

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ И
ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ
(НАЗАД В БУДУЩЕЕ)**

**МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ
МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ,**

*посвященной 90-летию со дня рождения
академика С.С. Шварца*

*30 марта – 3 апреля
2009 г.*

ЕКАТЕРИНБУРГ

ЮЩИКИ


щим происхождением. Наиболее хорошо соответствует нашим данным модель, предполагающая распространение *O. felineus* из рефугиума после окончания зырянского оледенения.

ЛИТЕРАТУРА

- Барышников Г.А., Маркова А.К. Животный мир (териокомплексы позднего плейстоцена) // Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов северной Евразии за последние 130 000 лет. М., 2002. С. 123 – 137.
- Безр С.А. Биология возбудителя описторхоза М.: Тов. науч. изд. КМК. 2005. 336 с.
- Безр С.А., Гибода М., Дитрих О. Дифференциация яиц *Opisthorchis felineus* по ультраструктуре наружных мембран // Мед. паразитология. 1990. Т. 5. С. 48 – 51.
- Герман С.М., Безр С.А. Восприимчивость моллюсков *Bithynia inflata* из разобщенных популяций к заражению *Opisthorchis felineus* из разных очагов описторхоза // Паразитология. 1987. Т. 21. С. 585 – 588.
- Скрябин К.И., Петров А.М. Надсемейство Opisthorchoidea Faust, 1929 // Трематоды человека и животных / Под ред. Скрябина К.И. М., 1950. Т. 4. С. 81 – 328.
- Avise J.C. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge, 2000. 447 p.

МЕЖВИДОВАЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОМПЛЕКСА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КРЫЛА ВИДОВ РОДА *PIERIS* SHRANK, 1801 (LEPIDOPTERA: *PIERIDAE*), ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СТАВРОПОЛЬСКОГО КРАЯ

А.О. Шкурихин, Т.С. Ослина

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, крыло, морфологическая изменчивость, Северный Кавказ, *Pieris*.

В пределах рода огородных белянок *Pieris* Shrank, 1801 (Lepidoptera, Pieridae) существует группа видов, морфологически сходных с *P. napi* (Linnaeus, 1758), которые в литературе принято называть «группой видов *P. napi*». Некоторые авторы рассматривают эту группу в качестве «надвида» и не склонны описывать отдельные формы в качестве самостоятельных видов, другие в то же время разделяют виды, подвиды, формы и вариации на основе мелких, плохо идентифицируемых различий (Некрутенко, 1990; Tuzov et al., 1997).

На Среднем Урале обитает номинативный подвид *P. napi napi* (Gorbunov, 2001; Львовский, Моргун, 2007). Для Северного Кавказа в рамках комплекса видов (надвида) *P. napi* L. указаны следующие

щие таксоны: *P. napi* L. (1758), *P. bryoniae* Hübner (1790), *P. dubiosa* Röber (1907), неотип которого идентичен лектотипу *P. pseudorapae* Verity (1908). Также с *pseudorapae* некоторые специалисты отождествляют подвид *P. napi caucasica* Verity (1908). По мнению П.Ю. Горбунова (Gorbunov, 2001), все таксоны данного комплекса неотличимы по признакам, которые традиционно используются для идентификации видов рода *Pieris*, а именно: по структуре гениталий, форме андрокониальных чешуй у самцов и числу хромосом ($n = 25$). Различия обнаружены лишь в особенностях крылового рисунка и вольтинизме. Для *bryoniae* характерно густое темное напыление вдоль жилок крыла, а для *dubiosa* — наоборот, почти полная редукция данного напыления, причем номинативный подвид по данному признаку занимает промежуточное положение. Ситуация осложняется очень высокой степенью изменчивости крылового рисунка, благодаря которой отнесение особи к тому или иному таксону является довольно субъективным и условным.

