовать об изменении уровня стабильности развития [Солонкин и др., 2021].

Мы проанализировали закономерности антимерного проявления 39 наиболее часто встречающихся вариантов нарушений жилкования крыльев боярышницы. Как показали результаты сравнения частот встречаемости нарушений на правой и левой сторонах тела, в их проявлении отсутствует направленная асимметрия (Таблицы И.1–И.2 Приложения). Мы сравнили теоретические и эмпирические частоты встречаемости особей с асимметричным и симметричным проявлением нарушений жилкования. Согласно полученным результатам, у 29 вариантов нарушений (из анализируемых 39) частота симметричного проявления значимо превышала ожидаемую при условии их случайного и независимого развития на разных сторонах тела. Разница между наблюдаемой и ожидаемой долей симметричного проявления (*D*) у разных нарушений жилкования составляла от 0 до 37% (Рисунок 5.8; Таблицы И.1–И.2 Приложения).

Как показали результаты бета-регрессии, более редкие нарушения жилкования в меньшей степени склонны к симметричному проявлению, однако этот тренд статистически не значим ($\beta_1 = 20{,}5 \pm 13{,}5$; $z = 1{,}5$; $p = 0{,}13$). Сильнее всего тенденция к симметричному проявлению выражена у дополнительных жилок (в особенности принадлежащих к кластеру №1), а также случаев слияния и изменения порядка ветвления присутствующих в норме жилок (Рисунок 5.8).



Звёздочкой отмечены признаки, у которых различия между наблюдаемой и ожидаемой долей симметричного проявления значимы (p <0,05) с учётом поправки на множественность сравнений. Арабские цифры над столбиками обозначают номер кластера, к которому относится данный вариант нарушений жилкования. Подписи по оси X обозначают местоположение этого варианта на крыльях боярышницы (F – переднее крыло, H – заднее; номера ячеек и названия жилок приведены в соответствии с Рисунком 2.5)

Рисунок 5.8 – Разница между наблюдаемой и ожидаемой долей симметричного проявления (*D*) у 39 наиболее часто встречающихся вариантов нарушений жилкования (упорядочены в порядке убывания)

Несколько меньшие величины *D* (от 11% до 20%) характерны для большинства нарушений жилкования III типа (т.е. случаев редукции присутствующих в норме жилок) и некоторых дополнительных разветвлений, расположенных в области

переднего (верхнего) дистального угла медиальной ячейки и принадлежащих к кластеру №3. Наконец, для большинства дополнительных разветвлений, относящихся к кластерам №2 и №3, некоторых дополнительных жилок и нарушений жилкования III типа, характерны относительно невысокие величины *D* (0–10%), которые, тем не менее, в ряде случаев значимы (Рисунок 5.8; Таблицы И.1–И.2 Приложения). Нарушений жилкования, для которых характерна тенденция к повышенной асимметричности проявления (т.е. к антисимметрии), не обнаружено.

Таким образом, антимерное проявление разных нарушений жилкования крыльев боярышницы 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. Это хорошо согласуется с имеющимися в литературе сведениями: фенодевиации на разных сторонах тела проявляются случайно и независимо друг от друга [Астауров, 1974; Васильев, 2005] или демонстрируют тенденцию к симметричному проявлению [Palmer, 2012]. Нарушения жилкования, склонные к симметричному проявлению, не могут рассматриваться как результаты случайных ошибок развития, и, соответственно, частоты их встречаемости не должны использоваться для оценки уровня нестабильности развития особей в популяции. В то же время те варианты аномалий, частоты асимметричного и симметричного проявления которых существенно не отличаются от ожидаемых, вероятно, возникают вследствие случайных ошибок в ходе морфогенеза и могут быть маркерами уровня нестабильности процессов развития крыла.

Снижение или повышение уровня стабильности развития особей в популяции должно проявляться в согласованном изменении частот встречаемости разных нарушений жилкования. Если некоторые варианты нарушений жилкования действительно являются маркерами уровня нестабильности развития крыльев боярышницы, то их частоты должны варьировать сопряжённо и коррелировать друг с другом. Мы рассчитали коэффициенты корреляции Пирсона между частотами встречаемости 10 вариантов нарушений жилкования,

вероятность симметричного проявления которых значимо не отличается от ожидаемой в случае их случайной и независимой реализации на разных сторонах тела особи, в выборках из окр. д. Фомино и г. Новосибирска. Выборки объёмом менее 40 особей были исключены из анализа. Согласно полученным результатам, между некоторыми вариантами аномалий наблюдаются относительно высокие (более 0,40) и значимые корреляции. Однако в большинстве случаев частоты встречаемости рассматриваемых вариантов нарушений жилкования варьируют вне зависимости друг от друга (Таблица И.3 Приложения). Следовательно, маловероятно, что они отражают общий уровень стабильности развития особей в популяциях боярышницы.

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

Поскольку нарушения жилкования крыльев боярышницы формируются в результате реализации альтернативных путей морфогенеза, то по частотам возникновения разных вариантов этих нарушений можно судить об эпигенетическом своеобразии популяций и внутрипопуляционных групп. Мы сравнили самцов и самок боярышницы, собранных в разных популяциях (окр. д. Фомино или приобские боры г. Новосибирска), во-первых, по общему количеству нарушений жилкования, и, во-вторых, по относительным частотам встречаемости разных вариантов.

Для решения первой задачи мы проанализировали среднее число нарушений жилкования крыльев в зависимости от пола, исследуемой популяции и способа получения имаго (путём отлова либо выращивания в садках). Год взятия выборки учитывали в качестве случайного фактора. Лучше всего наши данные описывала модель с генерализованным распределением Пуассона (Таблица Г.1 Приложения). Согласно результатам этой модели, количество нарушений жилкования в наибольшей степени зависит от пола особи: у самцов аномалии жилкования крыльев встречаются чаще, чем у самок. При этом самки, отловленные в природе, имели в среднем больше нарушений, чем выращенные в

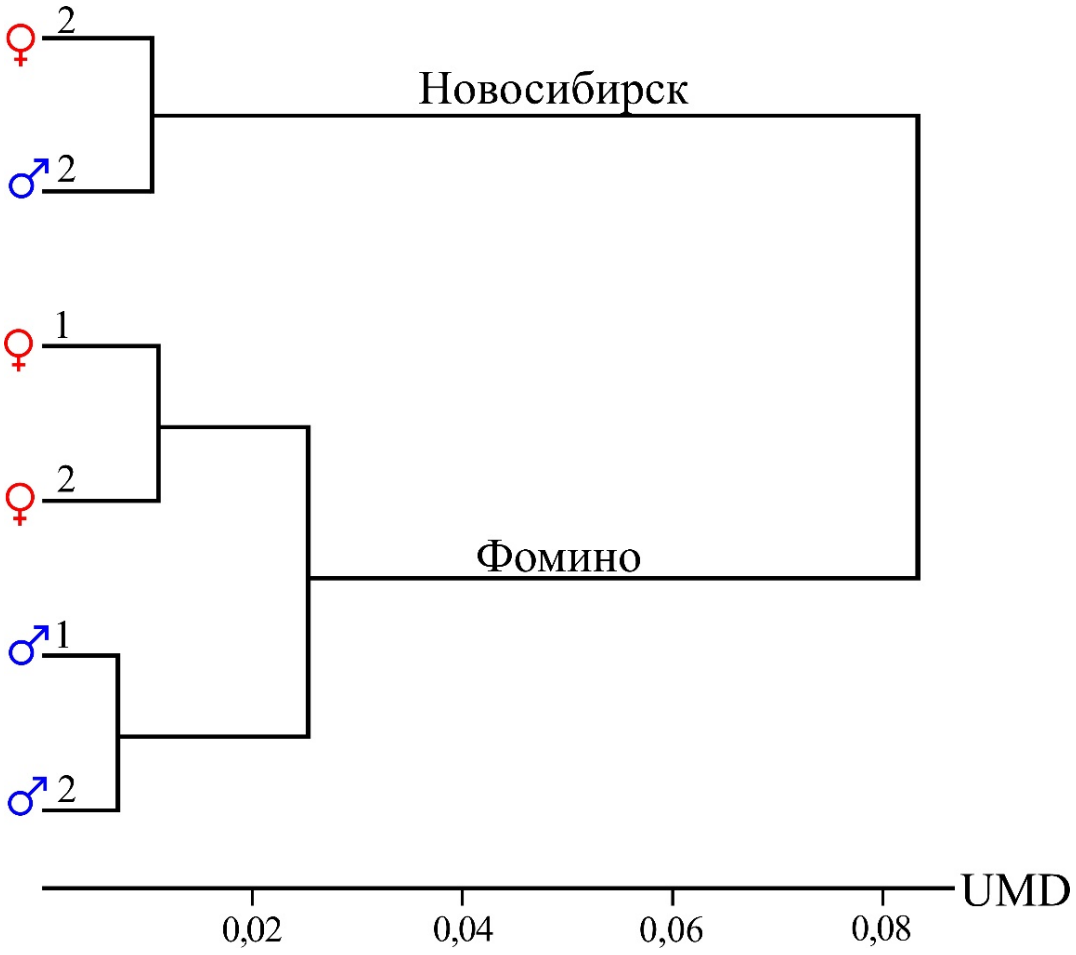
садках, а у самцов такой закономерности не наблюдалось. Наконец, имаго, собранные в разных популяциях (окр. д. Фомино и г. Новосибирска), по количеству нарушений жилкования значимо не отличались (Таблица 5.2).

Таблица 5.2 – Результаты анализа суммарного количества нарушений жилкования крыльев боярышницы в зависимости от района сбора материала, пола и способа получения имаго

Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
Свободный член (самки, собранные на стадиях гусеницы и куколки в окр. д. Фомино)	-0,59 ± 0,11	-0,80 – -0,37	-5,37	**<0,001**
Район сбора материала (Новосибирск)	0,18 ± 0,10	-0,01 – 0,38	1,82	0,069
Пол (самцы)	0,43 ± 0,08	0,27 – 0,58	5,27	**<0,001**
Способ получения имаго (отлов)	0,14 ± 0,06	0,02 – 0,27	2,23	**0,026**
Пол х Район сбора материала	-0,13 ± 0,13	-0,38 – 0,12	-1,01	0,314
Пол х Способ получения имаго	-0,26 ± 0,09	-0,44 – -0,09	-2,98	**0,003**

Для решения второй задачи было проведено сравнение выборок по относительным частотам встречаемости разных нарушений жилкования путём расчёта фенетических дистанций. Дистанции между всеми анализируемыми группами оказались значимы. Наибольшие различия наблюдались между самцами из окр. д. Фомино и имаго обоих полов из г. Новосибирска (Таблица К.1 Приложения). Согласно результатам кластерного анализа матрицы фенетических дистанций, исследуемые выборки разделяются на два основных кластера: первый образуют имаго из окр. д. Фомино, а второй – имаго из приобских боров г. Новосибирска. Внутри первого кластера обособлены подкластеры самцов и самок (Рисунок 5.9). Кроме того, была выполнена ординация выборок в пространстве первых двух осей с помощью многомерного неметрического шкалирования. Географические различия проявились вдоль первой оси, а половые – преимущественно вдоль второй (Рисунок 5.10). Таким образом, сильнее всего по частотам встречаемости разных нарушений жилкования различаются имаго разных популяций. Внутри каждой популяции друг от друга значительно

отличаются самцы и самки. И, наконец, наименее выраженные различия наблюдаются между имаго одного пола, собранными разными способами: путём отлова в природе или выращивания в садках.

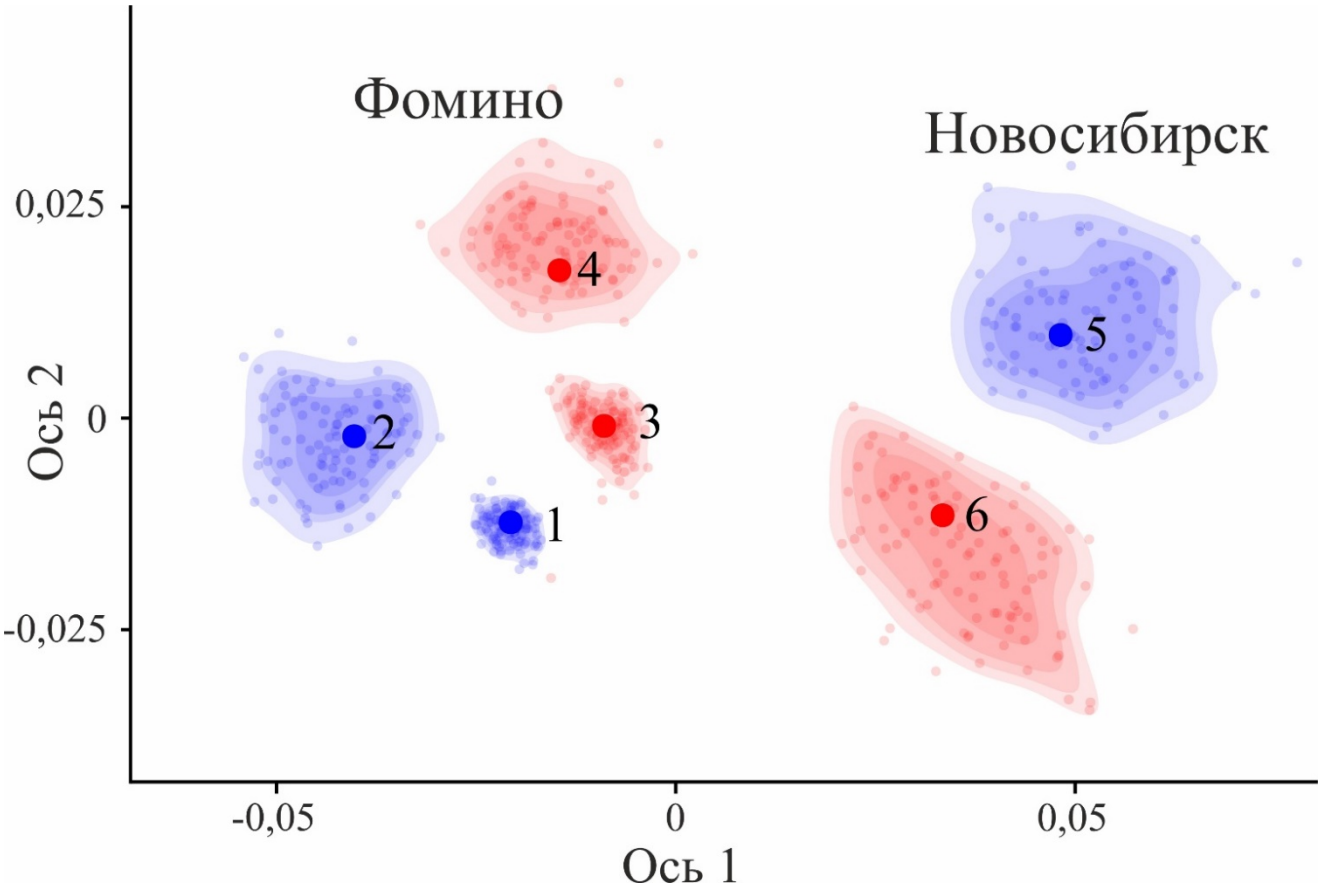


1 – отловленные в природе; 2 – выращенные в садках

Рисунок 5.9 – Результаты кластерного анализа матрицы фенетических дистанций (UMD) между выборками самцов и самок боярышницы из окр. д. Фомино и г. Новосибирска

Отличия имаго из окр. д. Фомино и г. Новосибирска главным образом обусловлены разницей в частоте встречаемости дополнительных жилок в ячейке № 10 переднего крыла: у имаго из окр. д. Фомино это один из доминирующих вариантов нарушений жилкования, а в популяции из г. Новосибирска он проявляется редко (Таблица К.2 Приложения). Кроме того, самцы и самки боярышницы из г. Новосибирска, по сравнению с имаго из окр. д. Фомино, характеризуются более высокой частотой проявления дополнительного

разветвления в дистальной части радиального ствола (Таблица К.2 Приложения). Самцы обеих популяций отличаются по частоте встречаемости дополнительной жилки в ячейке № 3 переднего крыла. У самцов боярышницы из г. Новосибирска это нарушение жилкования встречается достаточно часто, а у самцов из окр. д. Фомино – редко (Таблица К.2 Приложения).



Синим цветом обозначены выборки самцов, красным – выборки самок. Коды выборок: 1 – самцы, отловленные в природе в окр. д. Фомино; 2 – самцы из окр. д. Фомино, выращенные в садках; 3 – самки, отловленные в природе в окр. д. Фомино; 4 – самки из окр. д. Фомино, выращенные в садках; 5 – самцы из г. Новосибирска, выращенные в садках; 6 – самки, из г. Новосибирска, выращенные в садках. Области рассеивания соответствуют 95% доверительным интервалам, рассчитанным методом непараметрического бутстрэпа

Рисунок 5.10 – Результаты многомерного неметрического шкалирования матрицы фенетических дистанций (UMD) между выборками имаго боярышницы по относительным частотам встречаемости отдельных вариантов нарушений жилкования крыльев

Самцы и самки боярышницы в исследуемых популяциях отличаются друг от друга по-разному. Это наглядно демонстрируют результаты многомерного неметрического шкалирования матрицы фенетических дистанций: самки из г. Новосибирска расположены в нижней части рисунка, в то время как самки из окр. д. Фомино – в верхней (Рисунок 5.10). В окр д. Фомино самцы, по сравнению с самками, характеризуются бóльшей частотой встречаемости дополнительных разветвлений в дистальной части радиального ствола, а также на жилках *2A* и Cu_1 переднего крыла. Самки, в свою очередь, отличаются бóльшей относительной частотой встречаемости дополнительных жилок в ячейке № 3 переднего крыла. В Новосибирске, напротив, дополнительная жилка в ячейке № 3 переднего крыла встречается чаще не у самок боярышницы, а у самцов. Для самок из г. Новосибирска, в сравнении с самцами, характерна повышенная частота встречаемости дополнительного разветвления на жилке *3A* заднего крыла (Таблица К.2 Приложения).

У самцов в окр. д. Фомино, выращенных в садках, по сравнению с отловленными в природе, чаще встречаются дополнительные разветвления жилки Cu_1 переднего крыла, а также дополнительные жилки в ячейке № 3 заднего крыла, в то время как редукция жилки R_1 возникает реже. У выращенных в садках самок, также, как и у самцов, по сравнению с отловленными в природе реже возникает редукция жилки R_1 переднего крыла, но, кроме того, реже встречаются дополнительные жилки в ячейке № 10 и разветвления в дистальной части радиального ствола переднего крыла. Дополнительные жилки в ячейке № 1 заднего крыла у них, напротив, возникают чаще (Таблица К.2 Приложения).

Согласно полученным результатам, у имаго боярышницы из разных популяций нарушения жилкования возникают примерно с одинаковой частотой, но относительные частоты встречаемости отдельных вариантов существенно различаются. Предполагается, что отличия популяций или внутрипопуляционных групп по частотам встречаемости фенов неметрических признаков указывают на наличие эпигенетических различий между ними [Васильев, 1988; 2005; Ansorge, 2001; Васильев, Васильева, 2009; Lehmann, Stefen, 2021]. Имеется ряд

свидетельств тесной корреляции между генетической и эпигенетической (оценённой по частотам встречаемости фенов) дивергенцией популяций. Так, например, показано, что мыши разных генетических линей чётко различаются по частотам фенов неметрических признаков черепа [Экспериментальное изучение…, 1986]. Отличия человеческих популяций по частотам фенов зубов в значительной мере коррелируют с их дивергенцией по нейтральным генетическим локусам [Do dental nonmetric traits…, 2020]. Поэтому весьма вероятно, что фенетические различия выборок имаго боярышницы из окр. д. Фомино и приобских боров г. Новосибирска свидетельствуют о генетической обособленности этих популяций. В пользу этого говорит также асинхронность динамики численности популяций боярышницы на Урале и на юго-востоке Западной Сибири [Дневные чешуекрылые…, 2018; Успешность зимовки гусениц…, 2015, 2020]. Это неудивительно, учитывая, что исследуемые популяции находятся на значительном расстоянии друг от друга (около 1370 км). Однако боярышница считается видом, способным к дальним миграциям [Надзор, учёт и прогноз…, 1965; Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003; Long-distance dispersal…, 2021]. Следовательно, вполне возможно, что отдалённые популяции этого вида слабо изолированы друг от друга на обширном пространстве ареала. Согласно результатам анализа нуклеотидной последовательности гена цитохромоксидазы, популяции боярышницы на всей территории Восточной Европы, Урала, Западной и Средней Сибири не дифференцированы и относятся к одной гаплогруппе [Next generation sequencing-aided…, 2020; Is *Aporia crataegi* unsuitable host…, 2021]. Наши данные свидетельствуют о том, что популяции боярышницы на Урале и на юго-востоке Западной Сибири, тем не менее, отличаются по признакам жилкования крыльев. Известно, что морфогенез такой сложной структуры, как крыло чешуекрылых, зависит от множества разных генов [Banerjee, Monteiro, 2020]. Поэтому вполне возможно, что фенетический метод в некоторых случаях позволяет более точно, чем анализ отдельных митохондриальных генов, судить не только об эпигенетической, но и о генетической дифференциации популяций. Можно полагать, что анализ частот

встречаемости редких вариаций неметрических признаков – нарушений жилкования крыльев является перспективным методом для оценки эпигенетической дифференциации популяций и внутрипопуляционных групп у боярышницы, и, возможно, у других насекомых.

Самцы и самки боярышницы существенно различаются как по общей частоте встречаемости нарушений жилкования, так и по вероятности реализации отдельных вариантов. Это служит подтверждением известного факта, что эпигенетические различия часто имеют негенетическую природу [Васильев, 2005; Rediscovering Waddington…, 2010 и др.]. Отдельного внимания заслуживает то, что самцы и самки в исследованных популяциях отличаются друг от друга по-разному. Это дополнительно указывает на специфику эпигенетического ландшафта исследуемых популяций.

Имаго, отловленные в природе, с одной стороны, и выращенные в садках, с другой, очевидно, принадлежат к одной и той же популяции или внутрипопуляционной группе. В свете этого удивительно, то, что мы обнаружили небольшие, но статистически значимые различия между этими группами как по суммарному количеству нарушений жилкования (у самцов, выращенных в садках, нарушения жилкования, как правило, встречались чаще, а у самок, наоборот, реже), так и по относительным частотам встречаемости разных вариантов. Возможно, таким образом косвенно проявились различия между выборками, собранными в разные годы: так, в окр. д. Фомино имаго отлавливали с 2001 по 2021 гг., а выращивали в садках – только в 2013–2018 и 2020–2021 гг. Однако общее количество нарушений жилкования мы анализировали с учётом года взятия выборки. Возможно, причина различий между выборками, собранными в один и тот же год разными способами, заключается в том, что гусениц и куколок мы собирали в пределах небольшого участка леса (Рисунок 2.1), в то время как имаго боярышницы могут преодолевать значительные расстояния [Надзор, учёт и прогноз…, 1965; Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003; Long-distance dispersal…, 2021]. Следовательно, при отлове имаго в природе нам могли попадаться мигранты с относительно удалённых территорий. Кроме того, вполне

возможно, что условия выращивания имаго влияют на развитие в целом, и в том числе на морфогенез жилок крыла, и, как следствие, на вероятность реализации отдельных вариантов нарушений жилкования.

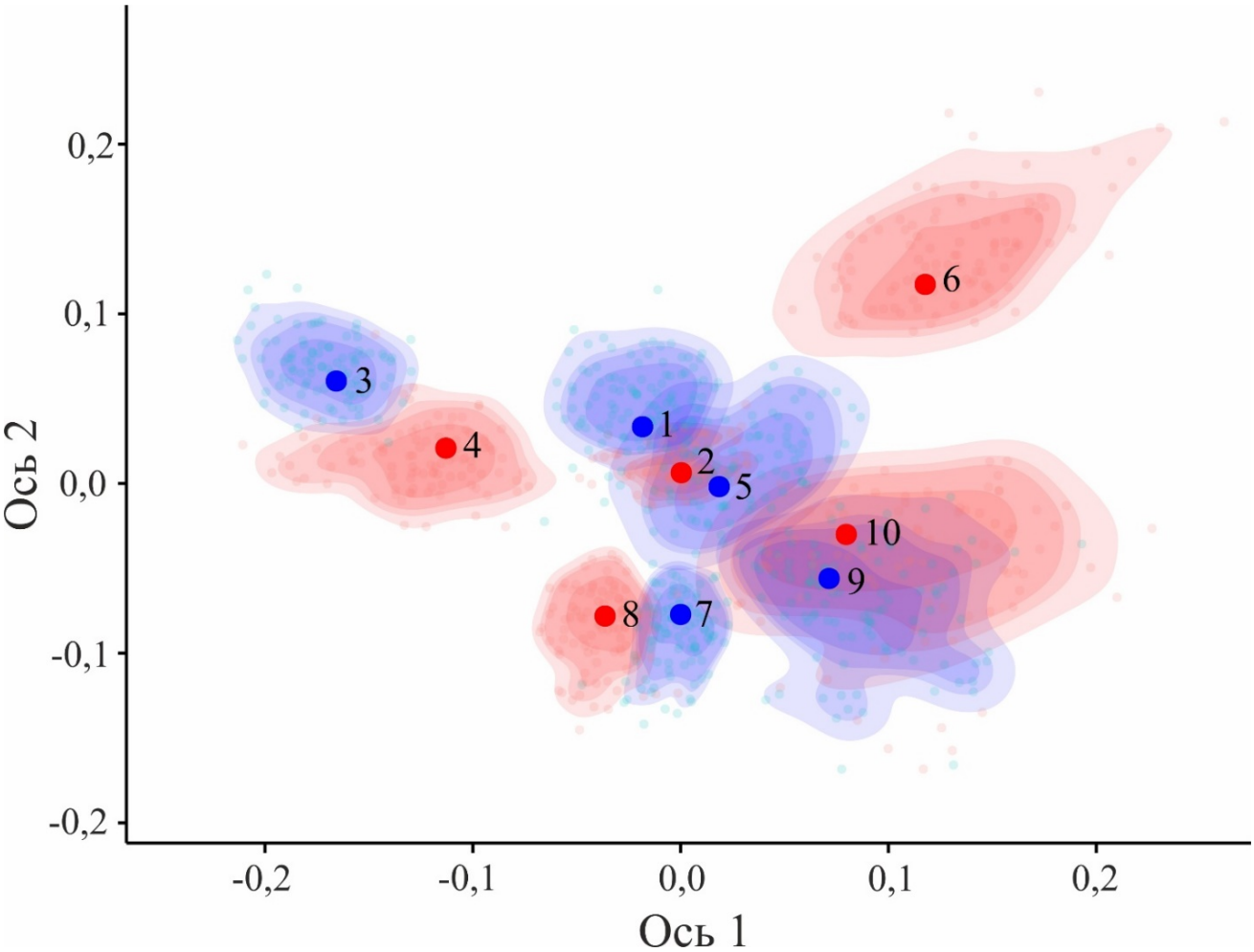
Остаётся неясным, влияет ли кормовое растение гусениц и стадия жизненного цикла, на которой была собрана особь (гусеница либо предкуколка и куколка), на общее количество нарушений жилкования крыльев и относительные частоты встречаемости разных вариантов. Для того, чтобы ответить на этот вопрос, мы проанализировали среднее число нарушений жилкования в зависимости от пола, стадии жизненного цикла, на которой была собрана особь, и кормового растения гусениц (черёмуха, яблоня или рябина). Данные из окр. д. Фомино и г. Новосибирска анализировали отдельно. Год взятия выборки учитывали в качестве случайного фактора. Лучше всего наши данные описывала модель с негативным биномиальным распределением с квадратичной зависимостью дисперсии от среднего (Таблица Г.1 Приложения). Согласно полученным результатам, в обеих популяциях количество нарушений жилкования зависит от того, на какой стадии жизненного цикла была собрана особь. В окр. д. Фомино нарушения жилкования встречались чаще у особей, собранных на стадии предкуколки или куколки, а в г. Новосибирске – наоборот, у особей, собранных на стадии гусеницы (Таблица 5.3). Кормовое растение гусениц также влияет на количество нарушений жилкования. В приобских борах г. Новосибирска нарушения жилкования чаще встречались у особей, собранных с рябины, чем у питавшихся на яблоне или черёмухе. В окр. д. Фомино эта закономерность обнаружена только у самок (Таблица 5.3).