В Европе с целью решения данной проблемы были проведены исследования электрофоретической подвижности белков *P. napi*, *P. bryoniae*, *P. pseudorapae balcana* (Geiger, 1985), однако биохимические различия между данными таксонами, по мнению некоторых авторов, незначительны (Tolman, 1997). Опыты по гибридизации тех же таксонов, проведенные З. Лорковичем (1985), показали, что бабочки, принадлежащие к рассматриваемой группе, свободно скрещиваются и дают плодовитое потомство. В соответствии с этим, в ряде сводок таксоны *napi*, *bryoniae*, *pseudorapae* (= *dubiosa*) относят к одному полиморфному виду, принимая два последних в ранге инфраподвида (Некрутенко, 1990; Львовский, Моргун, 2007).

Тем не менее, в результате опытов по гибридизации *P. bryoniae* и *P. napi*, проведенных в Западной Европе, обнаружена посткопулятивная изоляция и снижение жизнеспособности гибридов. Для изучаемых таксонов, обитающих на территории России, исследования по электрофорезу белков или по гибридизации не проводились (Gorbunov, Kosterin, 2003).

Согласно одной из последних сводок (Каталог..., 2008), *P. bryoniae* рассматривается как самостоятельный вид, в то время как *P. dubiosa* (= *pseudorapae*) не упоминается. По наблюдениям А.Л. Львовского и Д.В. Моргуна (2007), бабочки фенотипов *dubiosa* и *napi* никогда не наблюдались в одном локалитете. Ю.П. Некрутенко (1990) утверждает, что на Кавказе бабочки группы *napi* представлены в различных типах ландшафтов различными экологическими формами. В силу отсутствия конкретных эксперимен-

тальных данных для территории Кавказа нельзя сказать определенно, являются ли *dubiosa* и *napi* экологическими формами одного вида или разными видами (Некрутенко, 1990).

Многообразие форм *P. napi* объясняется в ряде случаев спецификой микроклиматических условий. Многие авторы связывают явление полифенизма в степени меланизации с особенностями терморегуляции бабочек (Watt, 1968). Обнаружено, что бабочки *Pieris occidentalis* и *Pieris napi* из более северных широт имеют более темную окраску вентральной стороны крыльев (Kingsolver, Wiernasz, 1987). Тенденция к большей меланизации показана также для горных популяций *Pieris napi adalwinda* в Норвегии (Espeland et al., 2007). Известно также, что меланин играет важную роль в иммунных реакциях у чешуекрылых (Freitak et al., 2005).

Изучение изменчивости морфологических признаков белянок группы *napi* на Северном Кавказе представляется весьма актуальным. В силу того, что разделение таксонов по качественным признакам затруднительно, необходима разработка количественных критериев для разграничения данных групп.

Цель исследования — изучение морфологической изменчивости и проверка однородности выборки белянок группы *P. napi* из некоторых местообитаний вида на Северном Кавказе по размерам и форме переднего крыла, а также по меланиновым элементам крылового рисунка. Мы предполагаем, что описанный для Северного Кавказа фенотип *P. dubiosa* отличается от номинативного подвида *P. napi* не только степенью меланизации крыла, но и его пропорциями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В нашей работе рассмотрены выборки белянок *P. napi* и *P. gaeae* из окрестностей станицы Незлобная Георгиевского района Ставропольского края. Энтомологический материал был любезно предоставлен Ивановым А.В., Рупышевой Т.А., Погодиным С.Н. Для сравнения использовали выборки брюквенницы с территории Среднего Урала из окрестностей д. Фомино Сысертского района (Свердл. обл.) (табл. 1). Определение видовой и половой принадлежности особей проводили по генитальным структурам (Некрутенко, 1990; Gorbunov, 2001).

Крылья бабочек были предварительно отпрепарированы и оцифрованы с верхней и нижней стороны на сканере Epson Perfection 2480 РНОТО при разрешении 2400 dpi. Все препараты гениталий и коллекция крыльев белянок хранятся в лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН. Для изучения метрических характе-

Таблица 1. Объемы выборок *P. pari* и *P. garae*

Вид	Место сбора	Год	Объём, экз.		Коллекторы
			самцы	самки	
<i>P. pari</i>	Ставропольский край, ст. Незлобная	2007	21	14	Иванов А.В., Рупышева Т.А., Погодин С.Н.
		2008	60	20	
<i>P. garae</i>		2007	1	-	
		2008	3	1	
<i>P. pari</i>	Свердл. обл., окр. д. Фомино	2007	26	31	Захарова Е.Ю., Ослина Т.С.

ристик крыла кавказской выборки *P. pari* нами разработана система промеров (рис. 1). Все измерения проводили на передних левых крыльях в модуле tmorphogen6 пакета программ IMP.

Анализ внутренней морфологической разнородности выборки *P. pari* проводили по первой главной компоненте изменчивости промеров крыла с помощью метода *k*-средних для обучения байесовских классификаторов (*k*-means clustering) и с помощью метода разделения гетерогенных выборок (mixture analysis) в программе Past1.88.

Для проверки результатов классификации воспользовались методами геометрической морфометрии. Полученные изображения обрабатывали в пакетах программ TPS и MorphoJ 1.00b. В программе tpsDig провели расстановку 19 меток (landmarks), взаимное расположение которых описывает форму крыла (см. рис. 1). Далее оценили межвидовые различия по форме крыла с помощью канонического анализа в программе MorphoJ 1.00.

Измерения размеров элементов крылового рисунка проводили по оцифрованным изображениям крыльев с помощью программы SIAMS Photolab 4.0.4.x-r4679. В работе мы использовали ранее разработанную схему промеров меланиновых элементов крылово-

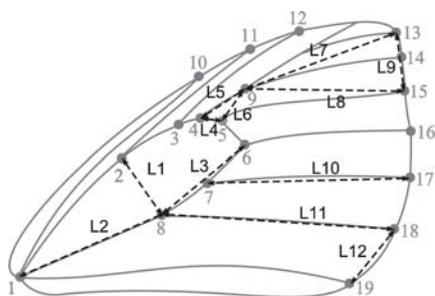


Рис 1. Схема расстановки меток (landmarks) и промеров (штриховые линии) переднего крыла.

го рисунка (рис. 2). Промеры с 1 по 11 выполнены на дорзальной стороне крыла, промеры с 12 по 17 — на вентральной стороне крыла. Все анализируемые признаки были разделены на две группы: I группа — параметры апикального затемнения (признаки 1–6); II группа — размеры пятен крылового рисунка (признаки 7–17).

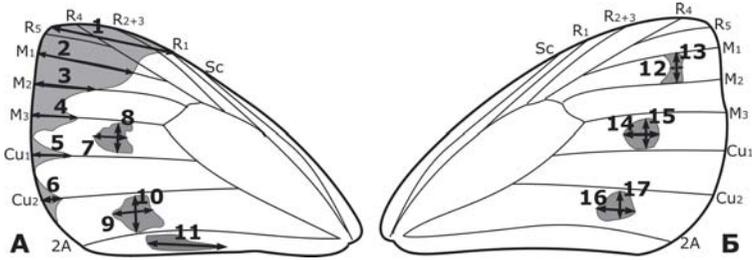


Рис. 2. Схема промеров меланиновых элементов рисунка переднего крыла *P. pari*. А — дорзальная сторона, Б — вентральная сторона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно данным литературы, на территории Среднего Урала обитает номинативный подвид *P. pari*. Анализ комплекса изучаемых признаков *P. pari* из Свердловской области методами разделения смешанных выборок (mixture analysis) и *k*-средних (*k*-means clustering) показал отсутствие гетерогенности внутри этой выборки.

Далее мы провели анализ внутренней гетерогенности выборки *P. pari* с Северного Кавказа. У самцов на первую главную компоненту (РС 1) изменчивости промеров крыла приходится 57.8% общей дисперсии, у самок — 71.9%. Наибольший вклад в первую главную компоненту вносят промеры L7, L8, L10 и L11, то есть признаки, характеризующие ширину маргинальной области крыла. Затем по полученным значениям РС 1 провели разделение особей *P. pari* на морфологически однородные группы с помощью двух независимых статистических методов. Группы однозначно классифицируемых особей расценивали как фенотипический класс.