Таблица 5.3 – Результаты анализа суммарного количества нарушений жилкования крыльев боярышницы в зависимости от пола, стадии жизненного цикла, на которой была собрана особь, и кормового растения гусениц в окр. д. Фомино и г. Новосибирска

Район сбора материала	Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
Фомино	Свободный член (самки, собранные на стадии гусеницы с черёмухи)	-0,72 ± 0,22	-1,16 – -0,28	-3,24	**0,001**
	Пол (самцы)	0,49 ± 0,11	0,28 – 0,70	4,66	**<0,001**
	Кормовое растение (рябина)	0,39 ± 0,15	0,09 – 0,69	2,54	**0,011**
	Стадия жизненного цикла (предкуколка и куколка)	0,35 ± 0,14	0,07 – 0,64	2,45	**0,014**
	Пол х Кормовое растение	-0,50 ± 0,22	-0,94 – -0,07	-2,26	**0,024**
Новосибирск	Свободный член (самки, собранные на стадии гусеницы с яблони)	-0,35 ± 0,27	-0,88 – 0,18	-1,30	0,194
	Пол (самцы)	0,38 ± 0,10	0,17 – 0,58	3,64	**<0,001**
	Кормовое растение (черёмуха)	0,16 ± 0,15	-0,15 – 0,46	1,02	0,310
	Кормовое растение (рябина)	0,55 ± 0,22	0,12 – 0,98	2,50	**0,013**
	Стадия жизненного цикла (предкуколка и куколка)	-0,63 ± 0,20	-1,02 – -0,24	-3,19	**0,001**

Также мы сравнили имаго боярышницы, собранных на разных стадиях жизненного цикла и с разных кормовых растений, по относительным частотам встречаемости отдельных вариантов нарушений жилкования. Выборки, в которых было меньше 30 особей, имеющих хотя бы одно нарушение жилкования, были исключены из расчёта фенетических дистанций. В результате мы анализировали фенетические дистанции между 6 выборками имаго, собранных на стадии гусеницы или куколки и черёмухи и рябины в окр. д. Фомино, и 4 выборками имаго, собранных на стадии предкуколки и куколки с черёмухи и яблони в г. Новосибирске (Таблица К.3 Приложения). Согласно результатам ординации выборок с помощью многомерного неметрического шкалирования (Рисунок 5.11), вдоль первой оси проявились отличия имаго разных популяций, а вдоль второй –

различия между особями, собранными на разных стадиях жизненного цикла и выращенных на разных кормовых растениях.



Синим цветом обозначены выборки самцов, красным – выборки самок. Коды выборок: 1 – самцы из окр. д. Фомино, собранные на стадии гусеницы с черёмухи; 2 – самки из окр. д. Фомино, собранные на стадии гусеницы с черёмухи; 3 – самцы из окр. д. Фомино, собранные на стадиях предкуколки и куколки с черёмухи; 4 – самки из окр. д. Фомино, собранные на стадиях предкуколки и куколки с черёмухи; 5 – самцы из окр. д. Фомино, собранные на стадии гусеницы с рябины; 6 – самки из окр. д. Фомино, собранные на стадии гусеницы с рябины; 7 – самцы из окр. г. Новосибирска, собранные на стадиях предкуколки и куколки с черёмухи; 8 – самки из окр. г. Новосибирска, собранные на стадиях предкуколки и куколки с черёмухи; 9 – самцы из окр. г. Новосибирска, собранные на стадиях предкуколки и куколки с яблони; 10 – самки из окр. г. Новосибирска, собранные на стадиях предкуколки и куколки с яблони

Рисунок 5.11 – Результаты многомерного неметрического шкалирования матрицы фенетических дистанций (UMD) между выборками самцов и самок, собранными на стадии гусеницы или предкуколки/куколки с разных кормовых растений

Выборки из г. Новосибирска сгруппировались в соответствии с кормовым растением гусениц: яблоней и черёмухой. Вдоль первой оси наиболее удалены

друг от друга выборки самок из окр. д. Фомино, выращенных на рябине, и выборки обоих полов, собранных на стадии куколки с черёмухи. Центральное положение на графике занимают выборки самцов и самок из окр. д. Фомино, собранных на стадии гусеницы (Рисунок 5.11).

Таким образом, согласно результатам анализа фенетических дистанций, выборки имаго значительно отличаются друг от друга в зависимости как от стадии жизненного цикла, на которой была собрана особь, так и от кормового растения гусениц. Самцы и самки, собранные с черёмухи на стадии гусеницы, в сравнении с особями, собранными на стадиях предкуколки и куколки, характеризуются существенно большей частотой встречаемости дополнительных жилок в ячейке № 3 переднего крыла и, наоборот, меньшей – в ячейке № 10 (Таблица К.4 Приложения). Самки, развивавшиеся на рябине в окр. д. Фомино, отличаются от развивавшихся на черёмухе большей относительной частотой встречаемости дополнительных жилок в ячейках № 3 и № 9 переднего крыла и № 1 заднего крыла (Таблица К.4 Приложения). В популяции из г. Новосибирска у самцов и самок боярышницы, развивавшихся на яблоне, в сравнении с собранными на черёмухе, относительно чаще встречались дополнительные жилки в ячейках № 3 и № 8 переднего крыла и дополнительное разветвление жилки M_2 заднего крыла, а дополнительная жилка в ячейке № 10 – реже (Таблица К.4 Приложения).

Таким образом, нами показано, что от стадии жизненного цикла, на которой была собрана особь, зависит как суммарное количество нарушений жилкования, так и относительные частоты встречаемости отдельных вариантов. Возможно, таким образом проявляются отличия особей, раньше или позже приступивших к окукливанию. Также не исключено, что выращивание имаго из гусениц в условиях полевого стационара может влиять на морфогенез жилок крыла, и, следовательно, на вероятности реализации определённых отклонений от нормы.

В меньшей степени на проявление нарушений жилкования влияет кормовое растение гусениц. У имаго, собранных в приобских борах г. Новосибирска с черёмухи или яблони, нарушения жилкования встречаются с одинаковой

частотой, однако, различаются относительные частоты встречаемости отдельных вариантов. У особей, развивавшихся на рябине, нарушения жилкования встречались чаще, чем у питавшихся на черёмухе или яблоне (в окр. д. Фомино эта закономерность была обнаружена только у самок). Ранее нами было показано, что на рябине гусеницы боярышницы развиваются дольше и достигают меньших размеров, чем на черёмухе или яблоне (см. Влияние кормовых растений…, 2020, а также подглаву 4.3). Можно предположить, что гусеницы боярышницы на рябине подвергаются стрессу, который приводит к дестабилизации процессов морфогенеза крыла и, тем самым, к увеличению частоты встречаемости отклонений от нормы. Однако основной вклад в увеличение частоты встречаемости нарушений жилкования у боярышниц, развивавшихся на рябине, вносят дополнительные жилки, расположенные в ячейках № 3 и № 9 переднего крыла и № 1 заднего крыла (Таблица К.4 Приложения). Как было показано выше (см. Солонкин и др., 2021 и подглаву 5.2), эти нарушения жилкования склонны к совместному и симметричному возникновению у одной и той же особи, и поэтому они не могут рассматриваться как маркер нестабильности процессов морфогенеза. Следовательно, повышенная встречаемость нарушений жилкования крыльев у боярышницы с рябины, обусловлена не снижением стабильности морфогенеза особей при развитии на этом кормовом растении, а другими причинами.

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

Хорошо известно, что рост крыльев чешуекрылых зависит от условий питания гусениц и температуры во время их развития [Nijhout, Grunert, 2010; McKenna et al., 2019; Ecdysone coordinates…, 2022]. В настоящий момент рост и морфогенез рассматриваются как самостоятельные, но тесно связанные друг с другом процессы [Mirth, Shingleton, 2019; Ecdysone coordinates…, 2022]. Поэтому можно ожидать, что условия личиночного развития влияют не только на размеры, но и на другие аспекты морфологии крыла. Накоплено множество примеров влияния температуры на форму крыла [см., например, Allometric and nonallometric

components…, 2003; Irreversible impact…, 2022]. В то же время остаётся неизвестным, зависят ли от условий среды особенности жилкования крыльев имаго. Мы предприняли попытку исследовать влияние погодных условий (температуры и количества осадков) во время развития гусениц старших возрастов и куколок на встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы. Кроме того, оценивали взаимосвязь между количеством нарушений и размерами крыльев имаго.

Анализ суммарной встречаемости всех вариантов нарушений жилкования крыльев может оказаться малоинформативным. Ранее мы показали, что закономерности проявления разных нарушений жилкования существенно различаются [Солонкин и др., 2021]. Некоторые варианты нарушений склонны к симметричному и совместному проявлению на одной и той же особи, в то время как другие возникают случайно и независимо друг от друга. Кластерный анализ корреляционной матрицы между 39 наиболее часто встречающимися вариантами нарушений жилкования позволил разделить их на три кластера (см. подглаву 5.2 и Рисунок 5.6). Первый кластер образуют дополнительные жилки, расположенные в ячейках № 3, 5, 6, 8, 9 переднего крыла и в ячейке № 1 заднего крыла, которые склонны к совместному и симметричному проявлению. Ко второму кластеру относятся главным образом добавочные разветвления, возникающие преимущественно случайно и независимо друг от друга на разных сторонах тела. Исключение составляет дополнительная жилка в ячейке № 10 переднего крыла, которая, несмотря на то, что входит в кластер № 2 и не ассоциирована с дополнительными жилками, составляющими кластер № 1, склонна к симметричному проявлению (Рисунок 5.8). Наконец, в кластер № 3 вошли случаи редукции присутствующих в норме жилок и некоторые дополнительные разветвления, расположенные в районе переднего дистального края срединной ячейки переднего крыла. Некоторые из них демонстрируют тенденцию к симметричному проявлению, в то время как другие реализуются случайно и независимо на разных сторонах тела (Рисунок 5.8).

Влияние погодных условий во время развития преимагинальных стадий на количество нарушений жилкования крыльев анализировали на примере имаго, собранных в окр. д. Фомино. Были проанализированы выборки имаго, отловленных в природе и выращенных в садках, включающие не менее 20 особей с неповреждёнными крыльями. Для каждой выборки рассчитали среднее количество нарушений жилкования каждого кластера. Варианты нарушений, не попавшие ни в один из кластеров (см. подглаву 5.2), были исключены из анализа.

Данные по нарушениям жилкования, принадлежащим к кластерам № 1 и № 2, лучше всего описываются гамма-распределением (Таблица Г.2 Приложения). В связи с этим они были проанализированы с помощью гамма-регрессии. Взаимодействия между предикторами не оценивали, поскольку включение их в модели приводило к повышению величины AIC. Согласно полученным результатам, на количество нарушений жилкования крыльев, относящихся к первому кластеру, значимо влияет температура воздуха во время развития преимагинальных стадий весной (Таблица 5.4). В годы с холодной весной встречается больше дополнительных жилок, принадлежащих к этому кластеру, чем в годы с тёплой весной (Рисунок 5.12). Встречаемость нарушений жилкования, относящихся к кластеру № 2, наоборот, не зависит от температуры, но зависит от пола имаго и количества осадков (Таблица 5.4). Нарушения жилкования, принадлежащие к этому кластеру, встречаются в большем количестве в годы с обильными осадками и чаще у самцов, чем у самок (Рисунок 5.13А).

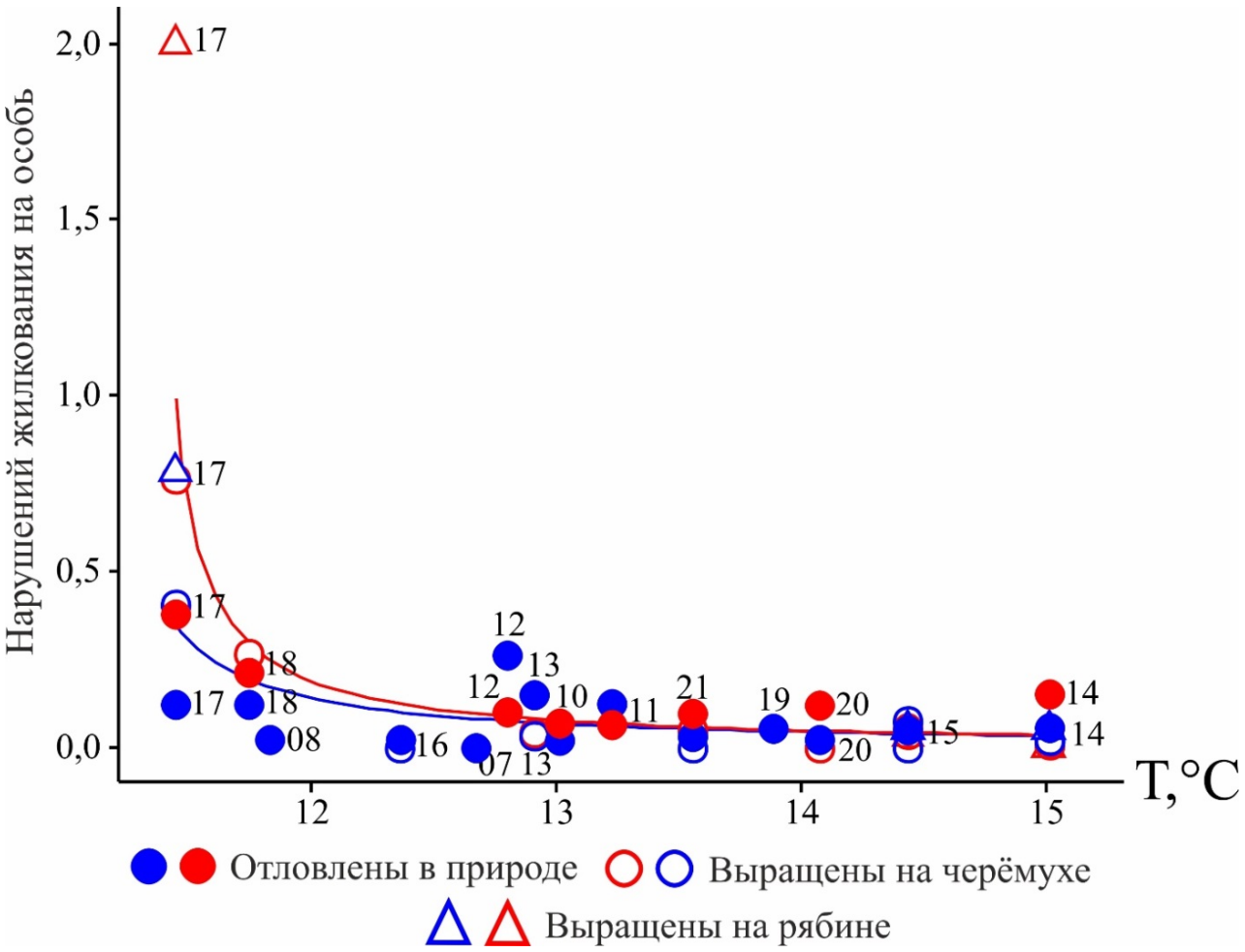
Данные по нарушениям жилкования кластера № 3 лучше всего описываются логнормальным распределением (Таблица Г.2 Приложения). Поэтому мы их анализировали после логарифмической трансформации с помощью обычной линейной регрессии. Как показали полученные результаты, количество нарушений жилкования кластера № 3, так же, как и кластера № 2, зависит от пола имаго и количества осадков (Таблица 5.4). Нарушения жилкования, принадлежащие к кластеру № 3, так же, как и в случае с кластером № 2, чаще встречаются у самцов, чем у самок, и в годы с дождливой весной чаще,

чем в годы с засушливой (Рисунок 5.13Б). Влияние температуры на встречаемость нарушений жилкования из кластера № 3 неоднозначно. У самок обнаружена тенденция на грани статистической значимости к снижению количества нарушений жилкования с увеличением температуры воздуха во время развития преимагинальных стадий (так же, как у нарушений жилкования из кластера № 1; Таблица 5.4 и Таблица Л.1 Приложения). У самцов этот тренд отсутствует (Таблица Л.1 Приложения).

Таблица 5.4 – Результаты анализа количества нарушений жилкования крыльев, относящихся к разным кластерам, у самцов и самок боярышницы в зависимости от температуры и количества осадков во время развития преимагинальных стадий весной

№ кластера	Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	t	p
1	Свободный член	15,00 ± 2,49	10,54 – 20,33	6,02	**<0,001**
	Пол	1,86 ± 1,54	-0,70 – 5,54	1,21	0,233
	Температура	8,96 ± 1,64	6,01 – 12,46	5,47	**<0,001**
	Количество осадков	-0,46 ± 2,18	-4,46 – 4,06	-0,21	0,833
2	Свободный член	4,77 ± 0,46	3,93 – 5,72	10,45	**<0,001**
	Пол	-1,43 ± 0,52	-2,50 – -0,44	-2,72	**0,009**
	Температура	0,19 ± 0,24	-0,29 – 0,66	0,77	0,444
	Количество осадков	-1,20 ± 0,27	-1,75 – -0,68	-4,42	**<0,001**
3	Свободный член	-1,85 ± 0,09	-2,04 – -1,66	-19,58	**<0,001**
	Пол имаго	0,35 ± 0,14	0,08 – 0,62	2,60	**0,013**
	Температура	-0,18 ± 0,10	-0,37 – 0,02	-1,84	0,072
	Количество осадков	0,31 ± 0,07	0,17 – 0,45	4,55	**<0,001**
	Пол х Температура	0,24 ± 0,14	-0,04 – 0,51	1,75	0,087

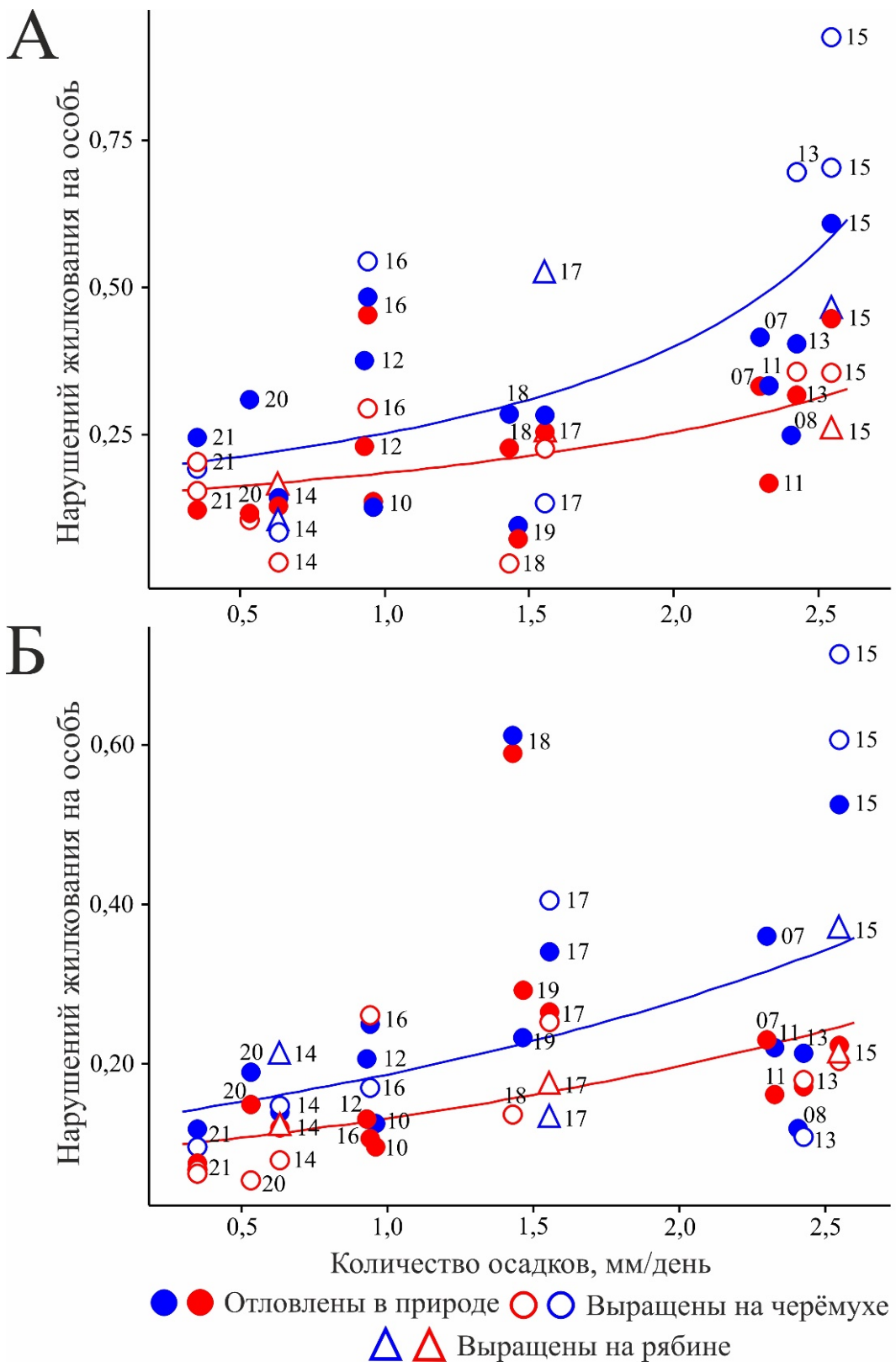
Примечание – при построении модели для количества нарушений из кластеров № 1 и № 2 использовалась гамма-регрессия с инвертированной связью между откликом и предикторами, поэтому интерпретация регрессионных коэффициентов противоположна обычной: положительный знак при регрессионном коэффициенте указывает на уменьшение количества нарушений жилкования, а отрицательный – на увеличение



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

Рисунок 5.12 – Среднее число нарушений жилкования крыльев из кластера № 1 в зависимости от температуры во время развития преимагинальных стадий боярышницы весной в окр. д. Фомино

Мы проанализировали связь между площадью переднего крыла и количеством обнаруженных у особи нарушений жилкования, относящихся к разным кластерам. Год взятия выборки учитывали в качестве случайного фактора. Согласно полученным результатам, имеется значимая связь между площадью переднего крыла и количеством нарушений жилкования, принадлежащих к кластеру № 1: у имаго с более мелкими крыльями они встречаются чаще и в большем количестве. Эта закономерность обнаружена как для популяции из окр. д. Фомино, так и из г. Новосибирска (Таблица М.1 Приложения).



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

Рисунок 5.13 – 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

Однозначная связь между размерами крыльев и встречаемостью других вариантов нарушений жилкования отсутствует. Самки с нарушениями жилкования, принадлежащими к кластеру № 3, как правило, также имеют более мелкие крылья. Однако, эта закономерность значима только для самок, выращенных в садках, и не значима для самок, отловленных в природе (Таблица М.1 Приложения). У самцов, наоборот, наблюдается статистически не значимая тенденция к увеличению размеров переднего крыла с повышением количества нарушений жилкования третьего кластера (Таблица М.1 Приложения). Ещё более противоречивую картину демонстрируют нарушения жилкования, принадлежащие к кластеру № 2. В некоторых случаях (у самок из окр. д. Фомино, отловленных в природе, и самцов, выращенных в садках) нарушения жилкования из этого кластера чаще встречаются у имаго с более крупными крыльями. В других случаях эта тенденция либо не значима, либо меняется на противоположную (Таблица М.1 Приложения).

Таким образом, нарушения жилкования из разных кластеров по-разному зависят от погодных условий во время развития преимагинальных стадий и размеров имаго. Встречаемость дополнительных жилок из кластера № 1 максимальна в годы с холодной весной (Рисунок 5.12) и зависит от размеров имаго: у особей с более мелкими крыльями эти нарушения жилкования встречаются чаще и в бóльшем количестве. Ранее было показано, что размеры крыльев и масса тела имаго боярышницы увеличиваются с ростом температуры окружающей среды во время развития гусениц старших возрастов и куколок (см. подглаву 4.4). Таким образом, в годы с холодной весной самцы и самки боярышницы обладают более мелкими крыльями, на которых относительно часто возникают дополнительные жилки. В годы с тёплой весной имаго крупнее, и на их крыльях дополнительные жилки встречаются реже.

Остаётся неясным, что именно (низкая температура или мелкие размеры имаго) способствует появлению дополнительных жилок в ячейках крыльев боярышницы. Известно, что развитие личинок и куколок медоносной пчелы в условиях низких температур приводит к формированию нарушений жилкования

крыльев у имаго [Low temperature exposure…, 2018]. Однако картина, наблюдаемая нами у боярышницы, существенно отличается от описанной для медоносной пчелы. У медоносной пчелы в условиях экстремально низких температур, близких к нижнему порогу развития, возникает целый спектр разнообразных аномалий жилкования. В нашем случае у некоторых имаго боярышницы в условиях относительно низкой, но вполне нормальной для этого вида температуры во время развития преимагинальных стадий реализуется комплекс определённых, коррелирующих друг с другом вариантов нарушений. Ранее мы показали (см. подглаву 5.3), что высокие частоты встречаемости дополнительных жилок, принадлежащих к кластеру № 1, характерны не только для особей, развивавшихся в холодные годы, но также для самок, питавшихся рябиной и для всех выращенных из гусениц имаго. Эти имаго характеризуются мелкими размерами (см. подглавы 4.2–4.3). Поэтому вероятно, что появление дополнительных жилок, образующих кластер № 1, обусловлено не прямым влиянием температуры, а связано с мелкими размерами имаго.

Морфогенез и дифференцировка, в отличие от роста, традиционно рассматриваются как устойчивые процессы, относительно независимые от внешних факторов [Mirth, Shingleton, 2019; Ecdysone coordinates…, 2022]. Например, известно, что нехватка пищи в конце последнего личиночного возраста угнетает рост крыльев у табачного бражника *M. sexta* и нимфалиды *J. coenia*, но не оказывает заметного влияния на развитие жилок и крылового рисунка [McKenna et al., 2019]. Изменчивость формы крыла в зависимости от температуры в большинстве случаев является следствием адаптивной фенотипической пластичности [Allometric and nonallometric components…, 2003; Phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii*…, 2018; Irreversible impact…, 2022]. Наши данные свидетельствуют о том, что в некоторых случаях, не связанных с адаптивной пластичностью, процессы дифференцировки и морфогенеза жилок крыла также зависят от факторов окружающей среды. Известно, что нормальный рост и развитие крыльев чешуекрылых определяется балансом гормонов – инсулиноподобного фактора роста и экдизона. Инсулиноподобный пептид

стимулирует синтез белка преимущественно в ячейках крыла, в то время как экдизон – как в жилках, так и между ними [Nijhout et al., 2018]. Нехватка пищи во второй половине последнего личиночного возраста подавляет секрецию инсулина и угнетает рост крыльев [McKenna et al., 2019]. Мелкие размеры имаго боярышницы могут быть связаны с недостаточным питанием гусениц. Так, листья рябины, возможно, обладают меньшей питательной ценностью, чем листья черёмухи (см. подглаву 4.3). Кроме того, гусеницы боярышницы, выращиваемые в садках, часто отказывались от пищи и плохо росли (см. подглаву 4.2). Можно предположить, что низкая концентрация инсулина, обусловленная дефицитом питательных веществ, недостаточна для нормального развития участков между жилками и способствует формированию лишних жилок посреди ячеек крыла.