Результаты анализа выборки самцов *P. pari* (рис. 3) показали наличие двух однозначно классифицируемых групп особей, а также «зону неопределенности», для которой результаты независимых методов противоположны. Доля однозначных классификаций равна 75%. Следовательно, в имеющейся выборке присутствуют особи двух отличимых по ширине маргинальной области крыла фенотипов, принадлежащих либо двум различным видам, либо инфра-

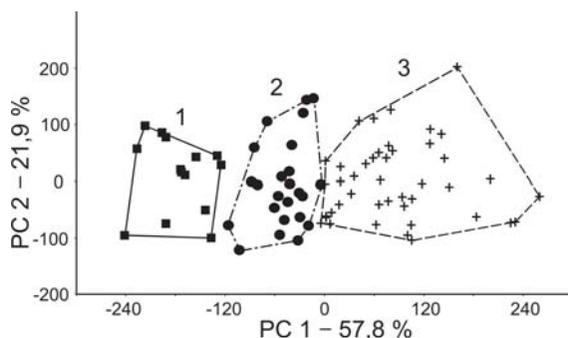


Рис. 3. Ординация самцов *P. pari* в пространстве первых двух главных компонент изменчивости промеров крыла. Здесь и на рис. 4: 1 — фенотипический класс 1, 2 — «зона неопределенности», 3 — фенотипический класс 2.

подвидовым формам. Особей с широкой маргинальной областью в выборке несколько больше, чем особей с узкой маргинальной областью. Результаты анализа промеров переднего крыла самок, как и в случае самцов, показали наличие в выборке *P. pari* двух однозначно классифицируемых фенотипических классов особей (рис. 4), а также «зону неопределенности», для которой результаты противоположны. Доля однозначных классификаций — 85%. Количество особей с широкой маргинальной областью крыла значительно превышает количество особей с узкой.

С целью оценки величины различий по форме переднего крыла между морфологическими группами *P. pari*, использовали канонический анализ. В качестве внешней группы использовали выборку *P. garae*. Результаты представлены на рис. 5 (в силу недо-

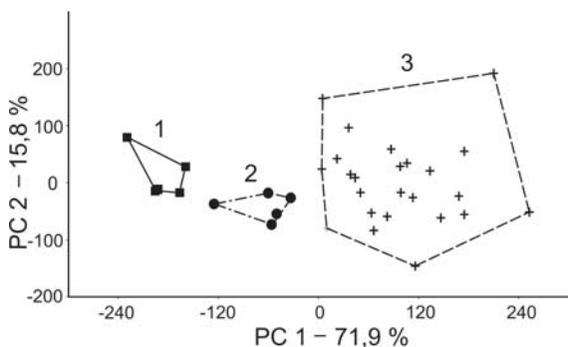


Рис. 4. Ординация самок *P. pari* в пространстве первых двух главных компонент изменчивости промеров крыла.

статочного объема выборки самок, для них данный анализ не проводили). На первую каноническую ось (CVA 1) приходится 47.9% общей дисперсии формы крыла, на вторую ось (CVA 2) — 33.5% общей дисперсии, на третью (CVA 3) — 18.6%.



Рис. 5. Результаты канонического анализа формы крыла самок изучаемых видов *Pieris*. 1 — *P. garrae*; 2 — *P. napi*, фенотипический класс 1; 3 — *P. napi*, фенотипический класс 2; 4 — *P. napi*, «зона неопределенности».

Вдоль CVA 1 в основном проявились различия между фенотипическими классами 1 и 2, «зона неопределенности» лежит ближе ко второму классу, а выборка *P. garrae* — к первому. Вдоль CVA 2 четко проявились различия между выборкой *P. garrae* и группами *P. napi*. Значения обобщенных расстояний Махаланобиса (табл. 2) между группами статистически значимы. Из таблицы 2 следует, что сильнее всего от остальных групп отличается выборка *P. garrae*. Фенотипический класс 1 в равной степени удален от класса 2 и «зоны неопределенности», в то время как различия между двумя последними группами минимальны.