Встречаемость нарушений жилкования из кластеров № 2 и 3, в отличие от дополнительных жилок, составляющих кластер № 1, не зависит (или слабо зависит) от температуры во время развития гусениц старших возрастов и куколок, но зато зависит от количества осадков. В годы с более дождливой весной нарушения жилкования встречаются в большем количестве (Рисунок 5.13). Насколько нам известно, ранее влияние количества осадков на особенности морфологии крыльев чешуекрылых не изучалось. Наши результаты свидетельствует о важности учёта этого фактора в эколого-морфологических и популяционных исследованиях. Кроме того, они демонстрируют, что условия окружающей среды во время развития преимагинальных стадий могут влиять не только на рост крыльев, но и на процессы дифференцировки жилок.

Возможные механизмы связи между количеством осадков и возникновением нарушений жилкования неясны. Известно, что количество осадков весной может влиять на биохимический состав листвы кормовых растений, и, тем самым, на рост гусениц [Huberty, Denno, 2004; Gely et al., 2020]. Нами показано, что в условиях дождливой весны имаго боярышницы имеют меньшую массу тела и бóльшую относительную массу груди (см. подглаву 4.4 и Рисунок 4.9). Однако встречаемость нарушений жилкования из кластеров № 2 и 3 в большинстве случаев не зависит от размеров имаго (Таблица М.1 Приложения).

Остаётся неизвестным, каким именно образом количество осадков во время развития преимагинальных стадий весной может влиять на вероятность реализации определённых вариантов нарушений жилкования крыльев боярышницы.

5.5 Влияние плотности популяции на встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы

На пике численности и в конце вспышки массового размножения эруптивные виды чешуекрылых сталкиваются с нехваткой корма, снижением его качества, распространением латентных вирусных инфекций. Это, как правило, приводит к формированию более мелких имаго [Пальникова и др., 2002; Reduction in size…, 2004; Klemola et al., 2008; The costs of colour…, 2015; Jahant-Miller et al., 2020]. Мы не обнаружили этой закономерности в исследуемых популяциях боярышницы (см. подглаву 4.5). Однако можно предположить, что плотность популяции, не оказывая заметного эффекта на итоговые размеры крыльев имаго, влияет на особенности их морфогенеза. Мы проанализировали встречаемость нарушений жилкования трёх разных кластеров (см. подглавы 5.2 и 5.4) в зависимости от плотности популяции (оценённой как категориальный фактор) и погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной в популяции из окр. д. Фомино. 2010–2013 и 2021 гг. рассматривали как годы высокой численности, а 2001–2009 и 2014–2020 гг. отнесли к латентной фазе градационного цикла. Для анализа количества нарушений жилкования, принадлежащих к кластерам № 1 и № 2, использовали гамма-регрессию (см. подглаву 5.4). Данные по нарушениям жилкования, отнесённым к кластеру № 3, лучше всего описывались логнормальным распределением (Таблица Г.2 Приложения). Поэтому их мы анализировали после логарифмической трансформации с помощью обычной линейной модели. Согласно полученным результатам, встречаемость нарушений жилкования, принадлежащих к кластерам № 1 и 2, не зависит от плотности популяции. Нарушения жилкования из кластера

№ 3 в большем количестве встречаются при низкой плотности популяции (Таблица 5.5).

Таблица 5.5 – Результаты анализа количества нарушений жилкования из разных кластеров у самцов и самок боярышницы в окр. д. Фомино в зависимости от плотности популяции и погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной

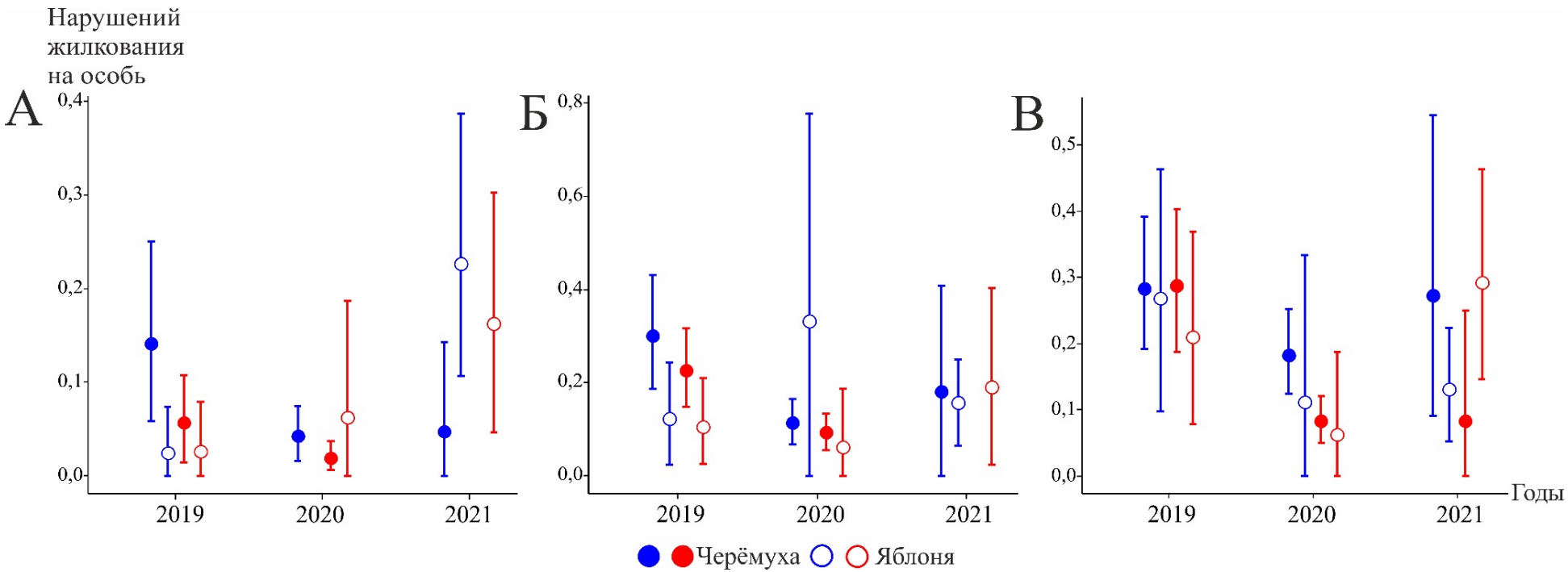
№ кластера	Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	t	p
1	Свободный член	12,58 ± 3,15	7,36 – 19,81	3,99	**<0,001**
	Пол (самцы)	1,83 ± 1,56	-0,77 – 5,59	1,17	0,249
	Плотность популяции (низкая)	4,57 ± 4,33	-4,34 – 12,95	1,06	0,297
	Температура	10,39 ± 2,28	6,42 – 15,37	4,57	**<0,001**
2	Свободный член	4,82 ± 0,58	3,76 – 6,02	8,38	**<0,001**
	Пол (самцы)	-1,42 ± 0,53	-2,50 – -0,43	-2,70	**0,010**
	Плотность популяции (низкая)	-0,11 ± 0,51	-1,18 – 0,84	-0,22	0,829
	Количество осадков	-1,16 ± 0,26	-1,70 – -0,66	-4,41	**<0,001**
3	Свободный член	-2,19 ± 0,12	-2,43 – -1,94	-18,16	**<0,001**
	Пол (самцы)	0,34 ± 0,12	0,10 – 0,58	2,90	**0,006**
	Плотность популяции (низкая)	0,49 ± 0,13	0,23 – 0,75	3,84	**<0,001**
	Температура (выборки самок)	-0,19 ± 0,08	-0,36 – -0,02	-2,24	**0,031**
	Температура (выборки самцов)	0,04 ± 0,08	-0,13 – 0,21	0,52	0,608
	Количество осадков	0,29 ± 0,06	0,17 – 0,41	4,82	**<0,001**
	Пол х Температура	0,23 ± 0,12	-0,01 – 0,47	1,96	0,056

Примечание – при построении модели для количества нарушений из кластеров № 1 и № 2 использовалась гамма-регрессия с инвертированной связью между откликом и предикторами, поэтому интерпретация регрессионных коэффициентов противоположна обычной: положительный знак при регрессионном коэффициенте указывает на уменьшение количества нарушений жилкования, а отрицательный – на увеличение

Кроме того, мы проанализировали встречаемость нарушений жилкования, принадлежащих к разным кластерам, в зависимости от плотности популяции,

оценённой количественно по результатам маршрутных учётов имаго в 2015–2021 гг. Температура и количество осадков во время развития преимагинальных стадий весной были включены в модели как ковариаты. Результаты проведённого анализа подтвердили, что плотность популяции не влияет на встречаемость нарушений жилкования из кластера № 2. Нарушения жилкования из кластера № 1 несколько чаще встречались в годы с более низкой плотностью популяции (только у самцов). Однако эта тенденция находится на грани статистической значимости, а у самок она не обнаружена (Таблица Л.1 Приложения).

Данные по приобским борам г. Новосибирска охватывают всего 3 года (2019–2021), что недостаточно для количественного анализа влияния плотности популяции на встречаемость нарушений жилкования. Однако известно, что популяция боярышницы из г. Новосибирска в 2019 г. находилась в фазе пика численности, а в 2020–2021 гг. наблюдалось затухание вспышки массового размножения (см. подглаву 3.3). Мы проанализировали количество нарушений жилкования разных кластеров у имаго, собранных на стадиях предкуколки и куколки в г. Новосибирске, в зависимости от кормового растения гусениц и года исследования. Нарушения жилкования всех трёх кластеров встречались значимо реже и в меньшем количестве в 2020 г., чем в 2019 и 2021. Количество нарушений жилкования в 2019 и 2021 г., так же, как и у имаго, выращенных на разных кормовых растениях (черёмухе и яблоне), значимо не отличалось (Таблица Л.2 Приложения; Рисунок 5.14). Таким образом, мы не обнаружили закономерного изменения встречаемости нарушений жилкования в ходе затухания вспышки массового размножения в популяции из окр. г. Новосибирска. Низкая встречаемость нарушений жилкования в 2020 г., вероятно, связана с относительно тёплой температурой мая (по данным справочно-информационного портала «Погода и климат» среднесуточная температура мая в 2020 г. составляла 15,5 °C, что на 3,4 °C выше климатической нормы).



Синим цветом обозначены самцы, красным цветом – самки

Рисунок 5.14 – Динамика количества нарушений жилкования из кластеров № 1(А); № 2 (Б) и № 3(В) у имаго, собранных на стадии предкуколки и куколки с черёмухи и яблони в окр. г. Новосибирска в 2019–2021 гг.

Следовательно, однозначная связь между плотностью популяции и встречаемостью нарушений жилкования крыльев боярышницы отсутствует. По-видимому, плотность популяции влияет на встречаемость нарушений жилкования, принадлежащих к кластеру № 3 (случаи редукции присутствующих в норме жилок и некоторые дополнительные разветвления, расположенные в районе переднего дистального края срединной ячейки переднего крыла). Эти варианты нарушений чаще встречаются в годы низкой численности. Встречаемость других нарушений жилкования, судя по полученным результатам, не зависит от плотности популяции.

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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Адаховский, Д. А. Новые данные по внутривидовым экологическим стратегиям дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Удмуртии / Д. А. Адаховский // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. – Ставрополь, 2019. – Вып. 15: Материалы XII международной научно-практической интернет-конференции. – С. 64-67.

2. Алексеев, А. А. Изучение плотностно-зависимого фазового полиморфизма лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Pyraustidae): автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.09 / Алексеев Александр Анатольевич. – Новосибирск, 2000. – 20 с.

3. Алексеев, А. А. Физиологические механизмы плотностно-зависимого фазового полиморфизма насекомых. 1. Саранча / А. А. Алексеев // Евразиатский энтомологический журнал. – 2005. – Т. 4, № 1. – С. 1-8.

4. Алексеев, А. А. Физиологические механизмы плотностно-зависимого фазового полиморфизма насекомых: чешуекрылые / А. А. Алексеев // Евразиатский энтомологический журнал. – 2007. – Т. 6, № 1. – С. 1-7.

5. Аммосов, Ю. Н. Боярышница *Aporia crataegi* L. в Центральной Якутии / Ю. Н. Аммосов // Вредные насекомые лесов Советского Дальнего Востока / отв. ред. Г. О. Криволуцкая. – Владивосток: Дальневост. фил. СО АН СССР, 1966. – С. 169-172.

6. Аникин, В. В. К биологии и экологии основных вредителей из семейства белянок (Lepidoptera, Pieridae) Саратовской области / В. В. Аникин // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – 2015. – № 12. – С. 105-107.

7. Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Перепончатокрылые / А. С. Лелей (гл. ред.). – Владивосток: Дальнаука, 2012. – Т. 1. – 635 с.

8. Астапенко, С. А. Факторы динамики численности еловых пилильщиков (Symphyta, Hymenoptera) в искусственных еловых насаждениях Юга

Красноярского края / С. А. Астапенко, Е. Н. Пальникова // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – Т. 28, № 1/2. – С. 118-125.

9. Астауров, Б. Л. Наследственность и развитие / Б. Л. Астауров. – М.: Наука, 1974. – 359 с.

10. Атлас Новосибирской области / В. А. Николаев (ред.). – М.: ГУГК, 1979. – 32 с.

11. Бабенко, З.С. Насекомые-фитофаги плодовых и ягодных растений лесной зоны Приобья / З. С. Бабенко. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1982. – 270 с.

12. Баранчиков, Ю. Н. Эколого-фаунистическая характеристика чешуекрылых (Rhopalocera) горной тайги Среднего Урала / Ю. Н. Баранчиков // Фауна Урала и Европейского Севера. – Свердловск: Изд-во УрГУ, 1979. – С. 5-17.

13. Баранчиков, Ю. Н. Трофическая специализация и эффективность питания гусениц двух видов чешуекрылых листьями кустарниковых розоцветных / Ю. Н. Баранчиков // Зоологический журнал. – 1986. – Т. 65, № 3. – С. 361-368.

14. Баранчиков, Ю. Н. Трофическая специализация чешуекрылых / Ю. Н. Баранчиков. – Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1987. – 171 с.

15. Баранчиков, Ю. Н. Эффективность использования растительного ресурса олиго- и политрофными чешуекрылыми / Ю. Н. Баранчиков // Энергетика питания и роста животных / отв. ред. С. Н. Постников. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – С. 73-85.

16. Баранчиков, Ю. Н. Факторы динамики популяций насекомых-минеров / Ю. Н. Баранчиков, И. В. Ермолаев // Энтомологические исследования в Сибири / Ю. Н. Баранчиков (ред.). – Красноярск: КФСО РЭО, 1998. – С. 4-32.

17. Беккер-Мигдисова, Е. Э. Типы изменчивости жилкования крыльев Homoptera / Е. Э. Беккер-Мигдисова // Известия Академии наук СССР. Серия биологическая. – 1948. – № 2. – С. 187-192.

18. Богачева, И. А. Массовые и многочисленные насекомые филлофаги деревьев и кустарников Екатеринбурга / И. А. Богачева, Г. А. Замшина, Н. В. Николаева // Фауна Урала и Сибири. – 2018. – № 1. – С. 46-73.

19. Болотов, И. Н. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) полуострова Канин и острова Колгуев / И. Н. Болотов // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90, № 11. – С. 1365-1373.

20. Вавилов, Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н. И. Вавилов. – Л.: Наука, 1987. – 256 с.

21. Васильев, А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции / А. Г. Васильев // Фенетика природных популяций: сборник научных трудов / отв. ред. А. В. Яблоков. – М.: Наука, 1988. – С. 158-169.

22. Васильев, А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии / А. Г. Васильев. – Екатеринбург: Академкнига, 2005. – 640 с.

23. Васильев, А. Г. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии / А. Г. Васильев, И. А. Васильева. – М.: КМК, 2009. – 511 с.

24. Васильев, А. Г. Концепция морфониши и эволюционная экология / А. Г. Васильев. – М.: КМК, 2021. – 315 с.

25. Викторов, Г. А. Управление численностью насекомых / Г. А. Викторов // Природа. – 1973. – № 11. – С. 2-15.

26. Викторов, Г. А. Экология паразитов-энтомофагов / Г. А. Викторов. – М.: Наука, 1976. – 152 с.

27. Владышевский, Д. В. Экология лесных птиц и зверей / Д. В. Владышевский. – Новосибирск: Наука, 1980. – 264 с.

28. Влияние голодания, как популяционного стресс-фактора, на активацию скрытой бакуловирусной инфекции непарного шелкопряда / С. В. Павлушин, И. А. Белоусова, Е. А. Черткова [и др.] // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81, № 1. – С. 31-36.

29. 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.

30. Влияние фазы динамики плотности и внешних условий на проявление эффекта группы у непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) / В. И. Пономарёв, Г. И. Клобуков, В. В. Напалкова [и др.] // Экология. – 2021. – № 6. – С. 450-459.

31. 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.

32. Влияние энтоморезистентности кормовых растений на популяционную динамику массовых видов лесных насекомых-филлофагов / С. А. Бахвалов, Е. В. Колтунов, В. Н. Жимерикин [и др.] // Евразиатский энтомологический журнал. – 2011. – Т. 10, № 3. – С. 271-277.

33. Воронцов, А. И. Патология леса / А. И. Воронцов. – М.: Лес. пром-сть, 1978. – 272 с.

34. Вшивкова, Т. А. Оценка корма гусениц первого возраста непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. / Т. А. Вшивкова // Вестник Московского государственного университета леса - Лесной вестник. – 2009. – № 5. – С. 107-110.

35. Голосова, М. А. Роль энтомопатогенных вирусов в динамике численности лесных насекомых / М. А. Голосова // Вестник Московского государственного университета леса - Лесной вестник. – 2003. – № 2. – С. 40-46.

36. Голутвин, Г. И. Синхронизация вспышек массового размножения некоторых чешуекрылых в Иркутской области / Г. И. Голутвин // Защита леса. – 1972. – № 144. – С. 12-18.

37. Горбач, В. В. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Карелии / В. В. Горбач. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. – 254 с.

38. Денисова, С. И. Биохимический состав кормовых растений дендрофильных чешуекрылых Белорусского Поозерья / С. И. Денисова // Веснік Віцебскага дзяржаўнага універсітэта. – 2019. – № 4 (105). – С. 66-71.

39. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы / А. С. Исаев, Е. Н. Пальникова, В. Г. Суховольский, О. В. Тарасова. – М.: КМК, 2015. – 262 с.

40. Динамика численности шелкопряда-монашенки *Lymantria monacha* L. и непарного шелкопряда *L. dispar* L. (Lymantriidae, Lepidoptera): роль кормового ресурса и вирусной инфекции / С. А. Бахвалов, А. В. Ильиных, В. Н. Жимерикин, В. В. Мартемьянов // Евразиатский энтомологический журнал. – 2002. – Т. 1, № 1. – С. 101-108.

41. Динамика экосистем Новосибирского Академгородка / отв. ред. И. Ф. Жимулев. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. – 438 с.

42. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Новосибирской области. 5. Дополнения и общее обсуждение / В. В. Ивонин, О. Э. Костерин, С. Л. Николаев, М. А. Юдина // Евразиатский энтомологический журнал. – 2018. – Т. 17, № 1. – С. 26-52.

43. Евтушенко, Н. Д. Массовые размножения основных вредителей яблони в Украине / Н. Д. Евтушенко // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2000. – Т. 8, № 1. – С. 142-145.

44. Ермолаев, И. В. Непериодическая популяционная волна на примере лиственничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* (Lepidoptera, Coleophoridae) / И. В. Ермолаев // Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93, № 8. – С. 967-981.

45. Ермолаев, И. В. Экологические механизмы непериодической популяционной волны на примере тополевой моли-пестрянки – *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) / И. В. Ермолаев // Журнал общей биологии. – 2019. – Т. 80, № 6. – С. 451-476.

46. Ермолаев, И. В. Влияние плотности популяции липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) на соотношение внутрипопуляционных форм / И. В. Ермолаев, Н. В. Ижболдина // Энтомологическое обозрение. – 2012. – Т. 91, № 1. – С. 131-142.

47. Захаров, В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход) / В. М. Захаров. – М.: Наука, 1987. – 216 с.

48. Золотарёв, Е. Х. О развитии гусениц боярышницы (*Aporia crataegi* L.) в период зимовки / Е. Х. Золотарёв // Зоологический журнал. – 1950. – Т. 29, № 2. – С. 152-158.

49. Изучение механизмов устойчивости раннего эмбрионального развития плодовой мушки дрозофилы / С. Ю. Суркова, В. В. Гурский, Д. Райниц, М. Г. Самсонова // Онтогенез. – 2011. – Т. 42, № 1. – С. 3-19.

50. Ильиных, А. В. Эпизоотология бакуловирусов / А. В. Ильиных // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2007. – № 5. – С. 524-533.

51. Ильиных, А. В. Вертикальная передача бакуловирусов / А. В. Ильиных // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2019. – № 3. – С. 321-330.

52. Ильиных, А. В. Вирусоносительство и полиэдроз в популяциях непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) / А. В. Ильиных, О. В. Поленогова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2014. – № 207. – С. 29-36.

53. Кайгородцев, П. И. Факторы изменения численности боярышницы на Среднем Урале / П. И. Кайгородцев // Труды Свердловского СХИ. –1971. – Т. 23. – С. 56.

54. Карпов, А. Е. Активация вируса ядерного полиэдроза как метод борьбы с боярышницей *Aporia crategi* L. (Lepidoptera: Pieridae) / А. Е. Карпов // Молекулярная биология. – 1981. – № 29. – С. 81-84.

55. 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.

56. Коваленко, Е. Е. Новый подход к анализу свойств изменчивости / Е. Е. Коваленко, И. Ю. Попов // Журнал общей биологии. – 1997. – Т. 58, № 1. – С. 70-83.

57. Коломиец, Н. Г. Паразиты боярышницы и черемуховой моли в Западной Сибири / Н. Г. Коломиец // Труды Томского государственного университета. Серия биологическая. – 1956. – Т. 142. – С. 215-222.

58. Кондаков, Ю. Л. Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах красноярского края / Ю. Л. Кондаков // Энтомологические исследования в Сибири. / под ред. Ю. Н. Баранчикова. – Красноярск: КФСО РЭО, 2002. – Вып. 2 – С. 25-74.

59. Коников, А.С. Регуляторы численности лесных насекомых / А. С. Коников. – Новосибирск: Наука, 1978. – 95 с.

60. Копылов, М. А. Фенотипические реакции популяций дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) на неоднородность факторов среды: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.02.08 / Копылов Максим Анатольевич. – Горно-Алтайск, 2016. – 19 с.

61. Копылов, М. А. Изменчивость популяций боярышницы *Aporia crataegi* (Lepidoptera, Pieridae) во временном и пространственном аспектах / М. А. Копылов, П. Ю. Малков // Мир науки, культуры, образования. – 2012. – № 6. – С. 486-490.

62. Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии / Ю. П. Коршунов. – М.: КМК, 2002. – 424 с.

63. Краснюк, П. И. Боярышница / П. И. Краснюк // Труды Млеевской садово-огородной станции. – 1928. – № 12. – 44 с.

64. Крылов, Г. В. Леса Западной Сибири / Г. В. Крылов. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 255 с.

65. Кузнецова, В. В. Боярышница (*Aporia crataegi* L.) в пригородных насаждениях г. Красноярска: биология, динамика численности, взаимодействие с кормовыми растениями: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.16 / Кузнецова Виктория Валерьевна. – Красноярск, 2004. – 18 с.

66. Кузнецова, В. В. Факторы динамики численности боярышницы (*Aporia crataegi* L.) в пригородных насаждениях г. Красноярска / В. В. Кузнецова, Е. Н. Пальникова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2014. – № 207. – С. 49-59.

67. Кулакова, О. И. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Rhopalocera) урбанизированных территорий Республики Коми / О. И. Кулакова, А. Г.

Татаринов // Евразиатский энтомологический журнал. – 2019. – Т. 18, № 6. – С. 414-425.

68. Куликов, П. В. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области / П. В. Куликов, Н. В. Золотарёва, Е. Н. Подгаевская. – Екатеринбург: Гощицкий, 2013. — 612 с.

69. Куренщиков, Д. К. Популяция азиатской формы непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в эруптивной фазе динамики численности / Д. К. Куренщиков, В. В. Мартемьянов, Е. Л. Имранова // Сибирский экологический журнал. – 2020. – Т. 27, № 2. – С. 217-226.

70. Ли, Н. Г. Физиолого-биохимические адаптации *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae) к сухому и холодному климату Центральной Якутии / Н. Г. Ли // Евразиатский энтомологический журнал. – 2006. – Т. 5, № 2. – С. 173-180.

71. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Rhopalocera) Европейского Севера России: Север Югорского полуострова (Амдерма) и остров Вайгач / А. А. Власова, И. Н. Болотов, М. Ю. Гофаров [и др.] // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия Естественные науки. – 2014. – № 3. – С. 48-60.

72. Лопатина, Е. Б. Пластичность температурных норм развития насекомых (обзор) / Е. Б. Лопатина // Евразиатский энтомологический журнал. – 2018. – Т. 17, № 1. – С. 63-72.

73. Лучицкая, И. О. Климат Новосибирска и его изменения / И. О. Лучицкая, Н. И. Белая, С. А. Арбузов. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. – 224 с.

74. Мартемьянов, В. В. Экологические взаимосвязи в системе триотрофа и их влияние на развитие и популяционную динамику лесных филлофагов / В. В. Мартемьянов, С. А. Бахвалов // Евразиатский энтомологический журнал. – 2007. – Т. 6, № 2. – С. 205-221.

75. Мартынова, О. М. Индивидуальная изменчивость крыльев Mecoptera / О. М. Мартынова // Известия Академии наук СССР. Серия биологическая. – 1948. – № 2. – С. 193-198.

76. Масленникова, В. А. Об условиях, определяющих диапаузу паразитических перепончатокрылых *Apanteles glomeratus* (Hym. Braconidae) и *Pteromalus puparum* (Hym. Halcidoidea) / В. А. Масленникова // Энтомологическое обозрение. – 1958. – Т. 37, № 3. – С. 538-545.

77. Мина, М. В. Рост животных / М. В. Мина, Г. А. Клевезаль. – М.: Наука, 1976. – 291 с.

78. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР / под ред. А. И. Ильинского, И. В. Тропина. – М.: Лес. пром-сть, 1965. – 524 с.

79. Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / отв. ред. В. И. Кузнецов. – СПб.: Наука, 1999. – Т. 3: Чешуекрылые, ч. 2. – 410 с.

80. Некрутенко, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Крыма: определитель / Ю. П. Некрутнеко. – Киев: Наук. думка, 1985. – 152 с.

81. Непарный шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири / В. И. Пономарёв, А. В. Ильиных, Ю. И. Гниненко [и др.]. – Екатеринбург: УрО РАН, 2012. – 321 с.

82. Непарный шелкопряд *Lymantria dispar* L. на Южном Урале: особенности популяционной динамики и моделирование / В. Г. Суховольский, В. И. Пономарёв, Г. И. Соколов [и др.] // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76, № 3. – С. 179-194.

83. Определитель насекомых Дальнего Востока России / под общ. ред. П. А. Лера. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – Т. 5: Ручейники и чешуекрылые, ч.1. – 540 с.

84. Орлов, Л. М. Жилкование крыла златоглазки *Chrysopa adspersa* Wesm. (Chrysopidae, Neuroptera) как модель микроэволюционных исследований / Л. М. Орлов // Журнал общей биологии. – 1975. – Т. 35, № 6. – С. 902-913.

85. Орловская, Е. В. Географическое распространение и проявление вирозов у вредных дендрофильных насекомых на территории Советского Союза / Е. В. Орловская // Энтомологическое обозрение. – 1968. – Т. 47, № 4. – С. 741-756.

86. Осипенко, Т. И. Листогрызущие чешуекрылые-вредители яблони (листовки, боярышника) и биологическое обоснование мер борьбы с ними в условиях

Центральной степи Украины: автореф. дис. … канд. биол. наук: 06.01.11 / Осипенко Татьяна Ивановна. – Умань, 1984. – 15 с.

87. Осмоловский, Г. Е. К биологии наездника *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera, Braconidae) / Г. Е. Осмоловский // Энтомологическое обозрение. – 1964. – Т. 4, № 4. – С. 387-402.

88. Отмахов, Ю. С. Антропогенная трансформация растительных сообществ сосновых лесов в городской среде / Ю. С. Отмахов, Т. С. Черникова, Б. А. Третьяков // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2018. – № 41. – С. 75-95.

89. Пальникова, Е. Н. Сосновая пяденица в лесах Сибири: Экология, динамика численности, влияние на насаждения / Е. Н. Пальникова, И. В. Свидерская, В. Г. Суховольский. – Новосибирск: Наука, 2002. – 232 с.

90. Перфильева, К. С. Аномалии крыльев у половых особей муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с разной стратегией брачного поведения / К. С. Перфильева // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79. № 11. – С. 1305-1312.

91. Перфильева, К. С. Эволюция жилкования крыльев муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.09 / Перфильева Ксения Сергеевна. – М., 2008. – 23 с.

92. Поленогова, О. В. Вирусоносительство и проявление полиэдроза у непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.): автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.02.05 / Поленогова Ольга Викторовна. – Новосибирск, 2013. – 19 с.

93. Популяционная динамика лесных насекомых / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, Л. В. Недорезов, Ю. П. Кондаков, В. В. Киселёв, В. Г. Суходольский. – М.: Наука, 2001. – 374 с.

94. Роль паразитоидов и вирусных инфекций в популяционной динамике массовых видов лесных насекомых-филлофагов / Е. В. Колтунов, С. А. Бахвалов, В. Н. Бахвалова, В. Н. Жимерикин // Успехи современной биологии. – 2014. – Т. 134, № 3. – С. 270-284.

95. Рыжкова, М. В. Пластичность температурных норм развития у бабочки дневной павлиний глаз *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae) / М. В. Рыжкова, Е. Б.

Лопатина // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2015. – Т. 51, № 3. – С. 192-203.

96. Саулич, А. Х. Биология и экология паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera: Apocrita: Parasitica): учебно-методическое пособие к курсу «Сезонные циклы насекомых» для студентов магистратуры на кафедре энтомологии / А. Х. Саулич, Д. Л. Мусолин. – СПб., 2013. – 94 с.

97. Свердловская область. Атлас: учебное пособие / под ред. В. Г. Капустина, И. Н. Корнева. – Екатеринбург: Урал. картограф. ф-ка, 2003. – 24 с.

98. Симпсон, Дж. Темпы и формы эволюции / Дж. Симпсон. – Л.: Изд-во иностр. лит., 1948. – 358 с.

99. 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.

100. Справочно-информационный портал «Погода и климат» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://www.pogodaiklimat.ru.

101. Тарасова, О. В. Энергетический баланс потребления корма насекомыми-филлофагами: оптимизационная модель / О. В. Тарасова, И. И. Калашникова, В. В. Кузнецова // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 3. – С. 83-92.

102. Татаринов, А. Г. Булавоусые чешуекрылые / А. Г. Татаринов, М. М. Долгин. – СПб.: Наука, 1999. – 183 с.

103. Татаринов, А. Г. Массовое размножение многоцветницы *Nymphalis xanthomelas* ([Denis et Schiffermüller], 1775) (Lepidoptera: Nymphalidae) на европейском Северо-Востоке России / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Эверсманния. – 2013. – № 36. – С. 47-48.

104. Теленга, Н. А. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми сельскохозяйственных лесных культур / Н. А. Теленга. – Киев: Изд-во АН Укр. ССР, 1955. – 88 с.

105. Тимофеев-Ресовский, Н. В. Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов. – М.: Наука, 1973. – 279 с.

106. Тиходеев, О. Н. Кризис традиционных представлений об изменчивости: на пути к новой парадигме / О. Н. Тиходеев // Экологическая генетика. – 2012. – Т. 10, № 4. – С. 56-65.

107. Тиходеев, О. Н. Классификация изменчивости по факторам, определяющим фенотип: традиционные взгляды и их современная ревизия / О. Н. Тиходеев // Экологическая генетика. – 2013. – Т. 11, №3. – С. 79-92.

108. Тураев, Н. С. Паразиты и их роль в подавлении массового размножения боярышницы / Н. С. Тураев // Труды Свердловского СХИ. – 1964. – Т. 11. – С. 331-335.

109. Уоддингтон, К. Х. Основные биологические концепции / К. Х. Уоддингтон // На пути к теоретической биологии / пер. с англ. С. Г. Васецкого; под ред. Б. Л. Астаурова. – М.: Мир, 1970. – С. 11-38.

110. Успешность зимовки гусениц разных возрастов боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Среднем Урале / Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин, Т. С. Ослина, И. Д. Ключерева // Евразиатский энтомологический журнал. – 2015. – Т. 14, № 2. – С. 144-148.

111. Филипченко, Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения / Ю. А. Филипченко. – М.: Наука, 1978. – 240 с.

112. Флора и растительность биологической станции Уральского государственного университета: учебное пособие по летней полевой практике для студентов биологического факультета / В. А. Мухин, А. С. Третьякова, А. Ю. Тептина [и др.]. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. – 132 с.

113. Фолконер, Д. С. Введение в генетику количественных признаков / Д. С. Фолконер. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.

114. Фролов, А. Н. Влияние характера питания на изменчивость жилкования крыла у бабочек кукурузного мотылька / А. Н. Фролов // Экология. – 1983. – Т. 14, № 1. – С. 87-88.

115. Чернов, Ю. И. Дневные бабочки (Lepidoptera, Rhopalocera) в фауне Арктики / Ю. И. Чернов, А. Г. Татаринов // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, № 10. – С. 1205-1229.

116. Черных, Е. П. Особенности содержания биологически активных веществ в листьях черемухи обыкновенной (*Padus avium* Mill.) в связи с условиями обитания / Е. П. Черных, О. В. Гоголева, Г. Г. Первышина // Вестник КрасГАУ. – 2012. – № 12 (75). – С. 83-86.

117. Шванвич, Б. Н. Курс общей энтомологии: введение в изучение строения и функций тела насекомых / Б. Н. Шванвич. – М.; Л.: Сов. наука, 1949. – 900 с.

118. Шварц, С.С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. – М.: Наука, 1980. – 278 с.

119. Шишкин, М. А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (еще раз об эволюционной роли модификаций) / М. А. Шишкин // Экология и эволюционная теория: сборник научных трудов / отв. ред. Я. М. Галл. – Л.: Наука, 1984. – С. 196-216.

120. Шкурихин, А. О. Анализ закономерностей популяционной динамики и сезонной изменчивости симпатрических видов белянок (Lepidoptera: Pieridae): автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.02.08 / Шкурихин Алексей Олегович. – Екатеринбург, 2012. – 19 с.

121. Шкурихин, А. О. Сезонная фенотипическая пластичность поливольтинной белянки *Pieris napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Южном Урале / А. О. Шкурихин, Т. С. Ослина // Экология. – 2015. – № 1. – С. 64-70.

122. Шмальгаузен, И. И. Факторы эволюции: теория стабилизирующего отбора / И. И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1968. – 452 с.

123. Шмидт-Ниельсен, К. Размеры животных: почему они так важны? / К. Шмидт-Ниельсен. – М.: Мир, 1987. – 259 с.

124. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, Н. М. Любашевский, В. И. Стариченко // Генетика. – 1986. – Т. 22, № 7. – С. 1191-1198.

125. Яблоков, А. В. Изменчивость млекопитающих / А. В. Яблоков. – М.: Наука, 1966. – 364 с.

126. Яблоков, А. В. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций: учебное пособие для студентов вузов / А. В. Яблоков, Н. И. Ларина. – М.: Высш. шк., 1985. – 159 с.

127. A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology [Electronic resource] / X. A. Harrison, L. Donaldson, M. E. Correa-Cano [et al.] // PeerJ. – 2018. – Vol. 6. – Режим доступа: https://doi.org/10.7717/peerj.4794.

128. A quantitative analysis of growth and size regulation in *Manduca sexta*: the physiological basis of variation in size and age at metamorphosis [Electronic resource] / L. W. Grunert, J. W. Clarke, C. Ahuja [et al.] // PloS one. – 2015. – Vol. 10, no 5. – Режим доступа: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127988.

129. Abbott, K. C. The dynamical effects of interactions between inducible plant resistance and food limitation during insect outbreaks / K. C. Abbott // Insect outbreaks revisited / P. Barbosa, D. K. Letourneau, A. A. Agrawal (Eds). – [S. l.]: Blackwell Publ. Ltd., 2012. – P. 30-46.

130. Adaptive developmental plasticity in a butterfly: mechanisms for size and time at pupation differ between diapause and direct development / S. M. Kivelä, M. Friberg, C. Wiklund, K. Gotthard // Biological Journal of the Linnean Society. – 2017. – Vol. 122, no. 1. – P. 46-57.

131. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments / C. K. Ghalambor, J. K. McKay, S. P. Carroll, D. N. Reznick // Functional Ecology. – 2007. – Vol. 21, no. № 3. – P. 394-407.

132. Akahira, Y. Observations on the variability of wing venation in the honeybees / Y. Akahira, S. F. Sakagami // Journal of the Faculty of Science Hokkaido University. Series 6. Zoology. – 1959. – Vol. 14, no. 2. – P. 175-184.

133. Allometric and nonallometric components of *Drosophila* wing shape respond differently to developmental temperature / V. Debat, M. Béagin, H. Legout, J. R. David // Evolution. – 2003. – Vol. 57, no. 12. – P. 2773-2784.

134. A meta-analysis of preference–performance relationships in phytophagous insects / S. Gripenberg, P. J. Mayhew, M. Parnell, T. Roslin // Ecology Letters. – 2010. – Vol. 13. – P. 383-393.

135. Angelo, M. J. Body building by insects: trade-offs in resource allocation with particular reference to migratory species / M. J. Angelo, F. Slansky Jr. // Florida Entomologist. – 1984. – Vol. 67, no. 1. – P. 22-41.

136. Angilletta, Jr. M. J. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle / Jr. M. J. Angilletta, T. D. Steury, M. W. Sears // Integrative and Comparative Biology. – 2004. – Vol. 44, no. 6. – P. 498-509.

137. Annotated and illustrated world checklist of Microgastrinae parasitoid wasps (Hymenoptera, Braconidae) [Electronic resource] / J. Fernandez-Triana, M. R. Shaw, C. Boudreault [et al.] // ZooKeys. – 2020. – Vol. 920. – Режим доступа: 10.3897/zookeys.920.39128.

138. Ansorge, H. Assessing non-metric skeleton characters as a morphological tool / H. Ansorge // Zoology. – 2001. – Vol. 104, no. № 3/4. – P. 268-277.

139. Applebaum, S. W. Density-dependent physiological phase in insects / S. W. Applebaum, Y. Heifetz // Annual Review of Entomology. – 1999. – Vol. 44. – P. 317-341.

140. Atkinson, D. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? / D. Atkinson // Advances in Ecological Research. – 1994. – Vol. 25. – P. 1-58.

141. Awmack, C. S. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects / C. S. Awmack, S. R. Leather // Annual Review of Entomology. – 2002. – Vol. 47. – P. 817-844.

142. Baguette, M. Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation / M. Baguette, S. Petit, F. Quéva // Journal of Applied Ecology. – 2000. – Vol. 37, no. 1. – P. 100-108.

143. Banerjee, T. D. Molecular mechanisms underlying simplification of venation patterns in holometabolous insects [Electronic resource] / T. D. Banerjee, A. Monteiro // Development. – 2020. – Vol. 147, no. 23. – Режим доступа: https://doi.org/10.1242/dev.196394.

144. Bauerfeind, S. S. Effects of food stress and density in different life stages on reproduction in a butterfly / S. S. Bauerfeind, K. Fischer // Oikos. – 2005. – Vol. 111, no. 3. – P. 514-524.

145. Bauerfeind, S. S. Maternal body size as a morphological constraint on egg size and fecundity in butterflies / S. S. Bauerfeind, K. Fischer // Basic and Applied Ecology. – 2008. – Vol. 9, no. 4. – P. 443-451.

146. Bauerfeind, S. S. Targeting the right trait: The relative suitability of a host plant depends on the herbivore trait considered and ambient temperature / S. S. Bauerfeind, K. Fischer // Basic and Applied Ecology. – 2013. – Vol. 14, no. 7. – P. 555-564.

147. Bauerfeind, S. S. Testing the plant stress hypothesis: stressed plants offer better food to an insect herbivore / S. S. Bauerfeind, K. Fischer // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2013. – Vol. 149, no. 2. – P. 148-158.

148. Beckwith, R. C. Effects of constant laboratory temperatures on the Douglas-fir tussock moth (Lepidoptera: Lymantriidae) / R. C. Beckwith // Environmental Entomology. – 1982. – Vol. 11, no. 6. – P. 1159-1163.

149. Beldade, P. Evolution and molecular mechanisms of adaptive developmental plasticity / P. Beldade, A. R. A. Mateus, R. A. Keller // Molecular ecology. – 2011. – Vol. 20, no. 7. – P. 1347-1363.

150. Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia / S. A. Belokobylskij, K. G. Samartsev, A. S. Il'inskaya (Eds.). – St. Petersburg: Zoological Inst. RAS, 2019. — Vol. 2: Apocrita: Parasitica. – 594 p. – (Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences; Suppl. № 8).

151. Benjamini, Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing / Y. Benjamini, Y. Hochberg // Journal of the Royal Statistical Society: Series B. (Methodological). – 1995. – Vol. 57, no. 1. – P. 289-300.

152. Benrey, B. The slow-growth–high-mortality hypothesis: a test using the cabbage butterfly / B. Benrey, R. F. Denno // Ecology. – 1997. – Vol. 78, no. 4. – P. 987-999.

153. Berger, D. What keeps insects small? – Size dependent predation on two species of butterfly larvae / D. Berger, R. Walters, K. Gotthard // Evolutionary Ecology. – 2006. – Vol. 20, no. 6. – P. 575-589.

154. Bergström, J. Natural variation in female mating frequency in a polyandrous butterfly: effects of size and age / J. Bergström, C. Wiklund, A. Kaitala // Animal Behaviour. – 2002. – Vol. 64, no. 1. – P. 49-54.

155. Berry, R. J. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus* / R. J. Berry // Genetics Research. – 1963. – Vol. 4, no. 2. – P. 193-220.

156. Berryman, A. A. The theory and classification of outbreaks / A. A. Berryman // Insect Outbreaks / P. Barbosa, J. C. Schultz (Eds). – San Diego: Acad. Press Inc., 1987. – P. 3-30.

157. Berryman, A. A. What causes population cycles of forest Lepidoptera? / A. A. Berryman // Trends in Ecology & Evolution. – 1996. – Vol. 11, no. 1. – P. 28-32.

158. Berwaerts, K. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria* / K. Berwaerts, H. Van Dyck, P. Aerts // Functional Ecology. – 2002. – Vol. 16. – P. 484-491.

159. Bhavanam, S. Effects of larval crowding and nutrient limitation on male phenotype, reproductive investment and strategy in *Ephestia kuehniella* Zeller (Insecta: Lepidoptera) / S. Bhavanam, S. Trewick // Journal of Stored Products Research. – 2017. – Vol. 71. – P. 64-71.

160. Bivariate line-fitting methods for allometry / D. I. Warton, I. J. Wright, D. S. Falster, M. Westoby // Biological Reviews. – 2006. – Vol. 81, no. 2. – P. 259-291.

161. Blunck, Von H. Der Baumweissling *Aporia crataegi* (L.) (Lep., Pieridae) und sein Massenwechsel / Von H. Blunck, H. Wilbert // Zeitschrift für angewandte Entomologie. – 1962. – Vol. 50, no. 1/4. – P. 166-221.

162. Body and wing allometries reveal flight-fecundity tradeoff in response to larval provisioning in *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) [Electronic resource] / B. R. Helm, M. A. Baldwin, J. P. Rinehart [et al.] // Journal of Insect Science. – 2021. – Vol. 21, no. 3. – Режим доступа: https://doi.org/10.1093/jisesa/ieab035.

163. Body size allometry impacts flight-related morphology and metabolic rates in the solitary bee *Megachile rotundata* [Electronic resource] / C. C. Grula, J. P. Rinehart, K. J. Greenlee, J. H. Bowsher // Journal of Insect Physiology. – 2021. – Vol. 133. – Режим доступа: https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2021.104275.

164. Boggs, C. L. Understanding insect life histories and senescence through a resource allocation lens / C. L. Boggs // Functional Ecology. – 2009. – Vol. 23, no. 1. – P. 27-37.

165. Boggs, C. L. Effects of larval dietary restriction on adult morphology, with implications for flight and life history / C. L. Boggs, K. Niitepõld // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2016. – Vol. 159, no. 2. – P. 189-196.

166. Brown, L. D. Interval estimation for a binomial proportion / L. D. Brown, T. T. Cai, A. DasGupta // Statistical Science. – 2001. – Vol. 16, no. 2. – P. 101-133.

167. Butterfly monitoring methods: the ideal and the real world / P. Nowicki, J. Settele, P. Y. Henry, M. Woyciechowski // Israel Journal of Ecology and Evolution. – 2008. – Vol. 54, no. 1. – P. 69-88.

168. Cahenzli, F. Enhancing offspring quality or quantity? Different ways for using nectar amino acids in female butterflies / F. Cahenzli, A. Erhardt // Oecologia. – 2012. – Vol. 169, no. 4. – P. 1005-1014.

169. Calhoun, P. Exact: Unconditional Exact Test. R package version 3.1. [Electronic resource] / P. Calhoun. – 2021. – Режим доступа: https://CRAN.R-project.org/package=Exact.

170. Callier, V. Body size determination in insects: a review and synthesis of size-and brain-dependent and independent mechanisms / V. Callier, H. F. Nijhout // Biological Reviews. – 2013. – Vol. 88, no. 4. – P. 944-954.

171. Campello, R. J. G. B. A fuzzy extension of the silhouette width criterion for cluster analysis / R. J. G. B. Campello, E. R. Hruschka // Fuzzy Sets and Systems. – 2006. – Vol. 157, no. 21. – P. 2858-2875.

172. Carter, M. R. Changes in gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) fecundity and male wing length resulting from defoliation / M. R. Carter, F. W. Ravlin, M. L. McManus // Environmental Entomology. – 1991. – Vol. 20, no. 4. – P. 1042-1047.

173. 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. – Vol. 118. – P. 214-224.

174. Chown, S. L. Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns / S. L. Chown, S. Nicolson. – New York: Oxford Univ. Press Inc., 2004. – 253 p.

175. Clarke, G. M. Patterns of developmental stability of *Chrysopa perla* L. (Neuroptera: Chrysopidae) in response to environmental pollution / G. M. Clarke // Environmental Entomology. – 1993. – Vol. 22, no. 6. – P. 1362-1366.

176. Clemmensen, S. F. Dormancy cues alter insect temperature–size relationships / S. F. Clemmensen, D. A. Hahn // Oecologia. – 2015. – Vol. 177, no. 1. – P. 113-121.

177. Climate-induced changes in the phenotypic plasticity of the Heath Fritillary, *Melitaea athalia* (Lepidoptera: Nymphalidae) / E. Juhasz, Z. Vegvari, J. P. Toth [et al.] // European Journal of Entomology. – 2016. – Vol. 113. – P.104-112.

178. Co-gradient variation in growth rate and development time of a broadly distributed butterfly [Electronic resource] / M. Barton, P. Sunnucks, M. Norgate [et al.] // PLoS One. – 2014. – Vol. 9, no. 4. – Режим доступа: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095258.

179. Combined effects of climate and biotic interactions on the elevational range of a phytophagous insect / R. M. Merrill, D. Gutiérrez, O. T. Lewis [et al.] // Journal of Animal Ecology. – 2008. – Vol. 77, no. 1. – P. 145-155.

180. Computer vision, machine learning, and the promise of phenomics in ecology and evolutionary biology [Electronic resource] / M. D. Lürig, S. Donoughe, E. I. Svensson [et al.] // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2021. – Vol. 9. – Режим доступа: https://doi.org/10.3389/fevo.2021.642774.

181. Couture, J. J. Elevated temperature and periodic water stress alter growth and quality of common milkweed (*Asclepias syriaca*) and monarch (*Danaus plexippus*) larval performance / J. J. Couture, S. P. Serbin, P. A. Townsend // Arthropod-Plant Interactions. – 2015. – Vol. 9, no. 2. – P. 149-161.

182. Crowding-triggered phenotypic responses alleviate consequences of crowding in *Epirrita autumnata* (Lep., Geometridae) / E. Haukioja, E. Pakarinen, P. Niemelä, L. Iso-Iivari // Oecologia. – 1988. – Vol. 75, no. 4. – P. 549-558.

183. Davé, R. N. Robust fuzzy clustering of relational data / R. N. Davé, S. Sen // IEEE Transactions on Fuzzy Systems. – 2002. – Vol. 10, no. 6. – P. 713-727.

184. Davidowitz, G. The effects of environmental variation on a mechanism that controls insect body size / G. Davidowitz, L. J. D'Amico, H. F. Nijhout // Evolutionary Ecology Research. – 2004. – Vol. 6, no. 1. – P. 49-62.

185. Davidowitz, G. The physiological basis of reaction norms: the interaction among growth rate, the duration of growth and body size / G. Davidowitz, H. F. Nijhout // Integrative and Comparative Biology. – 2004. – Vol. 44, no. 6. – P. 443-449.

186. Davies, W. J. Multiple temperature effects on phenology and body size in wild butterflies predict a complex response to climate change [Electronic resource] / W. J. Davies // Ecology. – 2019. – Vol. 100, no. 4. – Режим доступа: https://doi.org/10.1002/ecy.2612.

187. Debat, V. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability / V. Debat, P. David // Trends in Ecology & Evolution. – 2001. – Vol. 16, no. 10. – P. 555-561.

188. De Jong, G. Temperature dependence of development rate, growth rate and size: from biophysics to adaptation / G. de Jong, T. M. van der Have // Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences / D. W. Whitman, T. N. Ananthakrishnan (Eds.). – Enfield: Science Publ., 2009. – P. 523-588.

189. Despland, E. Pros and cons of group living in the forest tent caterpillar: separating the roles of silk and of grouping / E. Despland, A. Le Huu // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2007. – Vol. 122, no. 2. – P. 181-189.

190. Dimensional aspects of flight in the honey bees of Africa / H. R. Hepburn, S. E. Radloff, G. R. Steele, R. E. Brown // Journal of Apicultural Research. – 1998. – Vol. 37, no. 3. – P. 147-154.

191. Directional selection on body size but no apparent survival cost to being large in wild New Zealand giraffe weevils / R. J. LeGrice, G. Tezanos-Pinto, P. de Villemereuil [et al.] // Evolution. – 2019. – Vol. 73, no. 4. – P. 762-776.

192. Distinct nutritional and endocrine regulation of prothoracic gland activities underlies divergent life history strategies in *Manduca sexta* and *Drosophila melanogaster* [Electronic resource] / L. C. Xu, C. Nunes, V. R. Wang [et al.] // Insect

Biochemistry and Molecular Biology. – 2020. – Vol. 119. – Режим доступа: https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2020.103335.

193. Dmitriew, C. M. The evolution of growth trajectories: what limits growth rate? / C. M. Dmitriew // Biological Reviews. – 2011. – Vol. 86, no. 1. – P. 97-116.

194. Do dental nonmetric traits actually work as proxies for neutral genomic data? Some answers from continental-and global-level analyses / J. D. Irish, A. Morez, F. L. Girdland [et al.] // American Journal of Physical Anthropology. – 2020. – Vol. 172, no. 3. – P. 347-375.

195. Douma, J. C. Analysing continuous proportions in ecology and evolution: a practical introduction to beta and Dirichlet regression / J. C. Douma, J. T. Weedon // Methods in Ecology and Evolution. – 2019. – Vol. 10, no. 9. – P. 1412-1430.

196. Dutta, S. Impact of crowding on larval traits and silk synthesis in eri silkworm / S. Dutta, M. Deka, D. Devi // Entomological News. – 2013. – Vol. 123, no. 1. – P. 49-58.

197. Ecdysone coordinates plastic growth with robust pattern in the developing wing [Electronic resource] / A. N. Alves, M. M. Oliveira, T. Koyama [et al.] // eLife. – 2022. – Vol. 11. – Режим доступа: https://doi.org/10.7554/eLife.72666.

198. Eligül, H. Forewing deformations in Turkish honey bee populations / H. Eligül, A. Ö. Koca, İ. Kandemir // Uludag Bee Journal. – 2017. – Vol. 17, no. 2. – P. 72-81.

199. Enemy escape: A general phenomenon in a fragmented literature? / J. J. Mlynarek, C. E. Moffat, S. Edwards [et al.] // Facets. – 2017. – Vol. 2, no. 2. – P. 1015-1044.

200. Experimental test of parasitism hypothesis for population cycles of a forest lepidopteran / N. Klemola, T. Andersson, K. Ruohomäki, T. Klemola // Ecology. – 2010. – Vol. 91, no. 9. – P. 2506-2513.

201. Exploring the universal ecological responses to climate change in a univoltine butterfly / P. B. Fenberg, A. Self, J. R. Stewart [et al.] // Journal of Animal Ecology. – 2016. – Vol. 85, no. 3. – P. 739-748.

202. Fantinou, A. A. Effect of larval crowding on the life history traits of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) / A. A. Fantinou, D. C. Perdikis, N.

Stamogiannis // European Journal of Entomology. – 2008. – Vol. 105, no. 4. – P. 625-630.

203. Feng, C. A comparison of residual diagnosis tools for diagnosing regression models for count data / C. Feng, L. Li, A. Sadeghpour // BMC Medical Research Methodology. – 2020. – Vol. 20, no. 1. – P. 1-21.

204. Ferraro, M. B. fclust: An R Package for Fuzzy Clustering / M. B. Ferraro, P. Giordani, A. Serafini // The R Journal. – 2019. – Vol. 11, no. 1. – P. 198-210.

205. Fidalgo, D. Biological affinities of Brazilian pre-colonial coastal communities explored through bootstrapped biodistances of dental non-metric traits [Electronic resource] / D. Fidalgo, V. Wesolowski, M. Hubbe // Journal of Archaeological Science. – 2022. – Vol. 138. – Режим доступа: https://doi.org/10.1016/j.jas.2022.105545.

206. Fischer, K. Exploring plastic and genetic responses to temperature variation using copper butterflies / K. Fischer, I. Karl // Climate Research. – 2010. – Vol. 43, no. 1/2. – P. 17-30.

207. Fitness components of male and female winter moths (*Operophtera brumata* L.)(Lepidoptera, Geometridae) relative to measures of body size and asymmetry / S. Van Dongen, E. Sprengers, C. Löfstedt, E. Matthysen // Behavioral Ecology. – 1999. – Vol. 10, no. 6. – P. 659-665.

208. Forster, J. Growth and development rates have different thermal responses / J. Forster, A. G. Hirst, G. Woodward // The American Naturalist. – 2011. – Vol. 178, no. 5. – P. 668-678.

209. Fox, J. An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition [Electronic resource] / J. Fox, S. Weisberg. – 2019. – Режим доступа: https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/.

210. Fraser, F. C. The multifactorial/threshold concept—uses and misuses / F. C. Fraser // Teratology. – 1976. – Vol. 14, no. 3. – P. 267-280.

211. Gage, M. J. G. Continuous variation in reproductive strategy as an adaptive response to population density in the moth *Plodia interpunctella* / M. J. G. Gage // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 1995. – Vol. 261, no. 1360. – P. 25-30.

212. Gawne, R. Unmodern synthesis: developmental hierarchies and the origin of phenotypes [Electronic resource] / R. Gawne, K. Z. McKenna, H. F. Nijhout // BioEssays. – 2018. – Vol. 40, no. 1. – Режим доступа: https://doi.org/10.1002/bies.201600265.

213. Gely, C. How do herbivorous insects respond to drought stress in trees? / C. Gely, S. G. W. Laurance, N. E. Stork // Biological Reviews. – 2020. – Vol. 95, no. 2. – P. 434-448.

214. Ghosh, S. M. Temperature-size rule is mediated by thermal plasticity of critical size in *Drosophila melanogaster* [Electronic resource] / S. M. Ghosh, N. D. Testa, A. W. Shingleton // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2013. – Vol. 280, no. 1760. – Режим доступа: https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0174.

215. Gibbs, M. Effect of larval-rearing density on adult life-history traits and developmental stability of the dorsal eyespot pattern in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* / M. Gibbs, C. J. Breuker // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2006. – Vol. 118, no. 1. – P. 41-47.

216. Gibbs, M. Phenotypic plasticity in butterfly morphology in response to weather conditions during development / M. Gibbs, C. Wiklund, H. Van Dyck // Journal of Zoology. – 2011. – Vol. 283, no. 3. – P. 162-168.

217. Gibbs, M. Development on drought-stressed host plants affects life history, flight morphology and reproductive output relative to landscape structure / M. Gibbs, H. Van Dyck, C. J. Breuker // Evolutionary Applications. – 2012. – Vol. 5, no. 1. – P. 66-75.

218. Gibert, P. Phenotypic plasticity, global change, and the speed of adaptive evolution / P. Gibert, V. Debat, C. K. Ghalambor // Current Opinion in Insect Science. – 2019. – Vol. 35. – P. 34-40.

219. glmmTMB: balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling / Brooks M. E., Kristensen K., van Benthem K. J. [et al.] // The R Journal. – 2017. – Vol. 9, no. 2. – P. 378-400.

220. Gorbunov, P. Y. The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia in nature / P. Y. Gorbunov, O. E. Kosterin. – Moscow; Cheliabinsk: Rodina & Fodio, Gallery Fund, 2003. – Vol. 1. – 392 p.

221. Gotthard, K. Growth strategies and optimal body size in temperate Pararginii butterflies / K. Gotthard // Integrative and Comparative Biology. – 2004. – Vol. 44, no. 6. – P. 471-479.

222. Gotthard, K. Adaptive growth decisions in butterflies / K. Gotthard // Bioscience. – 2008. – Vol. 58, no. 3. – P. 222-230.

223. Gotthard, K. The diapause decision as a cascade switch for adaptive developmental plasticity in body mass in a butterfly / K. Gotthard, D. Berger // Journal of Evolutionary Biology. – 2010. – Vol. 23, no. 6. – P. 1129-1137.

224. Gülmez, Y. Teratology in the solitary wasp family Sphecidae (Insecta: Hymenoptera) / Y. Gülmez // Biologia. – 2019. – Vol. 74, no. 10. – P. 1349-1357.

225. Hammer, Ø. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis [Electronic resource] / Ø. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4, no. 1. – Режим доступа: https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

226. Harris, E. F. Calculation of Smith's mean measure of divergence for intergroup comparisons using nonmetric data / E. F. Harris, T. Sjøvold // Dental Anthropology. – 2004. – Vol. 17, no. 3. – P. 83-93.

227. Hartig, F. DHARMa: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.4. [Electronic resource] / F. Hartig. – 2021. – Режим доступа: https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa.

228. Hedrick, T. L. Recent developments in the study of insect flight / T. L. Hedrick, S. A. Combes, L. A. Miller // Canadian Journal of Zoology. – 2015. – Vol. 93, no. 12. – P. 925-943.

229. Hendry, A. P. Eco-evolutionary dynamics / A. P. Hendry. – Princeton: Univ. press, 2017. – 410 p.

230. High-Arctic butterflies become smaller with rising temperatures [Electronic resource] / J. J. Bowden, A. Eskildsen, R. R. Hansen [et al.] // Biology Letters. – 2015. – Vol. 11, no. 10. – Режим доступа: https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0574.

231. High larval density does not induce a prophylactic immune response in a butterfly / M. Piesk, I. Karl, K. Franke, K. Fischer // Ecological Entomology. – 2013. – Vol. 38, no. 4. – P. 346-354.

232. Honěk, A. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship / A. Honěk // Oikos. – 1993. – Vol. 66, no. 3. – P. 483-492.

233. Horne, C. R. Temperature-size responses match latitudinal-size clines in arthropods, revealing critical differences between aquatic and terrestrial species / C. R. Horne, A. G. Hirst, D. Atkinson // Ecology letters. – 2015. – Vol. 18, no. 4. – P. 327-335.

234. Host alkaloids differentially affect developmental stability and wing vein canalization in cactophilic *Drosophila buzzatii* / J. Padró, V. Carreira, C. Corio [et al.] // Journal of Evolutionary Biology. – 2014. – Vol. 27, no. 12. – P. 2781-2797.

235. Houle, D. Phenomics: the next challenge / D. Houle, D. R. Govindaraju, S. Omholt // Nature Reviews Genetics. – 2010. – Vol. 11, no. 12. – P. 855-866.

236. Huberty, A. F. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis / A. F. Huberty, R. F. Denno // Ecology. – 2004. – Vol. 85, no. 5. – P. 1383-1398.

237. Hunter, A. F. Traits that distinguish outbreaking and nonoutbreaking Macrolepidoptera feeding on northern hardwood trees / A. F. Hunter // Oikos. – 1991. – Vol. 60, no. 3. – P. 275-282.

238. Inbar, M. Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores / M. Inbar, H. Doostdar, R. T. Mayer // Oikos. – 2001. – Vol. 94, no. 2. – P. 228-235.

239. Insect ecology: behavior, populations and communities / P. W. Price, R. F. Denno, M. D. Eubanks [et al.]. – Cambridge: Univ. Press, 2011. – 774 p.

240. Intraspecific competition in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*: effect of rearing density and gender on larval life history [Electronic resource] / M. Gibbs, L. A. Lace, M. J. Jones, A. J. Moore // Journal of Insect Science. – 2004. – Vol. 4, no. 1. – Режим доступа: https://doi.org/10.1093/jis/4.1.16.

241. Irreversible impact of early thermal conditions: an integrative study of developmental plasticity linked to mobility in a butterfly species [Electronic resource] /

A. Degut, K. Fischer, M. Quque [et al.] // Journal of Experimental Biology. – 2022. – Vol. 225, no. 3. – Режим доступа: https://doi.org/10.1242/jeb.243724.

242. Is *Aporia crataegi* unsuitable host of Wolbachia symbionts? / R. A. Bykov, G. V. Yurlova, M. A. Demenkova, Yu. Yu. Ilinsky // Plant Protection News. – 2021. – Vol. 104, no. 1. – P. 53-60.

243. Is oxygen limitation in warming waters a valid mechanism to explain decreased body sizes in aquatic ectotherms? / A. Audzijonyte, D. R. Barneche, A. R. Baudron [et al.] // Global Ecology and Biogeography. – 2019. – Vol. 28, no. 2. – P. 64-77.

244. Jahant-Miller, C. Spatial and temporal changes in male gypsy moth wing morphology reflect host tree phenology and habitat quality / C. Jahant-Miller, P. C. Tobin, D. Parry // Agricultural and Forest Entomology. – 2020. – Vol. 22, no. 4. – P. 390-400.

245. Jantzen, B. Hindwings are unnecessary for flight but essential for execution of normal evasive flight in Lepidoptera / B. Jantzen, T. Eisner // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2008. – Vol. 105, no. 43. – P. 16636-16640.

246. Javoiš, J. Quantifying income breeding: using geometrid moths as an example / J. Javoiš, F. Molleman, T. Tammaru // Entomologia experimentalis et applicata. – 2011. – Vol. 139, no. 3. – P. 187-196.

247. Jugovic, J. Movement, demography and behaviour of a highly mobile species: A case study of the black-veined white, *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) / J. Jugovic, M. Črne, M. Lužnik // European Journal of Entomology. – 2017. – Vol. 114. – P. 113-122.

248. Jugovic, J. Microhabitat selection of *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) larvae in a traditionally managed landscape / J. Jugovic, M. Grando, T. Genov // Journal of Insect Conservation. – 2017. – Vol. 21, no. 2. – P. 307-318.

249. Jugovic, J. Behavior and oviposition preferences of a black-veined white, *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) [Electronic resource] / J. Jugovic, A. Kržič // Journal of Entomological and Acarological Research. – 2019. – Vol. 51, no. 2. – Режим доступа: doi:10.4081/jear.2019.8108.

250. Kamata, N. Relationship between temperature, number of instars, larval growth, body size, and adult fecundity of *Quadricalcarifera punctatella* (Lepidoptera: Notodontidae): cost–benefit relationship / N. Kamata, M. Igarashi // Environmental Entomology. – 1995. – Vol. 24, no. 3. – P. 648-656.

251. Kessler, A. Plant-induced responses and herbivore population dynamics / A. Kessler, K. Poveda, E. H. Poelman // Insect outbreaks revisited / P. Barbosa, D. K. Letourneau, A. A. Agrawal (Eds). – [S. l.]: Blackwell Publ. Ltd., 2012. – P. 91-112.

252. Kingsolver, J. G. Size, temperature, and fitness: three rules / J. G. Kingsolver, R. B. Huey // Evolutionary Ecology Research. – 2008. – Vol. 10, no. 2. – P. 251-268.

253. Kingsolver, J. G. Thermal sensitivity of growth and feeding in *Manduca sexta* caterpillars / J. G. Kingsolver, H. A. Woods // Physiological Zoology. – 1997. – Vol. 70, no. 6. – P. 631-638.

254. Klemola, T. Fecundity of the autumnal moth depends on pooled geometrid abundance without a time lag: implications for cyclic population dynamics / T. Klemola, T. Andersson, K. Ruohomäki // Journal of Animal Ecology. – 2008. – Vol. 77, no. 3. – P. 597-604.

255. Klingenberg, C. P. Phenotypic plasticity, developmental instability, and robustness: the concepts and how they are connected [Electronic resource] / C. P. Klingenberg // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2019. – Vol. 7. – Режим доступа: https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00056.

256. Koricheva, J. Life history traits and host plant use in defoliators and bark beetles: implications for population dynamics / J. Koricheva, M. J. Klapwijk, C. Bjorkman // Insect outbreaks revisited / P. Barbosa, D. K. Letourneau, A. A. Agrawal (Eds). – [S. l.]: Blackwell Publ. Ltd., 2012. – P. 177-196.

257. Kuznetsova, A. lmerTest package: tests in linear mixed effects models / A. Kuznetsova, P. B. Brockhoff, R. H. B. Christensen // Journal of Statistical Software. – 2017. – Vol. 82, no. 13. – P. 1-26.

258. Lafuente, E. Genomics of developmental plasticity in animals [Electronic resource] / E. Lafuente, P. Beldade // Frontiers in Genetics. – 2019. – Vol. 10. – Режим доступа: https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00720.

259. Leather, S. R. Medium term effects of early season defoliation on the colonisation of bird cherry (*Prunus padus*) by insect herbivores / S. R. Leather // European Journal of Entomology. – 1995. – Vol. 92. – P. 623–631.

260. Leather, S. R. *Prunus padus* L / S. R. Leather // Journal of Ecology. – 1996. – Vol. 84, no. 1. – P. 125-132.

261. Lehmann, L. Study of non-metric characters of the skull to determine the epigenetic variability in populations of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) / L. Lehmann, C. Stefen // Mammalian Biology. – 2021. – Vol. 101, no. 4. – P. 407-417.

262. Lenth, R. V. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.7.0. [Electronic resource] / R. V. Lenth. – 2021. – Режим доступа: https://CRAN.R-project.org/package=emmeans.

263. Le Roy, C. Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behaviour / C. Le Roy, V. Debat, V. Llaurens // Biological Reviews. – 2019. – Vol. 94, no. 4. – P. 1261-1281.

264. Li, N. G. Relationships between cold hardiness, and ice nucleating activity, glycerol and protein contents in the hemolymph of caterpillars, *Aporia crataegi* L. / N. G. Li // CryoLetters. – 2012. – Vol. 33, no. 2. – P. 134-142.

265. Liebhold, A. Are population cycles and spatial synchrony a universal characteristic of forest insect populations? / A. Liebhold, N. Kamata // Population Ecology. – 2000. – Vol. 42, no. 3. – P. 205-209.

266. Long-distance dispersal of migrant butterflies to the Arctic Ocean islands, with a record of *Nymphalis xanthomelas* at the northern edge of Novaya Zemlya (76.95 N) / I. N. Bolotov, I. A. Mizin, A. A. Zheludkova [et al.] // Nota Lepidopterologica. – 2021. – Vol. 44. – P. 73-90.

267. Łopuch, S. The relationship between asymmetry, size and unusual venation in honey bees (*Apis mellifera*) / S. Łopuch, A. Tofilski // Bulletin of Entomological Research. – 2016. – Vol. 106, no. 3. – P. 304-313.

268. Low temperature exposure (20° C) during the sealed brood stage induces abnormal venation of honey bee wings / X. Zhu, X. Xu, S. Zhou [et al.] // Journal of Apicultural Research. – 2018. – Vol. 57, no. 3. – P. 458-465.

269. Mate-finding allee effect in spruce budworm population dynamics / J. Régnière, J. Delisle, D. S. Pureswaran, R. Trudel // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2013. – Vol. 146, no. 1. – P. 112-122.

270. Mathew, G. Variations in the wing venation of *Pteroma plagiophleps* Hampson (Lepidoptera: Psychidae) / G. Mathew // Research on the Lepidoptera. – 1985. – Vol. 24, no. 4. – P. 359-363.

271. Mauffette, Y. Effects of density on the proportion of male and female pupae in gypsy-moth populations / Y. Mauffette, L. Jobin // The Canadian Entomologist. – 1985. – Vol. 117, no. 5. – P. 535-539.

272. McKenna, K. Z. The development of shape. Modular control of growth in the lepidopteran forewing / K. Z. McKenna, H. F. Nijhout // Journal of Experimental Zoology Pt. B. Molecular and Developmental Evolution. – 2022. – Vol. 338, no. 3. – P. 170-180.

273. McKenna, K. Z. Exploring the role of insulin signaling in relative growth: a case study on wing-body scaling in Lepidoptera / K. Z. McKenna, D. Tao, H. F. Nijhout // Integrative and Comparative Biology. – 2019. – Vol. 59, no. 5. – P. 1324-1337.

274. Mega, N. O. The adult body size variation of *Dryas iulia* (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae) in different populations is more influenced by temperature variation than by host plant availability during the seasons / N. O. Mega // Entomological Science. – 2014. – Vol. 17, no. 4. – P. 376-387.

275. Mehrotra D. V., Chan I. S. F., Berger R. L. A cautionary note on exact unconditional inference for a difference between two independent binomial proportions / D. V. Mehrotra, I. S. F. Chan, R. L. Berger // Biometrics. – 2003. – Vol. 59, no. 2. – P. 441-450.

276. Miller, W. E. Weights of *Polia grandis* pupae reared at two constant temperatures (Lepidoptera: Noctuidae) / W. E. Miller // Great Lakes Entomologist. – 1977. – Vol. 10, no. 2. – P. 47-49.

277. Mirth, C. K. Coordinating development: how do animals integrate plastic and robust developmental processes? [Electronic resourcec] / C. K. Mirth, A. W. Shingleton // Frontiers in Cell and Developmental Biology. – 2019. – Vol. 7. – Режим доступа: https://doi.org/10.3389/fcell.2019.00008.

278. Myers, J. H. Maternal effects in gypsy moth: only sex ratio varies with population density / J. H. Myers, G. Boettner, J. Elkinton // Ecology. – 1998. – Vol. 79, no. 1. – P. 305-314.

279. Myers, J. H. Population cycles in forest Lepidoptera revisited / J. H. Myers, J. S. Cory // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 2013. – Vol. 44. – P. 565-592.

280. Myers, J. H. Ecology and evolution of pathogens in natural populations of Lepidoptera / J. H. Myers, J. S. Cory // Evolutionary Applications. – 2016. – Vol. 9, no. 1. – P. 231-247.

281. Nardi, J. B. Tracheole migration in an insect wing / J. B. Nardi // Wilhelm Roux's archives of developmental biology. – 1984. – Vol. 194, no. 1. – P. 1-8.

282. National Weather Service [Electronic resource]. – Режим доступа: https://www.weather.gov/.

283. Next generation sequencing-aided comprehensive geographic coverage sheds light on the status of rare and extinct populations of *Aporia* butterflies (Lepidoptera: Pieridae) [Electronic resource] / V. Todisco, R. Vodă, S. W. Prosser, V. Nazari // Scientific Reports. – 2020. – Vol. 10. – Режим доступа: https://doi.org/10.1038/s41598-020-70957-4.

284. Niinemets, Ü. Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species / Ü. Niinemets // Functional Ecology. – 1997. – Vol. 11, no. 4. – P. 518-531.

285. Nijhout, H. F. Big or fast: two strategies in the developmental control of body size / H. F. Nijhout // BMC biology. – 2015. – Vol. 13, no. 1. – P. 1-4.

286. Nijhout, H. F. Systems biology of robustness and homeostatic mechanisms [Electronic resource] / H. F. Nijhout, J. A. Best, M. Reed // Wiley Interdisciplinary

Reviews: Systems Biology and Medicine. – 2019. – Vol. 11, no. 3. – Режим доступа: https://doi.org/10.1002/wsbm.1440.

287. Nijhout, H. F. The development of wing shape in Lepidoptera: mitotic density, not orientation, is the primary determinant of shape / H. F. Nijhout, M. Cinderella, L. W. Grunert // Evolution & Development. – 2014. – Vol. 16, no. 2. – P. 68-77.

288. Nijhout, H. F. A quantitative analysis of the mechanism that controls body size in *Manduca sexta* / H. F. Nijhout, G. Davidowitz, D. A. Roff // Journal of Biology. – 2006. – Vol. 5, no. 5. – P. 1-15.

289. Nijhout, H. F. The developmental-physiological basis of phenotypic plasticity / H. F. Nijhout, G. Davidowitz // Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences / D. W. Whitman, T. N. Ananthakrishnan (Eds.). – Enfield: Science Publ., 2009. – P. 589-608.

290. Nijhout, H. F. The cellular and physiological mechanism of wing-body scaling in *Manduca sexta* / H. F. Nijhout, L. W. Grunert // Science. – 2010. – Vol. 330, no. 6011. – P. 1693-1695.

291. Nijhout, H. F. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology / H. F. Nijhout, D. J. Emlen // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 1998. – Vol. 95, no. 7. – P. 3685-3689.

292. Nijhout, H. F. Hormonal control of growth in the wing imaginal disks of *Junonia coenia*: the relative contributions of insulin and ecdysone [Electronic resource] / H. F. Nijhout, E. Laub, L. W. Grunert // Development. – 2018. – Vol. 145, no. 6. – Режим доступа: https://doi.org/10.1242/dev.160101.

293. Nikita, E. Measures of divergence for binary data used in biodistance studies / E. Nikita, P. Nikitas // Archaeological and Anthropological Sciences. – 2021. – Vol. 13, no. 3. – P. 1-14.

294. Nylin, S. Plasticity in life-history traits / S. Nylin, K. Gotthard // Annual Review of Entomology. – 1998. – Vol. 43, no. 1. – P. 63-83.

295. Oberhauser, K. S. Fecundity, lifespan and egg mass in butterflies: effects of male-derived nutrients and female size / K. S. Oberhauser // Functional Ecology. – 1997. – Vol. 11, no. 2. – P. 166-175.

296. Olszewska, M. A. Metabolite profiling and antioxidant activity of *Prunus padus* L. flowers and leaves / M. A. Olszewska, A. Kwapisz // Natural Product Research. – 2011. – Vol. 25, no. 12. – P. 1115-1131.

297. Olszewska, M. A. Antioxidant activity of inflorescences, leaves and fruits of three Sorbus species in relation to their polyphenolic composition / M. A. Olszewska, P. Michel // Natural Product Research. – 2009. – Vol. 23, no. 16. – P. 1507-1521.

298. Orgogozo, V. The differential view of genotype–phenotype relationships [Electronic resource] / V. Orgogozo, B. Morizot, A. Martin // Frontiers in Genetics. – 2015. – Vol. 6. – Режим доступа: https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00179.

299. Palanichamy, S. Effect of temperature on food intake, growth and conversion / S. Palanichamy, R. Ponnuchamy, T. Thangaraj // Proceedings Indian Academy Sciences: Animal Sciences. – 1982. – Vol. 91, no. 5. – P. 417-422.

300. Palmer, A. R. Developmental origins of normal and anomalous random right-left asymmetry: lateral inhibition versus developmental error in a threshold trait / A. R. Palmer // Contributions to Zoology. – 2012. – Vol. 81, no. 2. – P. 111-124.

301. Paradigms in eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) population ecology: a century of debate / D. S. Pureswaran, R. Johns, S. B. Heard, D. Quiring // Environmental Entomology. – 2016. – Vol. 45, no. 6. – P. 1333-1342.

302. Pass, G. Beyond aerodynamics: The critical roles of the circulatory and tracheal systems in maintaining insect wing functionality / G. Pass // Arthropod Structure & Development. – 2018. – Vol. 47, no. 4. – P. 391-407.

303. Pfennig, D. W. Key questions about phenotypic plasticity / D. W. Pfennig // Phenotypic plasticity & evolution: causes, consequences, controversies / D. W. Pfennig (Ed.). – Boca Raton: CRC Press, 2021. – P. 55-88.

304. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation / D. W. Pfennig, M. A. Wund, E. C. Snell-Rood [et al.] // Trends in Ecology & Evolution. – 2010. – Vol. 25, no. 8. – P. 459-467.

305. Phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* wing to developmental temperature: implications for flight [Electronic resource] / A. Fraimout, P. Jacquemart, B. Villarroel

[et al.] // Journal of Experimental Biology. – 2018. – Vol. 221, no. 13. – Режим доступа: https://doi.org/10.1242/jeb.166868.

306. Polak, M. The developmental instability—sexual selection hypothesis: a general evaluation and case study / M. Polak // Evolutionary Biology. – 2008. – Vol. 35, no. 3. – P. 208-230.

307. Polaszek, A. Species diversity and host associations of Trichogramma in Eurasia / A. Polaszek // Egg parasitoids in agroecosystems with emphasis on Trichogramma / F. L. Cônsoli, R. A. Zucchi, J. R. P. Parra (Eds.). – Dordrecht [et al.]: Springer, 2009. – P. 237-266.

308. Pollard, E. A method for assessing changes in the abundance of butterflies / E. Pollard // Biological Conservation. – 1977. – Vol. 12, no. 2. – P. 115-134.

309. Pollard, E. Monitoring butterflies for ecology and conservation: the British butterfly monitoring scheme / E. Pollard, T. J. Yates. – London: Chapman & Hall, 1993. – 274 p.

310. Quezada-García, R. Nutritional stress causes male-biased sex ratios in eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) / R. Quezada-García, D. Pureswaran, É. Bauce // The Canadian Entomologist. – 2014. – Vol. 146, no. 2. – P. 219-223.

311. R: A language and environment for statistical computing [Electronic resource] / R Core Team. – Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2021. – Режим доступа: https://www.R-project.org/.

312. Rajabi, H. How do dragonfly wings work? A brief guide to functional roles of wing structural components / H. Rajabi, S. N. Gorb // International Journal of Odonatology. – 2020. – Vol. 23, no. 1. – P. 23-30.

313. Rapid population divergence in thermal reaction norms for an invading species: breaking the temperature–size rule / J. G. Kingsolver, K. R. Massie, G. J. Ragland, M. H. Smith // Journal of Evolutionary Biology. – 2007. – Vol. 20, no. 3. – P. 892-900.

314. Rasmuson, M. Frequency of morphological deviants as a criterion of developmental stability / M. Rasmuson // Hereditas. – 1960. – Vol. 46. – P. 511–535.

315. Reaction norms of size characters in relation to growth temperature in *Drosophila melanogaster*: an isofemale lines analysis / J. R. David, B. Moreteau, J. P. Gauthier [et al.] // Genetics Selection Evolution. – 1994. – Vol. 26, no. 3. – P. 229-251.

316. Rediscovering Waddington in the post-genomic age: Operationalising Waddington's epigenetics reveals new ways to investigate the generation and modulation of phenotypic variation / H. A. Jamniczky, J. C. Boughner, C. Rolian [et al.] // Bioessays. – 2010. – Vol. 32, no. 7. – P. 553-558.

317. Reduction in size and fecundity of the autumnal moth, *Epirrita autumnata*, in the increase phase of a population cycle / T. Klemola, K. Ruohomäki, T. Andersson, S. Neuvonen // Oecologia. – 2004. – Vol. 141, no. 1. – P. 47-56.

318. Resource allocation and compensation during development in holometabolous insects / D. Nestel, N. T. Papadopoulos, C. Pascacio-Villafán [et al.] // Journal of Insect Physiology. – 2016. – Vol. 95. – P. 78-88.

319. Rhainds, M. Variation in wing load of female spruce budworms (Lepidoptera: Tortricidae) during the course of an outbreak: evidence for phenotypic response to habitat deterioration in collapsing populations / M. Rhainds // Environmental Entomology. – 2020. – Vol. 49, no. 1. – P. 238-245.

320. Rhainds, M. Sampling procedures and adult sex ratios in spruce budworm / M. Rhainds, S. B. Heard // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2015. – Vol. 154, no. 2. – P. 91-101.

321. RobStatTM: Robust Statistics: Theory and Methods. R package version 1.0.3. [Electronic resource] / V. Yohai, R. Maronna, D. Martin [et al]. – 2021. – Режим доступа: https://CRAN.R-project.org/package=RobStatTM.

322. Rohlf, F. J. TpsDig Version 2.10. [Electronic resource] / F. J. Rohlf. – 2006. – Режим доступа: https://life.bio.sunysb.edu/morph.

323. Rohlf, F. J. TpsUtil Version 1.40. [Electronic resource] / F. J. Rohlf. – 2008. – Режим доступа: https://life.bio.sunysb.edu/morph.

324. Rosa, E. The more the merrier: conspecific density improves performance of gregarious larvae and reduces susceptibility to a pupal parasitoid / E. Rosa, S. van

Nouhuys, M. Saastamoinen // Ecology and Evolution. – 2017. – Vol. 7, no. 24. – P. 10710-10720.

325. Ross, K. G. Developmental stability, heterozygosity, and fitness in two introduced fire ants (*Solenopsis invicta* and *S. richteri*) and their hybrid / K. G. Ross, J. L. Robertson // Heredity. – 1990. – Vol. 64, no. 1. – P. 93-103.

326. Ruohomäki, K. Wing size variation in *Epirrita autumnata* (Lep., Geometridae) in relation to larval density / K. Ruohomäki // Oikos. – 1992. – Vol. 63, no. 2. – P. 260-266.

327. Sato, Y. Experimental studies on parasitization by *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera: Braconidae): III. Comparison of parasitization potential among females of different origins / Y. Sato // Applied Entomology and Zoology. – 1978. – Vol. 13, no. 2. – P. 76-83.

328. Schachat, S. R. Variable wing venation in Agathiphaga (Lepidoptera: Agathiphagidae) is key to understanding the evolution of basal moths [Electronic resource] / S. R. Schachat, G. W. Gibbs // Royal Society Open Science. – 2016. – Vol. 10, no. 3. – Режим доступа: https://doi.org/10.1098/rsos.160453.

329. Schielzeth, H. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients / H. Schielzeth // Methods in Ecology and Evolution. – 2010. – Vol. 1, no. 2. – P. 103-113.

330. Schowalter, T. D. Insect ecology: an ecosystem approach / T. D. Schowalter. – London: Academic Press, 2016. – 762 p.

331. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution / R. C. Stillwell, W. U. Blanckenhorn, T. Teder [et al.] // Annual Review of Entomology. – 2010. – Vol. 55. – P. 227-245.

332. Shlichta, J. G. Immune responses and their potential role in insect outbreaks / J. G. Shlichta, A. M. Smilanich // Insect outbreaks revisited / P. Barbosa, D. K. Letourneau, A. A. Agrawal (Eds). – [S. l.]: Blackwell Publ. Ltd., 2012. – P. 47-70.

333. Shrinking body sizes in response to warming: explanations for the temperature–size rule with special emphasis on the role of oxygen / W. C. Verberk, D. Atkinson, K. N. Hoefnagel // Biological Reviews. – 2021. – Vol. 96, no. 1. – P. 247-268.

334. smatr 3 – an R package for estimation and inference about allometric lines / D. I. Warton, R. A. Duursma, D. S. Falster, S. Taskinen // Methods in Ecology and Evolution. – 2012. – Vol. 3, no. 2. – P.257-259.

335. Smith D. R., Crespi B. J., Bookstein F. L. Fluctuating asymmetry in the honey bee, *Apis mellifera*: effects of ploidy and hybridization / D. R. Smith, B. J. Crespi, F. L. Bookstein // Journal of Evolutionary Biology. – 1997. – Vol. 10, no. 4. – P. 551-574.

336. Šmits, A. Performance of pine looper *Bupalus piniarius* larvae under population build-up conditions / A. Šmits // Proceedings of the 11th International Symposium on Insect-Plant Relationships / J. K. Nielsen, C. Kjær, L. M. Schoonhoven (Eds.) – Dordrecht: Springer Science+Business Media, 2002. – P. 117-124.

337. Sotavalta, O. Studies on the variation of the wing venation of certain tiger moths (Lepidoptera, Arctiidae, subfamilia Arctiinae) / O. Sotavalta // Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Series A. 4. Biologica. – Helsinki: Suomalainen Tiedeakatemia, 1964. – 42 p.

338. Sources of epigenetic variation and their applications in natural populations / B. Angers, M. Perez, T. Menicucci, C. Leung // Evolutionary Applications. – 2020. – Vol. 13, no. 6. – P. 1262-1278.

339. Specialist and generalist natural enemies as an explanation for geographical gradients in population cycles of northern herbivores / T. Klemola, M. Tanhuanpää, E. Korpimäki, K. Ruohomäki // Oikos. – 2002. – Vol. 99, no. 1. – P. 83-94.

340. Stellwaag, F. Der Baumweißling *Aporia crataegi* L / F. Stellwaag // Zeitschrift für angewandte Entomologie. – 1924. – Vol. 10, no. 2. – P. 273-312.

341. Stjernholm, F. Nuptial gifts and the use of body resources for reproduction in the green–veined white butterfly *Pieris napi* / F. Stjernholm, B. Karlsson // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences. – 2000. – Vol. 267, no. 1445. – P. 807-811.

342. Storey, K. B. Biochemical adaptation for cold hardiness in insects / K. B. Storey // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences. – 1990. – Vol. 326, no. 1237. – P. 635-654.

343. Takahashi K. H. Multiple modes of canalization: Links between genetic, environmental canalizations and developmental stability, and their trait–specificity / K. H. Takahashi // Seminars in Cell & Developmental biology. – 2019. – Vol. 88. – P. 14-20.

344. Talhouk, A. S. Contributions to the knowledge of almond pests in East Mediterranean countries: 7. The defoliators / A. S. Talhouk // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. – 1977. – Vol. 84, no. 1/4. – P. 242-250.

345. Tammaru, T. No evidence for costs of being large in females of *Orgyia* spp. (Lepidoptera, Lymantriidae): larger is always better / T. Tammaru, T. Esperk, I. Castellanos // Oecologia. – 2002. – Vol. 133, no. 3. – P. 430-438.

346. Tammaru, T. Growth allometry of immature insects: larvae do not grow exponentially / T. Tammaru, T. Esperk // Functional Ecology. – 2007. – Vol. 21, no. 6. – P. 1099-1105.

347. Tammaru, T. Capital breeders and income breeders among Lepidoptera: consequences to population dynamics / T. Tammaru, E. Haukioja // Oikos. – 1996. – Vol. 77, no. 3. – P. 561-564.

348. Tammaru, T. Crowding-induced plasticity in *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae): weak evidence of specific modifications in reaction norms / T. Tammaru, K. Ruohomäki, M. Montola // Oikos. – 2000. – Vol. 90, no. 1. – P. 171-181.

349. Tammaru, T. Components of male fitness in relation to body size in *Epirrita autumnata* (Lepidoptera, Geometridae) / T. Tammaru, K. Ruohomäki, K. Saikkonen // Ecological Entomology. – 1996. – Vol. 21, no. 2. – P. 185-192.

350. Tan, K. An adventitious distal abscissa in the forewing of honey bees (Hymenoptera: Apidae: *Apis*) / K. Tan, S. Fuchs, M. S. Engel // Apidologie. – 2008. – Vol. 39, no. 6. – P. 674-682.

351. Tek, S. E. A contribution to the knowledge of parasitoids of insects associated with Rosaceae species from Edirne Province, European Turkey / S. E. Tek, Z. Okyar // Acta Biologica Turcica. – 2018. – Vol. 31, no. 3. – P. 86-101.

352. The costs of colour: plasticity of melanin pigmentation in an outbreaking polymorphic forest moth / J. Ethier, M. Gasse, K. Lake [et al.] // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2015. – Vol. 154, no. 3. – P. 242-250.

353. The effect of population density of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidae) on its fitness, physiology and activation of the covert nucleopolyhedrovirus / S. V. Pavlushin, I. A. Belousova, E. A. Chertkova [et al.] // European Journal of Entomology. – 2019. – Vol. 116. – P. 85-91.

354. Tigreros, N. Flight-fecundity tradeoffs in wing-monomorphic insects / N. Tigreros, G. Davidowitz // Advances in Insect Physiology. – 2019. – Vol. 56. – P. 1-41.

355. Tigreros, N. Sex-specific response to nutrient limitation and its effects on female mating success in a gift-giving butterfly / N. Tigreros, E. M. Sass, S. M. Lewis // Evolutionary Ecology. – 2013. – Vol. 27, no. 6. – P. 1145-1158.

356. Tschorsnig, H. P. Preliminary host catalogue of Palaearctic Tachinidae (Diptera) [Electronic resource] / H. P. Tschorsnig. – 2017. – Режим доступа: http://www. nadsdiptera. org/Tach/WorldTachs/CatPalHo sts/Cat_Pal_tach_hosts_Ver1&2.pdf.

357. Uesugi, A. The slow-growth high-mortality hypothesis: direct experimental support in a leafmining fly / A. Uesugi // Ecological Entomology. – 2015. – Vol. 40, no. 3. – P. 221-228.

358. Vea, I. M. Network-regulated organ allometry: the developmental regulation of morphological scaling [Electronic resource] / I. M. Vea, A. W. Shingleton // Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology. – 2021. – Vol. 10, no. 3. – Режим доступа: https://doi.org/10.1002/wdev.391.

359. Venables, W. N. Modern applied statistics with S / W. N. Venables, B. D. Ripley. – New York: Springer, 2002. – 495 p.

360. Waddington, C. H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters / C. H. Waddington // Nature. – 1942. – Vol. 150, no. 3811. – P. 563-565.

361. Waddington, C. H. The Epigenotpye / C. H. Waddington // Endeavour. – 1942. – Vol. 1. – P. 18-20.

362. Waddington, C. H. The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology / C. H. Waddington. – London: George Allen & Unwin, 1957. – 274 p.

363. Wang, Y. Effects of rearing density on developmental traits of two different biotypes of the gypsy moth, *Lymantria dispar* L., from China and the USA [Electronic resource] / Y. Wang, R. L. Harrison, J. Shi // Insects. – 2021. – Vol. 12, no. 2. – Режим доступа: https://doi.org/10.3390/insects12020175.

364. Watanabe, M. Adult movements and resident ratios of the black-veined white *Aporia crataegi*, in a hilly region / M. Watanabe // Japanese Journal of Ecology. – 1978. – Vol. 28, no. 2. – P. 101-109.

365. West-Eberhard, M. J. Developmental plasticity and the origin of species differences / M. J. West-Eberhard // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2005. – Vol. 102, Suppl 1. – P. 6543-6549.

366. Whitman, D. W. What is phenotypic plasticity and why is it important / D. W. Whitman, A. A. Agrawal // Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences / D. W. Whitman, T. N. Ananthakrishnan (Eds.). – Enfield: Science Publ., 2009. – P. 1-63.

367. Why adult mayflies of *Cloeon dipterum* (Ephemeroptera: Baetidae) become smaller as temperature warms / B. W. Sweeney, D. H. Funk, A. A. Camp [et al.] // Freshwater Science. – 2018. – Vol. 37, no. 1. – P. 64-81.

368. Why are rare traits unilaterally expressed?: trait frequency and unilateral expression for cranial nonmetric traits in humans / B. Hallgrímsson, B. Ó. Donnabháin, D. E. Blom [et al.] // American Journal of Physical Anthropology. – 2005. – Vol. 128, no. 1. – P. 14-25.

369. Why do males emerge before females? Sexual size dimorphism drives sexual bimaturism in insects / T. Teder, A. Kaasik, K. Taits, T. Tammaru // Biological Reviews. – 2021. – Vol. 96, no. 6. – P. 2461-2475.

370. Why intraspecific trait variation matters in community ecology / D. I. Bolnick, P. Amarasekare, M. S. Araújo [et al.] // Trends in Ecology & Evolution. – 2011. – Vol. 26, no. 4. – P.183-192.

371. Wiklund, C. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae / C. Wiklund, J. Forsberg // Oikos. – 1991. – Vol. 60, no. 3. – P. 373-381.

372. Willmore, K. E. Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes / K. E. Willmore, N. M. Young, J. T. Richtsmeier // Evolutionary Biology. – 2007. – Vol. 34, no. 3. – P. 99-120.

373. Wilson, K. Density-dependent prophylaxis in insects / K. Wilson, S. C. Cotter // Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences / D. W. Whitman, T. N. Ananthakrishnan (Eds.). – Enfield: Science Publ., 2009. – P. 381-420.

374. Wilson, R. J. The influence of ecological and life history factors on ectothermic temperature–size responses: Analysis of three Lycaenidae butterflies (Lepidoptera) / R. J. Wilson, S. J. Brooks, P. B. Fenberg // Ecology and Evolution. – 2019. – Vol. 9, no. 18. – P. 10305-10316.

375. Wing venation teratology in *Apis mellifera* L. / M. Porporato, D. Laurino, L. Balzola, A. Manino // Redia. – 2014. – Vol. 97. – P. 157-163.

376. Wootton, R. J. Functional morphology of insect wings / R. J. Wootton // Annual Review of Entomology. – 1992. – Vol. 37. – P. 113-140.

377. Yablokov, A. V. Variability of wing venation of the dragonfly / A. V. Yablokov, V. J. Eatin, L. N. Pritikina // Beitrage zur Entomologie. – 1970. – Vol. 5, no. 6. – P. 503–526.

378. Yata, O. Comparative morphology of the pupal forewing tracheation in some Japanese species of the family Pieridae (Lepidoptera) / O. Yata // Kontyû, Tokyo. – 1981. – Vol. 49, no. 2. – P. 245-257.

379. Yoshimoto, E. Wing vein patterns of the Hemiptera insect *Orosanga japonicus* differ among individuals / E. Yoshimoto, S. Kondo // Interface Focus. – 2012. – Vol. 2, no. 4. – P. 451-456.

380. Zhang, G. Investigations on the parasites and hyperparasites of *Aporia crataegi* L. [Lep.: Pieridae] / G. Zhang, J. Li // Chinese Journal of Biological Control. – 1993. – Vol. 9, no. 1. – P. 47.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Справка о внедрении результатов диссертационной работы

Уральский федеральный университет
имени первого Президента России Б.Н.Ельцина
Институт естественных наук и математики

Министерство образования и науки Российской Федерации.
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина»
Институт естественных наук и математики

ул. Куйбышева, 48а, г. Екатеринбург, Россия, 620026
тел. +7 (343) 389-97-03
e-mail: insma@urfu.ru http://insma.urfu.ru

ул. Тургенева, 4, г. Екатеринбург, Россия, 620075
тел. +7 (343) 389-94-67
e-mail: Magaz.Asanov@urfu.ru

Справка

о внедрении в учебный процесс департамента биологии и фундаментальной медицины Института естественных наук и математики УрФУ результатов кандидатской диссертационной работы Солонкина Игоря Андреевича «Эколого-морфологический анализ популяций боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в разных фазах динамики численности»

В диссертационной работе применены методы маршрутных учетов численности имаго дневных чешуекрылых (на примере боярышницы *Aporia crataegi*), методы лабораторной работы по выращиванию преимагинальных стадий и паразитоидов насекомого-хозяина. Данные методы широко используются при проведении учебной полевой практики по зоологии беспозвоночных у студентов-биологов 1 курса департамента биологии и фундаментальной медицины для выработки навыков работы с живыми энтомологическими объектами и овладении компетенциями в области экологии насекомых.

Директор департамента биологии и
фундаментальной медицины ИЕНиМ УрФУ,
к.б.н.
Улитко Мария Валерьевна

«10» 11 2022 г.

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина»
Институт естественных наук и математики

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Сведения об объеме анализируемых выборок

Таблица Б.1 – Количество деревьев, использованных для учёта зимовочных гнёзд боярышницы в 2019–2021 гг.

Участок проведения учётов	Кормовое растение		
	Черёмуха	Яблоня	Рябина
Фомино	65	6	34
Ключи	37	6	19
Черноусово	46	36	24
Новосибирск	11 (49)	6 (8)	6 (25)

Примечание – вне скобок указано количество деревьев, обследованных в 2019 г., а в скобках – в 2020–2021 гг. (в случаях, если эти цифры не совпадают)

Таблица Б.2 – Объём выборок зимовочных гнёзд и гусениц младших возрастов боярышницы

Место сбора	Год	Кормовое растение	N, деревьев	N, гнёзд	N, умерших гусениц	Всего гусениц
Фомино	2013	Черёмуха	8	341	109	641
		Яблоня	3	77	21	367
	2014	Черёмуха	11	228	1172	1321
		Рябина	2	19	67	115
		Яблоня	5	76	258	383
	2015	Черёмуха	4	5	5	138
		Рябина	2	3	0	68
	2016	Черёмуха	28	104	80	2867
		Рябина	20	65	37	1399
	2017	Черёмуха	20	48	126	1144
		Рябина	16	55	97	1123
	2018	Черёмуха	8	17	16	304
		Рябина	3	6	13	96
	2019	Черёмуха	6	10	9	289
	2020	Черёмуха	14	23	67	580
		Рябина	3	4	4	115
	2021	Черёмуха	5	9	17	334
	2022	Черёмуха	21	41	211	1404
		Рябина	10	24	205	820
Новосибирск	2019	Черёмуха	15	107	717	2973
		Яблоня	5	14	53	440
	2020	Черёмуха	11	27	74	327
		Яблоня	4	10	22	112
	2021	Черёмуха	12	43	351	586
		Яблоня	1	5	37	90
	2022	Черёмуха	6	10	51	130
		Яблоня	2	2	6	37

Таблица Б.3 – Объём выборок гусениц старших возрастов, предкуколок и куколок, собранных с разных кормовых растений в 2013–2021 гг., а также выращенных из них имаго боярышницы

Место сбора	Год	Даты сбора	Кормовое растение	Гусеницы, экз.	Предкуколки и куколки, экз.	Имаго, экз.
Фомино	2013	1.06–15.06	Черёмуха	285	202	109
			Рябина	107	16	16
			Яблоня	11	0	1
	2014	22.05–26.05	Черёмуха	365	5	253
			Рябина	260	0	128
	2015	28.05–1.06.	Черёмуха	299	77	241
			Рябина	255	18	111
	2016	24.05–28.05	Черёмуха	249	202	122
			Рябина	217	16	27
	2017	31.05–11.06	Черёмуха	330	0	143
			Рябина	262	0	73
	2018	06.06–16.06	Черёмуха	174	0	62
			Рябина	30	0	5
	2020	21.05–23.05	Черёмуха	150	2	104
	2021	16.05–22.05	Черёмуха	141	164	211
			Рябина	48	3	30
			Яблоня	16	0	14
Новосибирск	2019	6.06	Черёмуха	105	385	362
			Рябина	57	54	57
			Яблоня	0	54	47
	2020	20.05	Черёмуха	97	851 (503)	640 (371)
			Рябина	30	78	36
			Яблоня	0	44	29
	2021	29.05–31.05	Черёмуха	41	128	40
			Рябина	13	29	4
			Яблоня	56 (33)	561 (367)	146 (94)

Примечание – в скобках указано количество животных, взвешенных и помещённых в индивидуальные контейнеры, если это число было меньше общего количества собранных экземпляров

Таблица Б.4 – Объём выборок имаго боярышницы, отловленных в окр. д. Фомино в 2001–2021 гг.

Год	Просмотрено на нарушения жилкования, экз.		Измерена площадь крыла, экз.		Измерена масса тела, груди и брюшка, экз.	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
2001	13	5	11	5	0	0
2002	24	10	24	10	0	0
2003	13	7	12	7	0	0
2004	9	7	10	10	0	0
2005	2	5	5	10	0	0
2006	4	0	9	0	0	0
2007	63	41	57	29	0	0
2008	87	16	72	12	0	0
2009	13	12	12	10	0	0
2010	298	215	86	122	0	0
2011	294	408	54	293	0	0
2012	111	410	45	132	0	0
2013	316	294	264	271	316	294
2014	355	233	286	231	302	233
2015	374	374	359	366	301	300
2016	661	459	223	185	479	385
2017	546	289	550	285	374	247
2018	389	220	359	198	276	186
2019	557	406	524	369	313	253
2020	453	287	425	265	309	220
2021	451	427	407	380	450	425

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Результаты маршрутных учётов имаго боярышницы

Таблица В.1 – Результаты маршрутных учётов имаго боярышницы в окр. д. Фомино в 2015–2022 гг.

Год	Дата	День лёта имаго	Температура, °С	Облачность, баллов от 0 до 10	Время начала учёта	Продолжи-тельность учёта, минут	Количество имаго, экз.
2015	16.06	10	29	5	14:45	19	48
2015	20.06	14	24	9	10:31	22	24
2015	22.06	16	28	2	11:42	20	18
2016	04.06	6	20	5,5	11:23	20	11
2016	07.06	9	25	2	10:50	20	12
2016	11.06	13	20	10	11:22	19	26
2016	11.06	13	20	7,5	13:50	28	86
2016	16.06	18	24	7	11:15	20	67
2016	18.06	20	22,5	3	10:15	18	119
2016	19.06	21	25	0,5	10:45	17	75
2016	20.06	22	26	0	9:45	21	85
2016	22.06	24	28	3	9:30	21	94
2016	23.06	25	27	0,5	9:27	23	55
2016	27.06	29	23	6	10:11	21	90
2017	22.06	7	21	6,5	10:18	18	9
2017	27.06	12	18,5	9	12:31	16	28
2017	28.06	13	23	1	13:19	18	43
2017	28.06	13	19	5	10:09	19	21
2017	29.06	14	20	6	12:31	20	56
2017	30.06	15	19	6,5	10:21	19	26
2017	03.07	18	23,5	6	14:18	17	28
2017	05.07	20	21	8	13:51	20	44
2018	01.07	7	25	0	10:01	20	7
2018	02.07	8	25	0	10:01	21	9
2018	04.07	10	22	5	11:56	21	13
2018	05.07	11	21	10	10:13	22	9
2018	07.07	13	24	1,5	10:32	20	26
2018	09.07	15	22	6	9:53	22	31
2018	10.07	16	23	0	9:46	20	28
2018	11.07	17	22	4	13:46	21	35

Продолжение таблицы В.1

Год	Дата	День лёта имаго	Температура, °С	Облачность (балл)	Время начала учёта	Продолжи-тельность учёта, минут	Количество имаго, экз.
2019	12.06	3	20	2	9:18	19	9
2019	19.06	10	19	1	10:43	19	22
2019	20.06	11	21	5	10:11	19	21
2019	21.06.	12	20	6	10:36	20	23
2019	23.06.	14	20	10	11:11	20	31
2019	24.06.	15	24	8	9:56	19	50
2019	28.06.	19	18	7	13:52	22	131
2019	29.06.	20	19	10	10:37	24	71
2019	30.06.	21	22,5	10	12:40	21	74
2019	01.07.	22	21	7	10:25	21	37
2020	08.06.	9	27	0,5	12:50	19	9
2020	09.06.	10	27,5	0,5	10:26	21	24
2020	10.06.	11	29	0	10:08	22	23
2020	11.06.	12	22,5	7	9:25	19	37
2020	12.06.	13	21	4	9:28	20	35
2020	14.06.	15	14	3,5	13:06	22	67
2020	15.06.	16	21	5	12:06	23	86
2020	15.06.	16	21,5	5	14:53	24	107
2020	16.06.	17	23	1	10:41	23	91
2020	19.06.	20	18	6	12:48	25	95
2020	20.06.	21	18	5,5	9:53	23	79
2020	23.06.	24	16	8	11:16	23	45
2021	25.05.	3	23	0	10:01	20	28
2021	02.06.	11	21	6,5	11:42	21	223
2021	05.06.	14	19	0	10:44	22	229
2021	06.06.	15	23,5	1	11:32	21	105
2021	07.06.	16	25	0	10:53	22	115
2021	09.06.	18	18,5	6	11:40	24	208
2021	11.06.	20	18,5	5	11:09	24	145
2021	12.06.	21	22	0	11:20	23	114
2021	13.06.	22	24	0	10:50	22	97
2022	19.06.	5	20	3	9:29	21	63
2022	20.06.	6	21	3	10:41	20	193
2022	23.06.	9	25	6	15:26	25	481
2022	24.06.	10	19	6	10:47	26	230
2022	25.06.	11	22	6,5	13:54	29	783
2022	27.06.	13	17	1	13:53	32	729
2022	2.07.	18	21,5	4	13:21	36	1444
2022	3.07.	19	21	1	10:08	35	1028

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Значения информационного критерия Акаике (AIC), используемые для выбора распределений при анализе данных

Таблица Г.1 – Значения информационного критерия Акаике (AIC), характеризующие модели с разными типами распределений, используемыми для описания дискретных количественных данных

Анализируемые данные	Распределение			
	Пуассона	Обобщённое Пуассона	Отрицательное биномиальное с линейной зависимостью дисперсии от среднего	Отрицательное биномиальное с квадратичной зависимостью дисперсии от среднего
Результаты маршрутных учётов имаго	1161,2	657,6	661,6	**650,1**
Количество гусениц в зимовочных гнёздах в окр. д. Фомино	2269,5	**1322,5**	1323,7	1324,3
Количество гусениц в зимовочных гнёздах в Новосибирске	3970,0	1747,9	1755,2	**1739,2**
Суммарное количество нарушений жилкования у самцов и самок в разных популяциях	25529,2	**23117,9**	23160,1	23179
Суммарное количество нарушений жилкования у имаго, выращенных в садках на разных кормовых растениях	3571,8	3189,4	3197,5	**3187,4**

Примечание – **полужирным** шрифтом выделены наименьшие значения AIC

Таблица Г.2 – Значения информационного критерия Акаике (AIC), характеризующие соответствие данных о среднем количестве нарушений жилкования, принадлежащих к разным кластерам, теоретическим распределениям

Распределение	Кластер №1	Кластер № 2	Кластер № 3
Гамма	**-157,0**	**-36,0**	-66,0
Вейбулла	-152,3	-35,0	-60,7
Логнормальное	-129,8	-33,1	**-71,163**
Экспоненциальное	-88,1	-21,2	-45,8
Коши	-72,2	-11,3	-50,6
Логистическое	-11,0	-23,3	-47,4
Нормальное	29,6	-21,0	-40,9

Примечание – **полужирным** шрифтом выделены наименьшие значения AIC

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Результаты анализа демографических характеристик популяций боярышницы на юге Свердловской обл. и в г. Новосибирске

Таблица Д.1 – Результаты анализа заселенности разных кормовых растений боярышницей на юге Свердловской обл. (осень 2021 г.)

Предиктор	Коэффициент± стандартная ошибка	95% доверительные интервалы (нижний – верхний)	z	p
Свободный член (черёмуха в окр. д. Фомино)	1,62 ± 0,31	1,01 – 2,22	5,25	**<0,001**
Кормовое растение (яблоня)	-1,02 ± 0,40	-1,81 – -0,24	-2,55	**0,011**
Кормовое растение (рябина)	-4,44 ± 0,64	-5,68 – -3,19	-6,96	**<0,001**
Участок проведения учёта (окр. д. Черноусово)	-0,35 ± 0,40	-1,14 – 0,44	-0,87	0,385
Участок проведения учёта (окр. д. Ключи)	-2,24 ± 0,44	-3,11 – -1,37	-5,04	**<0,001**

Таблица Д.2 – Результаты анализа обилия имаго боярышницы в окр. д. Фомино в 2015–2021 гг. в зависимости от года исследования, дня лёта имаго, погодных условий во время учёта, времени суток и продолжительности учёта

Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
Свободный член (2015 г.)	1,77 ± 0,26	1,26 – 2,29	6,74	**<0,001**
2016 г.	0,61 ± 0,29	0,04 – 1,18	2,09	**0,037**
2017 г.	0,05 ± 0,31	-0,55 – 0,65	0,16	0,876
2018 г.	-0,27 ± 0,30	-0,87 – 0,32	-0,91	0,363
2019 г.	0,33 ± 0,30	-0,26 – 0,91	1,10	0,273
2020 г.	0,40 ± 0,29	-0,17 – 0,97	1,37	0,172
2021 г.	1,45 ± 0,31	0,85 – 2,05	4,76	**<0,001**
2022 г.	2,70 ± 0,34	2,03 – 3,36	7,97	**<0,001**
День лёта	1,33 ± 0,24	0,86 – 1,80	5,56	**<0,001**
День лёта^2	-0,88 ± 0,23	-1,34 – -0,43	-3,83	**<0,001**
Время суток	0,21 ± 0,05	0,10 – 0,31	3,88	**<0,001**
Температура	-0,02 ± 0,06	-0,15 – 0,10	-0,38	0,705
Облачность	-0,03 ± 0,06	-0,15 – 0,09	-0,49	0,623
Продолжительность учёта	0,11 ± 0,08	-0,04 – 0,26	1,41	0,158

Таблица Д.3 – Результаты апостериорных попарных сравнений обилия имаго боярышницы в 2015–2022 гг. в окр. д. Фомино

Год	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
2015		0,61	0,05	-0,27	0,33	0,40	**1,45**	**2,70**
2016	0,065		**-0,56**	**-0,88**	-0,28	-0,21	**0,84**	**2,09**
2017	0,877	**0,020**		-0,32	0,28	0,35	**1,40**	**2,65**
2018	0,395	**<0,001**	0,214		**0,60**	**0,67**	**1,73**	**2,97**
2019	0,311	0,207	0,215	**0,010**		0,07	**1,12**	**2,37**
2020	0,216	0,300	0,117	**0,002**	0,707		**1,05**	**2,30**
2021	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**		**1,25**
2022	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	

Примечание – в левой нижней половине матрицы приведены значения уровня значимости (p), в правой верхней – оценки величины различий

Таблица Д.4 – Результаты анализа заселённости разных кормовых растений боярышницей в окр. д. Фомино (осень 2019–2021 гг.)

Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
Свободный член (черёмуха в осенне-зимний период 2019–20 гг.)	-0,81 ± 0,32	-1,42 – -0,19	-2,56	**0,011**
Кормовое растение (яблоня)	-2,32 ± 0,92	-4,13 – -0,52	-2,53	**0,012**
Кормовое растение (рябина)	-4,35 ± 0,76	-5,83 – -2,86	-5,73	**<0,001**
Осенне-зимний период 2020–21 гг.	-0,47 ± 0,41	-1,28 – 0,33	-1,15	0,249
Осенне-зимний период 2021–22 гг.	2,67 ± 0,51	1,68 – 3,66	5,27	**<0,001**

Таблица Д.5 – Результаты апостериорных попарных сравнений количества гусениц боярышницы в зимовочных гнёздах в 2015–2022 гг. в окр. д. Фомино

Год	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
2015		0,16	0,06	-0,14	0,29	-0,23	0,48	0,24
2016	0,617		-0,10	-0,30	0,13	-0,39	0,32	0,08
2017	0,831	0,546		-0,20	0,23	-0,29	0,42	0,18
2018	0,695	0,321	0,531		0,43	-0,09	0,62	0,38
2019	0,531	0,641	0,531	0,321		-0,52	0,19	-0,05
2020	0,546	0,175	0,321	0,753	0,216		0,71	0,47
2021	0,321	0,328	0,262	0,175	0,617	0,109		-0,24
2022	0,531	0,617	0,328	0,262	0,831	0,109	0,531	

Примечание – в левой нижней половине матрицы приведены значения уровня значимости (p), в правой верхней – оценки величины различий

Таблица Д.6 – Результаты анализа количества гусениц в зимовочных гнёздах на черёмухе и яблоне в г. Новосибирске в 2019–2022 гг.

Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
Свободный член (черёмуха в 2019 г.)	3,33 ± 0,08	3,18 – 3,47	43,97	**<0,001**
Кормовое растение (яблоня)	0,11 ± 0,16	-0,21 – 0,42	0,66	0,508
Год (2020)	-0,88 ± 0,16	-1,19 – -0,57	-5,60	**<0,001**
Год (2021)	-0,65 ± 0,14	-0,93 – -0,37	-4,59	**<0,001**
Год (2022)	-0,72 ± 0,25	-1,21 – -0,22	-2,86	**0,004**

Таблица Д.7 – Результаты анализа вклада мух-тахин в общую смертность предкуколок и куколок боярышницы в окр. г. Новосибирск в 2019–2021 гг.

Фактор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
Свободный член (черёмуха, 2019 г,)	-0,53 ± 0,25	-1,02 – -0,05	-2,14	**0,032**
Кормовое растение (яблоня)	-0,28 ± 0,24	-076 – 0,20	-1,15	0,251
Кормовое растение (рябина)	0,65 ± 0,33	0,01 – 1,29	1,98	**0,048**
Год (2020)	1,14 ± 0,28	0,60 – 1,68	4,13	**<0,001**
Год (2021)	2,20 ± 0,30	1,61 – 2,79	7,27	**<0,001**

Таблица Д.8 – Результаты апостериорных попарных сравнений доли самок в выборках имаго, собранных на стадии гусеницы в окр. д. Фомино в 2013–2021 гг.

	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2020	2021
2013		-0,21	-0,65	-0,05	-0,39	-0,57	0,88	0,09
2014	0,765		**-0,44**	0,16	-0,18	-0,36	**1,09**	0,30
2015	0,290	**0,034**		0,60	0,26	0,08	**1,53**	**0,74**
2016	0,928	0,767	0,230		-0,34	-0,52	0,93	0,14
2017	0,499	0,461	0,318	0,499		-0,18	**1,28**	0,48
2018	0,370	0,318	0,844	0,356	0,672		**1,46**	0,66
2020	0,204	**0,003**	**<,0001**	0,114	**0,001**	**0,001**		-0,80
2021	0,880	0,318	**0,007**	0,815	0,128	0,114	0,084	

Примечание – в левой нижней половине матрицы приведены значения уровня значимости (p), в правой верхней – оценки величины различий

Таблица Д.9 – Результаты апостериорных попарных сравнений доли самок в выборках имаго, собранных на стадиях предкуколки и куколки в окр. д. Фомино

	2013	2015	2016	2021
2013		0,00	0,18	**1,11**
2015	0,996		0,17	**1,11**
2016	0,684	0,684		**0,93**
2021	**0,001**	**0,001**	**0,002**	

Примечание – в левой нижней половине матрицы приведены значения уровня значимости (p), в правой верхней – оценки величины различий

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Результаты анализа размерно-весовых признаков имаго боярышницы из окр. д. Фомино и г. Новосибирска

Таблица Е.1 – Результаты дисперсионного анализа площади переднего крыла имаго боярышницы в окр. д. Фомино и г. Новосибирска в зависимости от пола, стадии жизненного цикла, на которой была собрана особь, и кормового растения гусениц

Популяция	Предиктор	SS	F	df	p
Фомино	Стадия жизненного цикла	100644	86,86	1	**<0,001**
	Пол	102067	88,09	1	**<0,001**
	Кормовое растение	23503	20,28	1	**<0,001**
	Стадия жизненного цикла: пол	1221	1,05	1	0,305
	Стадия жизненного цикла: кормовое растение	256	0,22	1	0,639
	Пол: кормовое растение	19169	16,54	1	**<0,001**
Новосибирск	Стадия жизненного цикла	118596	97,82	1	**<0,001**
	Пол	27133	22,38	1	**<0,001**
	Кормовое растение	4171	3,44	2	**0,032**
	Стадия жизненного цикла х пол	301	0,25	1	0,619
	Стадия жизненного цикла х кормовое растение	11199	9,24	2	**<0,001**
	Пол х кормовое растение	1579	1,30	2	0,272

Таблица Е.2 – Результаты дисперсионного анализа нагрузки на крыло у имаго боярышницы в окр. д. Фомино и г. Новосибирска в зависимости от пола, стадии жизненного цикла, на которой была собрана особь, и кормового растения гусениц

Популяция	Предиктор	SS	F	df	p
Фомино	Стадия жизненного цикла	0,010	1,72	1	0,190
	Пол	2,097	345,87	1	**<0,001**
	Кормовое растение	0,198	32,60	1	**<0,001**
	Стадия жизненного цикла х пол	0,146	24,11	1	**<0,001**
	Стадия жизненного цикла х кормовое растение	0,007	1,13	1	0,287
	Пол х кормовое растение	0,001	0,21	1	0,648
Новосибирск	Стадия жизненного цикла	0,219	42,51	1	**<0,001**
	Пол	0,322	62,72	1	**<0,001**
	Кормовое растение	0,044	4,31	2	**0,014**
	Стадия жизненного цикла х пол	0,020	3,84	1	0,050
	Стадия жизненного цикла х кормовое растение	0,005	0,44	2	0,641
	Пол х кормовое растение	0,011	1,05	2	0,352

Таблица Е.3 – Результаты анализа (бета-регрессии) относительной массы груди имаго боярышницы в окр. д. Фомино и г. Новосибирска в зависимости от пола, стадии жизненного цикла, на которой была собрана особь, и кормового растения гусениц

Популяция	Предиктор	Wald χ^2	df	p
Фомино	Свободный член	1576,74	1	**<0,001**
	Стадия жизненного цикла	17,08	1	**<0,001**
	Пол	616,78	1	**<0,001**
	Кормовое растение	6,39	1	**0,011**
	Стадия жизненного цикла х пол	46,80	1	**<0,001**
	Стадия жизненного цикла х кормовое растение	3,43	1	0,064
	Пол х кормовое растение	0,00	1	0,982
Новосибирск	Свободный член	2361,98	1	**<0,001**
	Стадия жизненного цикла	0,06	1	0,808
	Пол	75,58	1	**<0,001**
	Кормовое растение	18,47	2	**<0,001**
	Стадия жизненного цикла х пол	8,89	1	**<0,001**
	Стадия жизненного цикла х кормовое растение	2,18	2	0,336
	Пол х кормовое растение	2,59	2	0,274

Таблица Е.4 – Результаты анализа размерно-весовых признаков самцов и самок боярышницы, собранных на стадиях предкуколки и куколки в г. Новосибирске в 2019–2021 гг., в зависимости от года исследования и кормового растения гусениц

Признак	Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
Площадь переднего крыла	Свободный член (самки в 2019 г. на черёмухе)	287,76 ± 2,47	282,90 – 292,61	116,30	**<0,001**
	Пол (самцы)	-16,39 ± 2,42	-21,15 – -11,64	-6,77	**<0,001**
	Кормовое растение (яблоня)	-3,53 ± 4,50	-12,37 – 5,30	-0,79	0,433
	Год (2020)	29,64 ± 2,90	23,94 – 35,34	10,21	**<0,001**
	Год (2021)	-13,19 ± 6,62	-26,18 – -0,20	-1,99	**0,047**
	Кормовое растение х Год (2020)	-33,40 ± 8,43	-49,95 – -16,85	-3,96	**<0,001**
	Кормовое растение х Год (2021)	10,38 ± 8,36	-6,03 – 26,79	1,24	0,215
Нагрузка на крыло	Свободный член (самки в 2019 г. на черёмухе)	0,60 ± 0,01	0,59 – 0,61	88,24	**<0,001**
	Пол (самцы)	-0,09 ± 0,01	-0,10 – -0,07	-9,44	**<0,001**
	Кормовое растение (яблоня)	0,03 ± 0,01	0,01 – 0,05	2,76	**0,006**
	Год (2020)	0,07 ± 0,01	0,05 – 0,08	7,81	**<0,001**
	Год (2021)	0,00 ± 0,02	-0,03 – 0,03	-0,05	0,959
	Пол х Год (2020)	-0,02 ± 0,01	-0,05 – 0,00	-1,90	0,057
	Пол х Год (2021)	0,01 ± 0,01	-0,02 – 0,03	0,45	0,655
	Кормовое растение х Год (2020)	-0,03 ± 0,02	-0,07– 0,00	-2,19	**0,028**
	Кормовое растение х Год (2021)	0,01 ± 0,02	-0,02 – 0,04	0,61	0,541
Относительная масса груди	Свободный член (самки в 2019 г. на черёмухе)	-0,83 ± 0,01	-0,85 – -0,81	-95,13	**<0,001**
	Пол (самцы)	0,15 ± 0,01	0,13 – 0,18	12,67	**<0,001**
	Кормовое растение (яблоня)	-0,06 ± 0,01	-0,08 – -0,04	-5,52	**<0,001**
	Год (2020)	-0,09 ± 0,01	-0,11 – -0,06	-7,40	**<0,001**
	Год (2021)	0,03 ± 0,02	-0,01– 0,06	1,56	0,118
	Пол х Год (2020)	0,07 ± 0,02	0,04 – 0,10	4,09	**<0,001**
	Пол х Год (2021)	-0,03 ± 0,02	-0,08 – 0,01	-1,50	0,134

ПРИЛОЖЕНИЕ Ж

Встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы

Таблица Ж.1 – Соответствие данных о количестве нарушений жилкования у имаго боярышницы теоретическим распределениям

Распределение	χ^2	df	p	AIC
Отрицательное биномиальное	28,2	3	**<0,001**	28361
Геометрическое	113,4	4	**<0,001**	28523
Пуассона	6392,4	4	**<0,001**	31879

Таблица Ж.2 – Частоты встречаемости отдельных вариантов нарушений жилкования на переднем крыле боярышницы

Участок жилки или ячейка крыла	Тип	Подтип	Объём выборки, жилок	Частота встречаемости жилок с нарушениями, %
Ячейка № 1	II		24186	0,008
Ячейка № 2	II		24108	0,037
Ячейка № 3	II		24019	2,794
Ячейка № 4	II		23890	0,360
Ячейка № 5	II		23783	0,219
Ячейка № 6	II		23834	0,180
Ячейка № 7	II		23870	0,147
Ячейка № 8	II		23860	0,465
Ячейка № 9	II		23849	0,650
Ячейка № 10	II		23726	4,088
Ячейка № 11	II		23867	0,075
Sc	I	1221	24517	0,033
Sc	I	3221	24517	0,004
Sc	III		24517	0,016
R stem	I	1211	24245	0,008
R stem	I	2221	24245	0,004
R stem	I	3211	24245	0,004
R stem	III		24245	0,004
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	1211	24240	0,037
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	1212	24240	0,004
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	1221	24240	0,091
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	1222	24240	0,008
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	2211	24240	0,017
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	2212	24240	0,004
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	2221	24240	2,999
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	2222	24240	0,021
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	3102	24240	0,004
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	3211	24240	0,004
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	3221	24240	0,008
$R_1–M_1+R_{(4+5)}$	I	3222	24240	0,004
$M_2–M_1+R_{(4+5)}$	I	2101	24249	0,008
$M_2–M_1+R_{(4+5)}$	I	2211	24249	0,305
$M_2–M_1+R_{(4+5)}$	I	2212	24249	0,008
$M_2–M_1+R_{(4+5)}$	I	3102	24249	0,330
R_1	I	1101	24180	0,004
R_1	I	1211	24180	0,025
R_1	I	1221	24180	0,058
R_1	I	2211	24180	0,012
R_1	I	2221	24180	0,012

Продолжение таблицы Ж.2

Участок жилки или ячейка крыла	Тип	Подтип	Объём выборки, жилок	Частота встречаемости жилок с нарушениями, %
R_1	I	3102	24180	0,008
R_1	I	3211	24180	0,012
R_1	III		24180	1,294
R_1	IV		24180	0,269
$R_{(2+3)}$	I	1101	24100	0,054
$R_{(2+3)}$	I	1211	24100	0,091
$R_{(2+3)}$	I	1221	24100	0,166
$R_{(2+3)}$	I	1222	24100	0,004
$R_{(2+3)}$	I	2101	24100	0,021
$R_{(2+3)}$	I	2211	24100	0,037
$R_{(2+3)}$	I	2212	24100	0,008
$R_{(2+3)}$	I	2221	24100	0,100
$R_{(2+3)}$	I	3102	24100	0,008
$R_{(2+3)}$	I	3211	24100	0,021
$R_{(2+3)}$	I	3221	24100	0,004
$R_{(2+3)}$	I	3222	24100	0,004
$R_{(2+3)}$	III		24100	0,183
$R_{(2+3)}$	IV		24100	0,124
$M_1+R_{(4+5)}$	I	1101	24223	0,004
$M_1+R_{(4+5)}$	I	1102	24223	0,012
$M_1+R_{(4+5)}$	I	1211	24223	0,029
$M_1+R_{(4+5)}$	I	1221	24223	0,004
$M_1+R_{(4+5)}$	I	2101	24223	0,599
$M_1+R_{(4+5)}$	I	2211	24223	0,008
$M_1+R_{(4+5)}$	I	2221	24223	0,421
$M_1+R_{(4+5)}$	I	2222	24223	0,029
$M_1+R_{(4+5)}$	I	3102	24223	0,772
$M_1+R_{(4+5)}$	I	3211	24223	0,012
$M_1+R_{(4+5)}$	I	3212	24223	0,004
$M_1+R_{(4+5)}$	I	3221	24223	0,008
$M_1+R_{(4+5)}$	I	3222	24223	0,004
$R_{(4+5)}$	I	1101	24172	0,033
$R_{(4+5)}$	I	1102	24172	0,004
$R_{(4+5)}$	I	1211	24172	0,037
$R_{(4+5)}$	I	1212	24172	0,004
$R_{(4+5)}$	I	1221	24172	0,008
$R_{(4+5)}$	I	2211	24172	0,008
$R_{(4+5)}$	I	2221	24172	0,033
$R_{(4+5)}$	I	3102	24172	0,017
$R_{(4+5)}$	I	3211	24172	0,017
$R_{(4+5)}$	I	3221	24172	0,012

Продолжение таблицы Ж.2

Участок жилки или ячейка крыла	Тип	Подтип	Объём выборки, жилок	Частота встречаемости жилок с нарушениями, %
R_4	I	1101	24069	0,058
R_4	I	1211	24069	0,062
R_4	I	1212	24069	0,004
R_4	I	1221	24069	0,145
R_4	I	2101	24069	0,004
R_4	I	2211	24069	0,025
R_4	I	2221	24069	0,017
R_4	I	3102	24069	0,004
R_4	I	3211	24069	0,042
R_4	I	3221	24069	0,012
R_4	III		24069	0,087
R_4	I	1101	23913	0,184
R_4	I	1211	23913	0,669
R_4	I	1212	23913	0,004
R_4	I	1221	23913	0,029
R_4	I	2211	23913	0,021
R_4	I	2212	23913	0,004
R_4	I	3211	23913	0,059
R_4	III		23913	0,167
M_1	I	1101	23898	0,017
M_1	I	1211	23898	0,130
M_1	I	1221	23898	0,013
M_1	I	3211	23898	0,042
M_1	I	3221	23898	0,008
M_1	III		23898	0,213
M_1	V		24223	0,190
M_2	I	1101	23957	0,021
M_2	I	1211	23957	0,150
M_2	I	1212	23957	0,008
M_2	I	1221	23957	0,042
M_2	I	2211	23957	0,004
M_2	I	2212	23957	0,004
M_2	I	2221	23957	0,042
M_2	I	3211	23957	0,008
M_2	I	3221	23957	0,008
M_2	III		23957	0,083
M_3	I	1211	23974	0,017
M_3	I	1221	23974	0,375
M_3	I	1222	23974	0,017
M_3	I	2211	23974	0,008
M_3	I	3102	23974	0,008

Продолжение таблицы Ж.2

Участок жилки или ячейка крыла	Тип	Подтип	Объём выборки, жилок	Частота встречаемости жилок с нарушениями, %
M_3	I	3211	23974	0,017
M_3	I	3221	23974	0,029
M_3	III		23974	0,021
Cu stem	I	1101	24205	0,004
Cu stem	I	1221	24205	0,021
Cu stem	I	2211	24205	0,017
Cu stem	I	3102	24205	0,004
Cu_1–M_3	I	1101	24209	0,021
Cu_1–M_3	I	1211	24209	0,033
Cu_1–M_3	I	1221	24209	0,004
Cu_1–M_3	I	2211	24209	0,029
Cu_1–M_3	I	3211	24209	0,004
Cu_1–M_3	III		24209	0,004
Cu_1	I	1101	23991	0,392
Cu_1	I	1102	23991	0,004
Cu_1	I	1211	23991	0,092
Cu_1	I	1221	23991	1,100
Cu_1	I	1222	23991	0,029
Cu_1	I	2211	23991	0,008
Cu_1	I	2212	23991	0,004
Cu_1	I	2221	23991	0,021
Cu_1	I	3102	23991	0,025
Cu_1	I	3211	23991	0,017
Cu_1	I	3212	23991	0,013
Cu_1	I	3221	23991	0,021
Cu_1	I	3222	23991	0,017
Cu_1	III		23991	0,017
Cu_2	I	1101	23964	0,004
Cu_2	I	1211	23964	0,088
Cu_2	I	1212	23964	0,008
Cu_2	I	1221	23964	0,083
Cu_2	I	1222	23964	0,008
Cu_2	I	2101	23964	0,008
Cu_2	I	2211	23964	0,025
Cu_2	I	2221	23964	0,017
Cu_2	I	3102	23964	0,008
Cu_2	I	3211	23964	0,042
Cu_2	I	3212	23964	0,008
Cu_2	I	3221	23964	0,013
Cu_2	I	3222	23964	0,008
Cu_2	III		23964	0,033

Продолжение таблицы Ж.2

Участок жилки или ячейка крыла	Тип	Подтип	Объём выборки, жилок	Частота встречаемости жилок с нарушениями, %
2A	I	1102	23856	0,004
2A	I	1211	23856	0,042
2A	I	1212	23856	0,008
2A	I	1221	23856	0,620
2A	I	1222	23856	0,075
2A	I	2211	23856	0,168
2A	I	2212	23856	0,021
2A	I	2221	23856	0,046
2A	I	2222	23856	0,004
2A	I	3102	23856	0,235
2A	I	3211	23856	0,059
2A	I	3212	23856	0,013
2A	I	3221	23856	0,021
2A	I	3222	23856	0,034
2A	III		23856	0,210

Примечание – названия жилок, их участков и ячеек крыла приведены в соответствии с Рисунком 2.5; расшифровку обозначений типов и подтипов см. в разделе 2.4.2

Таблица Ж.3 – Частоты встречаемости отдельных вариантов нарушений жилкования на заднем крыле боярышницы

Участок жилки или ячейка крыла	Тип	Подтип	Объём выборки, жилок	Частота встречаемости жилок с нарушениями, %
Ячейка № 1	II		23963	0,405
Ячейка № 2	II		23871	0,038
Ячейка № 3	II		23703	1,321
Ячейка № 4	II		23721	0,008
Ячейка № 5	II		23780	0,008
Ячейка № 6	II		23693	0,008
Ячейка № 7	II		23582	0,034
Ячейка № 8	II		23891	0,008
R stem	I	1211	24141	0,075
R stem	III		24141	0,004
R_1	I	1101	24041	0,004
R_1	I	1211	24041	0,012
R_1	I	1212	24041	0,004
R_1	I	1221	24041	0,025
R_1	I	1222	24041	0,004
R_1	I	2221	24041	0,141
R_1	I	2222	24041	0,004

Продолжение Таблицы Ж.3

Участок жилки или ячейка крыла	Тип	Подтип	Объём выборки, жилок	Частота встречаемости жилок с нарушениями, %
R_1	I	3102	24041	0,017
R_1	I	3221	24041	0,054
R_2	I	1211	24035	0,012
R_2	I	1221	24035	0,012
R_2	I	2211	24035	0,017
R_2	I	2221	24035	0,004
R_2	I	3211	24035	0,012
R_2	III		24035	0,008
M_1	I	1101	23911	0,042
M_1	I	1102	23911	0,004
M_1	I	1211	23911	0,100
M_1	I	1212	23911	0,004
M_1	I	1221	23911	0,318
M_1	I	1222	23911	0,017
M_1	I	2101	23911	0,004
M_1	I	2211	23911	0,050
M_1	I	2221	23911	0,096
M_1	I	3102	23911	0,008
M_1	I	3211	23911	0,021
M_1	I	3221	23911	0,071
M_2	I	1101	23825	0,474
M_2	I	1102	23825	0,029
M_2	I	1211	23825	3,383
M_2	I	1212	23825	0,080
M_2	I	1221	23825	0,071
M_2	I	1222	23825	0,004
M_2	I	2211	23825	0,118
M_2	I	2212	23825	0,017
M_2	I	2222	23825	0,004
M_2	I	3102	23825	0,063
M_2	I	3211	23825	0,118
M_2	I	3212	23825	0,017
M_2	I	3221	23825	0,004
M_2	III		23825	0,076
M_3	I	1221	23902	0,071
M_3	I	2101	23902	0,004
M_3	I	2211	23902	0,004
M_3	I	2221	23902	0,004
M_3	I	3102	23902	0,004
M_3	I	3211	23902	0,004
M_3	I	3212	23902	0,004

Продолжение таблицы Ж.3

Участок жилки или ячейка крыла	Тип	Подтип	Объём выборки, жилок	Частота встречаемости жилок с нарушениями, %
M_3	I	3221	23902	0,008
M_3	III		23902	0,013
Cu stem	I	1211	24115	0,012
Cu_1–M_3	I	1101	24118	0,033
Cu_1–M_3	I	1211	24118	0,100
Cu_1–M_3	I	1221	24118	0,017
Cu_1–M_3	I	2211	24118	0,008
Cu_1–M_3	I	3211	24118	0,004
Cu_1–M_3	III		24118	0,029
Cu_1	I	1101	23910	0,008
Cu_1	I	1211	23910	0,008
Cu_1	I	1221	23910	0,050
Cu_1	I	1222	23910	0,008
Cu_1	I	2211	23910	0,008
Cu_1	I	3221	23910	0,004
Cu_1	I	3222	23910	0,004
Cu_1	III		23910	0,217
Cu_1	V		24044	0,004
Cu_2	I	1211	23792	0,008
Cu_2	I	1221	23792	0,055
Cu_2	I	2211	23792	0,013
Cu_2	I	2221	23792	0,008
Cu_2	I	3211	23792	0,004
Cu_2	I	3221	23792	0,004
Cu_2	III		23792	0,004
3A	I	1101	23894	0,310
3A	I	1211	23894	0,017
3A	I	1221	23894	2,536
3A	I	2101	23894	0,004
3A	I	2221	23894	0,021
3A	I	3102	23894	0,004
3A	I	3221	23894	0,013
3A	III		23894	0,431

Примечание – названия жилок, их участков и ячеек крыла приведены в соответствии с Рисунком 2.5; расшифровку обозначений типов и подтипов см. в разделе 2.4.2

Таблица Ж.4 – Результаты анализа частот встречаемости разных нарушений жилкования крыльев боярышницы в зависимости от их типа (подтипа) и местоположения на крыле

Предиктор	Дисперсия	Стандартное отклонение	% от суммарной дисперсии
Участок жилки (ячейка крыла)	1,88	1,37	20,46
Тип (подтип)	4,63	2,15	50,32
Участок жилки (ячейка крыла) х Тип (подтип)	2,69	1,64	29,23
Суммарная дисперсия	9,20		

ПРИЛОЖЕНИЕ И

Результаты анализа закономерностей антимерного проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы

Таблица И.1 – Результаты анализа закономерностей антимерного проявления наиболее часто встречающихся вариантов нарушений жилкования переднего крыла боярышницы

Участок жилки или ячейка крыла	Тип и подтип	Объём выборки, сторон тела	Число особей с нарушением		Частота встречаемости сторон тела с нарушением, %		p_1	D, %	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	p_2
			Асимметричные	Симметричные	Правая	Левая				
Ячейка № 3	II	24019	345	161	2,76	2,79	0,97	30	26 – 35	**0,002**
Ячейка № 4	II	23890	76	5	0,28	0,44	0,55	6	2 – 14	**0,028**
Ячейка № 5	II	23783	24	14	0,20	0,24	0,97	37	23 – 54	**0,002**
Ячейка № 6	II	23834	25	9	0,19	0,17	0,97	26	14 – 44	**0,003**
Ячейка № 8	II	23860	53	28	0,49	0,42	0,97	34	24 – 45	**0,002**
Ячейка № 9	II	23849	71	40	0,65	0,61	0,97	35	27 – 45	**0,002**
Ячейка № 10	II	23726	608	180	3,98	4,18	0,97	21	18 – 24	**0,002**
M_2-M_1+$R_{(4+5)}$	I 2211	24243	66	4	0,28	0,33	0,97	6	1 – 14	0,051
M_2-M_1+$R_{(4+5)}$	I 3102	24249	79	0	0,33	0,32	0,97	0	-5 – 5	1,000
R_1-M_1+$R_{(4+5)}$	I 2221	24240	464	131	2,97	3,02	0,97	20	17 – 24	**0,002**
R_1	III	24180	257	28	1,38	1,21	0,97	9	6 –13	**0,002**
R_1	IV	24180	41	12	0,30	0,24	0,97	23	13 – 36	**0,002**
$R_{(2+3)}$	I 1221	24099	37	1	0,13	0,19	0,97	3	-7 – 14	0,375
$R_{(2+3)}$	III	24100	42	1	0,19	0,17	0,97	2	-6 – 13	0,375
M_1+$R_{(4+5)}$	I 2101	24223	99	23	0,59	0,60	0,97	18	12 – 26	**0,002**
M_1+$R_{(4+5)}$	I 2221	24223	87	7	0,32	0,51	0,43	7	3 – 15	**0,010**
M_1+$R_{(4+5)}$	I 3102	24223	112	9	0,63	0,45	0,55	7	2 – 13	**0,012**
R_5	I 1101	23913	36	4	0,20	0,17	0,97	10	1 – 24	**0,045**

Продолжение таблицы И.1

Участок жилки или ячейка крыла	Тип и подтип	Объём выборки, сторон тела	Число особей с нарушением		Частота встречаемости сторон тела с нарушением, %		p_1	D, %	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	p_2
			Асимметричные	Симметричные	Правая	Левая				
R_5	I 1211	23913	147	6	0,73	0,60	0,97	3	0 – 8	0,070
R_5	III	23913	32	4	0,19	0,14	0,97	11	1 – 26	**0,043**
M_1	III	23898	39	6	0,22	0,21	0,97	13	5 – 27	**0,012**
M_1	V	24223	22	12	0,19	0,19	1,00	35	21 – 0,53	**0,002**
M_3	I 1221	23974	70	7	0,37	0,33	0,97	9	4 – 18	**0,010**
Cu_1	I 1101	23991	80	7	0,41	0,38	0,97	8	4 – 16	**0,010**
Cu_1	I 1221	23991	216	21	1,09	1,06	0,97	8	5 – 12	**0,002**
2A	I 1221	23856	111	11	0,43	0,69	0,29	8	3 – 15	**0,005**
2A	I 2211	23856	35	2	0,15	0,18	0,97	5	-5 – 19	0,167
2A	I 3102	23856	33	4	0,17	0,18	0,97	11	1 – 26	**0,043**
2A	III	23856	44	3	0,19	0,23	0,97	6	-1 – 18	0,089

Примечание – p_1 – значимость различий между частотами встречаемости нарушений жилкования на правой и левой сторонах тела (направленная асимметрия); p_2 – значимость отклонения наблюдаемой вероятности симметричного проявления нарушений жилкования от ожидаемой. Номера ячеек, названия жилок и их отдельных участков приведены в соответствии с Рис. 2.5. Тип нарушения жилкования указан римскими цифрами (I–V, см. раздел 2.4.2 и Рис. 2.6), подтип – арабскими. Расшифровка обозначений типов и подтипов дана в разделе 2.4.2

Таблица И.2 – Результаты анализа закономерностей антимерного проявления наиболее часто встречающихся вариантов нарушений жилкования заднего крыла боярышницы

Участок жилки или ячейка крыла	Тип и подтип	Объём выборки, сторон тела	Число особей с нарушением		Частота встречаемости сторон тела с нарушением, %		p_1	D, %	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	p_2
			Асимметричные	Симметричные	Правая	Левая				
Ячейка № 1	II	23963	64	16	0,41	0,39	0,97	20	13 – 31	**0,002**
Ячейка № 3	II	23703	270	21	1,27	1,36	0,97	7	4 – 10	**0,002**
M_1	I 1221	23911	71	2	0,35	0,28	0,97	3	-2 – 10	0,167
M_1	III	23911	63	13	0,35	0,39	0,97	17	10 – 28	**0,002**
M_2	I 1101	23825	95	9	0,49	0,46	0,97	8	2 – 15	**0,012**
M_2	I 1211	23825	659	70	3,47	3,23	0,97	8	6 – 10	**0,002**
Cu_1	III	23910	48	2	0,23	0,21	0,97	4	-3 – 14	0,167
3A	I 1101	23894	68	3	0,26	0,36	0,97	4	-1 – 12	0,089
3A	I 1221	23894	533	35	2,49	2,55	0,97	5	3 – 7	**0,002**
3A	III	23895	75	14	0,46	0,40	0,97	16	9 – 25	**0,002**

Примечание – p_1 – значимость различий между частотами встречаемости нарушений жилкования на правой и левой сторонах тела (направленная асимметрия); p_2 – значимость отклонения наблюдаемой вероятности симметричного проявления нарушений жилкования от ожидаемой. Номера ячеек, названия жилок и их отдельных участков приведены в соответствии с Рис. 2.5. Тип нарушения жилкования указан римскими цифрами (I–V, см. раздел 2.4.2 и Рис. 2.6), подтип – арабскими. Расшифровка обозначений типов и подтипов дана в разделе 2.4.2

Таблица И.3 – Результаты расчёта коэффициентов корреляции Пирсона между частотами встречаемости 10 вариантов нарушений жилкования крыльев (вероятность симметричного проявления которых значимо не отличается от ожидаемой при их случайном и независимом возникновении на разных сторонах тела особи) в выборках имаго боярышницы из окр. д. Фомино и г. Новосибирска

Признак	F M_2-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2211	F M_2-M_1+$R_{(4+5)}$ I 3102	F $R_{(2+3)}$I 1221	F $R_{(2+3)}$ III	F R_5 I 1211	F *2A* I 2211	F *2A* III	H M_1 I 1221	H Cu_1 III	H *3A* I 1101
F M_2-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2211		0,983	0,763	0,831	0,125	0,885	0,777	0,935	0,777	0,777
F M_2-M_1+$R_{(4+5)}$ I 3102	0,01		0,885	**0,004**	0,935	0,125	0,540	**0,004**	0,885	**0,004**
F $R_{(2+3)}$ I 1221	0,13	-0,07		0,476	**0,006**	0,831	0,885	0,540	0,935	0,212
F $R_{(2+3)}$ III	0,09	**0,49**	0,19		0,935	0,540	0,777	0,325	0,831	0,118
F R_5 I 1211	0,31	0,03	**0,46**	0,03		0,777	0,935	0,956	0,353	0,935
F *2A* I 2211	-0,06	0,31	-0,09	0,17	-0,11		**0,004**	0,128	0,734	0,956
F *2A* III	-0,11	0,17	-0,06	0,10	-0,03	**0,48**		0,290	**0,010**	0,983
H M_1 I 1221	-0,03	**0,48**	-0,17	0,23	0,02	0,31	0,25		0,390	0,777
H Cu_1 III	-0,11	0,06	-0,04	-0,08	-0,22	0,14	**0,44**	0,21		0,935
H *3A* I 1101	-0,11	**0,49**	0,27	0,32	-0,04	0,02	0,00	0,10	-0,03	

Примечание – в левой нижней половине матрицы приведены значения коэффициентов корреляции, в правой верхней – соответствующие им p-значения, с учётом поправки на множественность сравнений Бенджамини-Хохберга; значимые ($p < 0,05$) коэффициенты корреляции и соответствующие им p - значения выделены **полужирным** шрифтом. Названия признаков приведены по следующей схеме: на первой позиции указано крыло (F – переднее, H – заднее); далее обозначено место расположения нарушения жилкования (номер ячейки либо название жилки; номера ячеек, названия жилок и их отдельных участков приведены в соответствии с Рис. 2.5); затем римскими цифрами (I–V) указан тип нарушения жилкования (см. раздел 2.4.2 и Рис. 2.6), последние четыре арабские цифры обозначают подтип нарушений жилкования I типа (расшифровку см. в разделе 2.4.2)

ПРИЛОЖЕНИЕ К

Результаты анализа фенетических дистанций, рассчитанных по относительным частотам встречаемости разных вариантов нарушений жилкования крыльев боярышницы

Таблица К.1 – Результаты анализа фенетических дистанций (UMD) между выборками самцов и самок боярышницы из окр. д. Фомино и г. Новосибирска (1 – имаго, отловленные в природе, 2 – выращенные в садках)

			Фомино				Новосибирск	
			Самцы		Самки		Самцы	Самки
			1	2	1	2	1	2
Фомино	Самцы	1		**0,011**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**
		2	**0,007**		**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**
	Самки	1	**0,011**	**0,025**		**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**
		2	**0,019**	**0,018**	**0,011**		**<0,001**	**<0,001**
Новосибирск	Самцы	2	**0,062**	**0,083**	**0,053**	**0,050**		**0,045**
	Самки	2	**0,038**	**0,067**	**0,034**	**0,044**	**0,010**	

Примечание – в левой нижней части матрицы приведены величины UMD, в правой верхней – соответствующие p-значения, рассчитанные путём бутстрэпа с учётом поправки на множественность сравнений Бенджамини-Хохберга; значимые (p <0,05) дистанции и соответствующие им p - значения выделены **полужирным** шрифтом

Таблица К.2 – Относительные частоты встречаемости разных вариантов нарушений жилкования в выборках имаго боярышницы и их вклад в фенетические дистанции между выборками (для признаков, чей вклад более 10%)

Признак	Код выборки № 1	Код выборки № 2	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 1, %	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 2, %	Вклад в фенетическую дистанцию (UMD) между выборками, %
F R_1 III	1	2	7,12	1,13	48,82
F Cu_1 I 1221	1	2	6,05	9,43	11,00
H № 3 II	1	2	7,75	12,08	19,91
F № 3 II	1	3	8,71	13,76	22,37
F *2A* I 1221	1	3	5,15	0,22	22,22
F № 3 II	1	4	8,71	17,41	36,08
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	1	4	13,06	7,85	12,38
F *2A* I 1221	1	4	5,15	0,00	13,49
H № 1 II	1	4	1,27	6,14	11,12
F № 3 II	1	5	8,71	19,14	16,32
F № 10 II	1	5	18,96	3,83	36,60
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	1	5	13,06	25,84	24,80
F № 10 II	1	6	18,96	6,99	36,14
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	1	6	13,06	23,12	23,64
H *3A* I 1221	1	6	13,38	20,97	12,48
F R_1 III	2	3	1,13	9,02	24,04
H M_2 I 1211	2	3	21,89	15,68	12,20
H № 3 II	2	3	12,08	4,59	20,32
F № 3 II	2	4	10,19	17,41	23,84
F № 10 II	2	4	22,26	16,72	10,59
F Cu_1 I 1221	2	4	9,43	4,44	11,07
F *2A* I 1221	2	4	4,91	0,00	12,16
H № 3 II	2	4	12,08	5,80	18,26
F № 10 II	2	5	22,26	3,83	39,76
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	2	5	9,81	25,84	29,29
F № 10 II	2	6	22,26	6,99	33,53
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	2	6	9,81	23,12	24,65
H M_2 I 1211	2	6	21,89	12,37	11,77
H *3A* I 1221	2	6	11,7	20,97	10,98

Продолжение таблицы К.2

Признак	Код выборки № 1	Код выборки № 2	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 1, %	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 2, %	Вклад в фенетическую дистанцию (UMD) между выборками, %
F № 10 II	3	4	21,38	16,72	14,4
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	3	4	14,35	7,85	35,78
F R_1 III	3	4	9,02	4,1	20,57
H № 1 II	3	4	1,55	6,14	17,48
F № 10 II	3	5	21,38	3,83	57,28
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	3	5	14,35	25,84	22,9
F R_1 III	3	5	9,02	1,44	10,58
F № 10 II	3	6	21,38	6,99	60,03
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	3	6	14,35	23,12	19,72
H *3A* I 1221	3	6	13,17	20,97	15,17
F № 10 II	4	5	16,72	3,83	31,67
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	4	5	7,85	25,84	61,82
F № 10 II	4	6	16,72	6,99	19,7
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	4	6	7,85	23,12	50,34
H *3A* I 1221	4	6	11,95	20,97	15,69
F № 3 II	5	6	19,14	11,83	39
H *3A* I 1221	5	6	11,96	20,97	64,78

Примечание – Коды выборок: 1 – самцы, отловленные в природе в окр. д. Фомино; 2 – самцы из окр. д. Фомино, выращенные в садках; 3 – самки, отловленные в природе в окр. д. Фомино; 4 – самки из окр. д. Фомино, выращенные в садках; 5 – самцы из г. Новосибирска, выращенные в садках; 6 – самки, из г. Новосибирска, выращенные в садках. Названия признаков приведены по следующей схеме: на первой позиции указано крыло (F – переднее, H – заднее); далее обозначено место расположения нарушения жилкования (номер ячейки либо название жилки; номера ячеек, названия жилок и их отдельных участков приведены в соответствии с Рис. 2.5); затем римскими цифрами (I–V) указан тип нарушения жилкования (см. раздел 2.4.2 и Рис. 2.6), последние четыре арабские цифры обозначают подтип нарушений жилкования I типа (расшифровку см. в разделе 2.4.2)

Таблица К.3 – Результаты анализа фенетических дистанций (UMD) между выборками самцов и самок боярышницы, собранных на стадии гусеницы либо предкуколки и куколки с разных кормовых растений в окр. д. Фомино и г. Новосибирска

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1		0,118	**<0,001**	**<0,001**	0,208	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**0,014**
2	0,009		**<0,001**	**<0,001**	0,606	**0,002**	**<0,001**	**<0,001**	**0,025**	0,059
3	**0,104**	**0,109**		0,095	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**
4	**0,057**	**0,044**	0,017		**0,009**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**
5	0,013	-0,004	**0,102**	**0,059**		**0,015**	0,063	**0,015**	0,151	0,505
6	**0,109**	**0,075**	**0,268**	**0,211**	**0,067**		**<0,001**	**<0,001**	**0,003**	**0,003**
7	**0,062**	**0,042**	**0,158**	**0,101**	0,026	**0,181**		0,066	0,102	**0,015**
8	**0,061**	**0,040**	**0,144**	**0,075**	**0,040**	**0,228**	0,011		**0,009**	**0,008**
9	**0,073**	**0,036**	**0,250**	**0,162**	0,022	**0,102**	0,021	**0,053**		0,260
10	**0,062**	0,036	**0,236**	**0,147**	-0,002	**0,115**	**0,056**	**0,070**	0,017	

Примечание – в левой нижней части матрицы приведены величины UMD, в правой верхней – соответствующие p-значения, рассчитанные путём бутстрэпа с учётом поправки на множественность сравнений Бенджамини-Хохберга. Значимые на уровне p <0,05 дистанции и соответствующие им p-значения выделены **полужирным** шрифтом.

Коды выборок: 1 – самцы из окр. д. Фомино, собранные на стадии гусеницы с черёмухи; 2 – самки из окр. д. Фомино, собранные на стадии гусеницы с черёмухи; 3 – самцы из окр. д. Фомино, собранные на стадиях предкуколки и куколки с черёмухи; 4 – самки из окр. д. Фомино, собранные на стадиях предкуколки и куколки с черёмухи; 5 – самцы из окр. д. Фомино, собранные на стадии гусеницы с рябины; 6 – самки из окр. д. Фомино, собранные на стадии гусеницы с рябины; 7 – самцы из окр. г. Новосибирска, собранные на стадиях предкуколки и куколки с черёмухи; 8 – самки из окр. г. Новосибирска, собранные на стадиях предкуколки и куколки с черёмухи; 9 – самцы из окр. г. Новосибирска, собранные на стадиях предкуколки и куколки с яблони; 10 – самки из окр. г. Новосибирска, собранные на стадиях предкуколки и куколки с яблони

Таблица К.4 – Сравнение выборок имаго боярышницы, выращенных в садках, по относительным частотам встречаемости разных вариантов нарушений жилкования крыльев

Признак	Код выборки № 1	Код выборки № 2	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 1, %	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 2, %	Вклад в фенетическую дистанцию (UMD) между выборками, %
F № 3 II	1	3	15,22	2,61	13,72
F № 10 II	1	3	10,87	36,52	60,32
F № 10 II	1	4	10,87	32,43	73,93
F № 3 II	1	6	15,22	37,50	39,74
F № 9 II	1	6	1,09	18,75	25,58
H № 1 II	1	6	6,52	18,75	10,19
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	1	7	8,70	27,97	56,45
F Cu_1 I 1221	1	7	10,87	2,10	10,51
F № 3 II	1	8	15,22	6,09	10,58
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	1	8	8,70	23,48	31,94
F M_1+$R_{(4+5)}$ I 3102	1	8	9,78	0,87	11,36
H M_2 I 1211	1	8	18,48	6,09	21,74
F № 3 II	1	9	15,22	28,26	15,29
F № 8 II	1	9	0,00	10,87	13,25
F № 10 II	1	9	10,87	0,00	14,69
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	1	9	8,70	23,91	25,03
F M_1+$R_{(4+5)}$ I 3102	1	9	9,78	0,00	11,75
F № 10 II	1	10	10,87	0,00	17,48
F M_1+$R_{(4+5)}$ I 3102	1	10	9,78	0,00	13,98
F I Cu_1 1101	1	10	8,70	0,00	10,88
H *3A* I 1221	1	10	14,13	28,13	19,40
F № 3 II	2	3	17,18	2,61	18,39
F № 10 II	2	3	12,27	36,52	51,28
F № 3 II	2	4	17,18	6,76	20,91
F № 10 II	2	4	12,27	32,43	84,77
F № 3 II	2	6	17,18	37,50	47,49
F № 9 II	2	6	1,84	18,75	33,81
H № 1 II	2	6	5,52	18,75	18,71
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	2	7	8,59	27,97	84,26
F № 3 II	2	8	17,18	6,09	27,44
F R1-M1+R(4+5) I 2221	2	8	8,59	23,48	50,53

Продолжение таблицы К.4

Признак	Код выборки № 1	Код выборки № 2	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 1, %	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 2, %	Вклад в фенетическую дистанцию (UMD) между выборками, %
H M_2 I 1211	2	8	16,56	6,09	24,18
F № 3 II	2	9	17,18	28,26	19,34
F № 10 II	2	9	12,27	0,00	39,76
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	2	9	8,59	23,91	52,61
F № 3 II	3	5	2,61	17,65	19,21
F № 10 II	3	5	36,52	9,80	66,49
H *3A* I 1221	3	5	6,09	19,61	14,44
F № 3 II	3	6	2,61	37,50	43,60
F № 10 II	3	6	36,52	8,33	28,36
H № 1 II	3	6	0,00	18,75	11,96
F № 10 II	3	7	36,52	5,59	58,92
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	3	7	9,57	27,97	20,04
F № 10 II	3	8	36,52	10,43	45,16
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	3	8	9,57	23,48	11,80
H M_2 I 1211	3	8	24,35	6,09	21,64
F № 3 II	3	9	2,61	28,26	24,43
F № 10 II	3	9	36,52	0,00	52,45
F № 3 II	3	10	2,61	21,88	13,35
F № 10 II	3	10	36,52	0,00	55,57
H *3A* I 1221	3	10	6,09	28,13	17,66
F № 3 II	4	5	6,76	17,65	13,78
F № 10 II	4	5	32,43	9,80	78,55
H *3A* I 1221	4	5	9,46	19,61	10,22
F № 3 II	4	6	6,76	37,50	42,04
F № 9 II	4	6	0,00	18,75	15,15
F № 10 II	4	6	32,43	8,33	25,35
H № 1 II	4	6	0,00	18,75	15,15
F № 10 II	4	7	32,43	5,59	67,86
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	4	7	9,46	27,97	31,32
F № 10 II	4	8	32,43	10,43	59,73
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	4	8	9,46	23,48	22,67
H M_2 I 1211	4	8	18,92	6,09	18,60
F № 3 II	4	9	6,76	28,26	25,32
F № 10 II	4	9	32,43	0,00	63,16

Продолжение таблицы К.4

Признак	Код выборки № 1	Код выборки № 2	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 1, %	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 2, %	Вклад в фенетическую дистанцию (UMD) между выборками, %
F № 3 II	4	10	6,76	21,88	11,31
F № 10 II	4	10	32,43	0,00	69,40
H *3A* I 1221	4	10	9,46	28,13	18,58
F № 3 II	5	6	17,65	37,50	47,37
F № 9 II	5	6	3,92	18,75	27,03
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	5	6	13,73	2,08	16,16
H № 1 II	5	6	5,88	18,75	18,39
F № 3 II	5	8	17,65	6,09	24,96
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	5	8	13,73	23,48	14,03
H M_2 I 1211	5	8	23,53	6,09	65,79
F № 3 II	6	7	37,50	12,59	31,20
F № 9 II	6	7	18,75	2,10	13,50
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	6	7	2,08	27,97	36,06
H № 1 II	6	7	18,75	0,70	16,24
F № 3 II	6	8	37,50	6,09	41,00
F № 9 II	6	8	18,75	1,74	11,26
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	6	8	2,08	23,48	19,24
H № 1 II	6	8	18,75	0,00	14,05
H M_2 I 1211	6	8	25,00	6,09	13,78
F № 9 II	6	9	18,75	0,00	31,30
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	6	9	2,08	23,91	42,35
H № 1 II	6	9	18,75	4,35	16,31
F № 3 II	6	10	37,50	21,88	12,29
F № 9 II	6	10	18,75	0,00	27,70
F R_1-M_1+$R_{(4+5)}$ I 2221	6	10	2,08	18,75	19,57
H № 1 II	6	10	18,75	3,13	17,58
H *3A* I 1221	6	10	10,42	28,13	20,01
H № 3 II	7	10	9,09	0,00	13,78
H M_2 I 1211	7	10	13,29	28,13	26,71
H *3A* I 1221	7	10	9,79	28,13	47,84
F № 3 II	8	9	6,09	28,26	82,91
F № 8 II	8	9	0,87	10,87	14,65
F № 10 II	8	9	10,43	0,00	18,87

Продолжение таблицы К.4

Признак	Код выборки № 1	Код выборки № 2	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 1, %	Относительная частота встречаемости признака в выборке № 2, %	Вклад в фенетическую дистанцию (UMD) между выборками, %
F № 3 II	8	10	6,09	21,88	27,33
F № 10 II	8	10	10,43	0,00	14,43
H M_2 I 1211	8	10	6,09	28,13	59,78

Примечание – в таблице приведены только те пары выборок, фенетические дистанции между которыми значимы, и только те признаки, чей вклад в фенетические дистанции между выборками превышает 10%. Коды выборок соответствуют указанным в примечании к таблице Н.3. Названия признаков приведены по следующей схеме: на первой позиции указано крыло (F – переднее, H – заднее); далее обозначено место расположения нарушения жилкования (номер ячейки либо название жилки; номера ячеек, названия жилок и их отдельных участков приведены в соответствии с Рис. 2.5); затем римскими цифрами (I–V) указан тип нарушения жилкования (см. раздел 2.4.2 и Рис. 2.6), последние четыре арабские цифры обозначают подтип нарушений жилкования I типа (расшифровку см. в разделе 2.4.2)

ПРИЛОЖЕНИЕ Л

Результаты анализа количества нарушений жилкования крыльев боярышницы в зависимости от ряда экологических факторов

Таблица Л.1 – Результаты анализа количества нарушений жилкования из разных кластеров у самцов и самок боярышницы в окр. д. Фомино в зависимости от обилия имаго и погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной

№ кластера	Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	t	p
1	Свободный член	16,42 ± 5,20	7,68 – 27,93	3,16	**0,004**
	Пол (самцы)	-6,71 ± 4,95	-15,96 – 3,41	-1,35	0,188
	Температура	10,16 ± 2,41	5,98 – 15,47	4,22	**<0,001**
	Обилие имаго (выборки самок)	0,43 ± 3,23	-5,57 – 6,89	0,13	0,895
	Обилие имаго (выборки самцов)	11,78 ± 5,91	0,19 – 23,37	1,99	**0,0464**
	Пол х Обилие имаго	11,35 ± 6,73	-1,59 – 24,85	1,69	0,104
2	Свободный член	4,43 ± 0,55	3,45 – 5,60	8,12	**<0,001**
	Пол (самцы)	-1,64 ± 0,64	-2,96 – -0,44	-2,56	**0,017**
	Количество осадков	-1,09 ± 0,43	-1,95 – -0,27	-2,55	**0,017**
	Обилие имаго	-0,31 ± 0,55	-1,37 – 0,79	-0,57	0,573
3	Свободный член	-1,77 ± 0,11	-1,99 – -1,54	-16,06	**<0,001**
	Пол (самцы)	0,46 ± 0,16	0,13 – 0,79	2,87	**0,008**
	Температура	-0,06 ± 0,10	-0,26 – 0,14	-0,64	0,528
	Количество осадков	0,29 ± 0,15	-0,02 – 0,60	1,90	0,069
	Обилие имаго	-0,25 ± 0,15	-0,56 – 0,05	-1,69	0,103

Примечание – при построении модели для количества нарушений из кластеров № 1 и № 2 использовалась гамма-регрессия с инвертированной связью между откликом и предикторами, поэтому интерпретация регрессионных коэффициентов противоположна обычной: положительный знак при регрессионном коэффициенте указывает на уменьшение количества нарушений жилкования, а отрицательный – на увеличение

Таблица Л.2 – Результаты анализа количества нарушений жилкования из разных кластеров у самцов и самок боярышницы в окр. г. Новосибирска, собранных на стадиях предкуколки и куколки в 2019–2021 гг., в зависимости от года исследования и кормового растения гусениц

№ кластера	Предиктор	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	z	p
1	Свободный член (самцы с чёрёмухи, 2019 г.)	-2,23 ± 0,28	-2,78 – -1,69	-8,09	**<0,001**
	Пол (самки)	-0,66 ± 0,30	-1,25 – -0,06	-2,15	**0,031**
	Кормовое растение (яблоня)	-0,06 ± 0,46	-0,97 – 0,85	-0,13	0,899
	Год исследования (2020)	-0,96 ± 0,35	-1,65 – -0,26	-2,71	**0,007**
	Год исследования (2021)	0,70 ± 0,49	-0,26 – 1,65	1,43	0,153
2	Свободный член (самцы с чёрёмухи, 2019 г.)	-1,30 ± 0,16	-1,62 – -0,98	-8,02	<**0,001**
	Пол (самки)	-0,24 ± 0,18	-0,58 – 0,11	-1,36	0,174
	Кормовое растение (яблоня)	-0,25 ± 0,26	-0,76 – 0,25	-1,00	0,319
	Год исследования (2020)	-0,82 ± 0,19	-1,20 – -0,44	-4,24	<**0,001**
	Год исследования (2021)	-0,28 ± 0,29	-0,86 – 0,30	-0,95	0,341
3	Свободный член (самцы с чёрёмухи, 2019 г.)	-1,21 ± 0,17	-1,54 – -0,88	-7,20	<**0,001**
	Пол (самки)	-0,08 ± 0,23	-0,52 – 0,36	-0,35	0,725
	Кормовое растение (яблоня)	-0,16 ± 0,22	-0,59 – 0,28	-0,70	0,484
	Год исследования (2020)	-0,55 ± 0,23	-1,00 – -0,09	-2,36	**0,018**
	Год исследования (2021)	-0,44 ± 0,33	-1,09 – 0,20	-1,34	0,180
	Пол х Год исследования (2020)	-0,66 ± 0,34	-1,33 – 0,02	-1,90	0,057
	Пол х Год исследования (2021)	0,52 ± 0,45	-0,36 – 1,41	1,16	0,244

Примечание – при построении модели для количества нарушений из кластеров № 1 и № 2 использовалась гамма-регрессия с инвертированной связью между откликом и предикторами, поэтому интерпретация регрессионных коэффициентов противоположна обычной: положительный знак при регрессионном коэффициенте указывает на уменьшение количества нарушений жилкования, а отрицательный – на увеличение

ПРИЛОЖЕНИЕ М

Результаты анализа площади переднего крыла имаго боярышницы в зависимости от количества нарушений жилкования крыльев

Таблица М.1 – Результаты анализа площади переднего крыла имаго боярышницы в зависимости от количества нарушений жилкования крыльев из разных кластеров

№ кластера	Район сбора материала	Способ получения выборки	Пол	Коэффициент ± стандартная ошибка	95% доверительный интервал (нижний – верхний)	t	p
1	Фомино	Отлов	Самцы	-4,88 ± 1,27	-7,37 – -2,39	-3,84	**<0,001**
			Самки	-8,27 ± 1,18	-10,58 – 5,96	-7,01	**<0,001**
		Выращивание	Самцы	-11,41 ± 2,48	-16,27 – 6,55	-4,60	**<0,001**
			Самки	-13,06 ± 1,68	-16,36 – -9,76	-7,76	**<0,001**
	Новосибирск	Выращивание	Самцы	-13,97 ± 1,96	-17,81 – -10,12	-7,13	**<0,001**
			Самки	-12,62 ± 3,59	-19,65 – -5,59	-3,52	**<0,001**
2	Фомино	Отлов	Самцы	0,943 ± 0,75	-0,522 – 2,41	1,26	0,21
			Самки	4,35 ± 1,26	1,88 – 6,82	3,45	**<0,001**
		Выращивание	Самцы	4,04 ± 1,88	0,36 – 7,71	2,15	**0,03**
			Самки	-1,69 ± 2,63	-6,84 – 3,46	-0,64	0,52
	Новосибирск	Выращивание	Самцы	2,61 ± 2,69	-2,67 – 7,89	0,97	0,33
			Самки	-4,03 ± 3,75	-11,38 – 3,32	-1,08	0,28
3	Фомино	Отлов	Самцы	0,805 ± 0,74	-0,645 – 2,26	1,09	0,28
			Самки	-0,86 ± 1,36	-3,53 – 1,81	-0,63	0,53
		Выращивание	Самцы	1,52 ± 2,03	-2,45 – 5,49	0,75	0,45
			Самки	-6,02 ± 2,96	-11,82 – -0,23	-2,04	**0,04**
	Новосибирск	Выращивание	Самцы	4,66 ± 2,74	-0,72 – 10,03	1,70	0,09
			Самки	-17,93 ± 3,48	-24,76 – -11,11	-5,15	**<0,001**