Вследствие того, что фенотипы *P. napi* и *P. dubiosa* отличаются лишь по степени выраженности крылового рисунка, мы сравнили обнаруженные нами однозначно классифицируемые морфологические группы по меланиновым элементам крылового рисунка самцов (рис. 6).

Самцы двух фенотипических классов *P. napi* значительно отличаются ($D^2 = 8.42; p < 0.05$) по степени выраженности меланиновых элементов крылового рисунка. Для фенотипического класса 1 характерна меньшая степень меланизации переднего крыла, чем для класса 2.

Таблица 2. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между изучаемыми морфологическими группами *P. pari* и выборкой *P. garae*

Группы	<i>P. garae</i>	Фенотип. класс 1	Фенотип. класс 2	«Зона неопр.»
<i>P. garae</i>	-	6.205	6.149	5.779
<i>P. pari</i>	Фенотип. класс 1	$p < 0.001$	-	3.853
	Фенотип. класс 2	$p < 0.001$	$p < 0.001$	-
	«Зона неопр.»	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

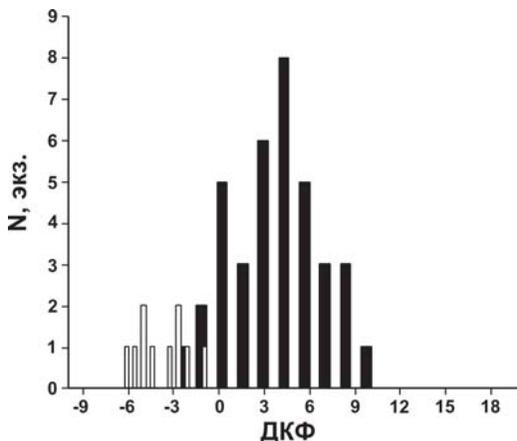


Рис. 6. Результаты дискриминантного анализа изменчивости меланиновых элементов крылового рисунка самцов *P. pari* двух фенотипических классов.

Таким образом, в выборке *P. pari* мы обнаружили две группы особей, достоверно различающиеся по форме крыла и крыловому рисунку. Для первой группы характерны узкая маргинальная область и низкая степень меланизации, в то время как для второй группы наоборот характерны широкая маргинальная область и значительная степень меланизации переднего крыла.

Согласно данным литературы, фенотип *P. dubiosa* отличается от *P. pari* предельным осветлением крылового рисунка; следовательно, фенотипический класс 1 можно идентифицировать как *P. dubiosa*, а фенотипический класс 2 — как *P. pari*. По нашим данным эти таксоны отличаются не только по крыловому рисунку, но и по пропорциям крыла. Это свидетельствует в пользу точки зрения В.К. Тузова с соавторами (1997), согласно которой *P. dubiosa* следует считать самостоятельным видом, фенотипически близким к *P. pari*. Тогда особей, принадлежащих к «зоне неопределенности» между данным ви-

дом и *P. napi*, предположительно можно рассматривать как гибридных. Если придерживаться позиций Ю.П. Некрутенко (1990), А.Л. Львовского и Д.В. Моргун (2007), то фенотипы *P. napi* и *P. dubiosa* нужно считать экологическими формами одного вида, отличающимися не только по степени меланизации крыла, оценка которой без выполнения специальных промеров весьма субъективна, но и по количественными характеристиками формы крыла.

Авторы выражают признательность д-ру биол. наук, профессору А.Г. Васильеву за помощь в освоении методов геометрической морфометрии и интерпретацию результатов; П.Ю. Горбунову за консультации по вопросам экологии и систематики изучаемых видов и предоставленную литературу; канд. биол. наук А.В. Иванову, Т.А. Рупышевой, канд. биол. наук Н.В. Погодиной, С.Н. Погодину — за выборки белянок с территории Ставропольского края.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-96096, программы развития ведущих научных школ (НШ — 1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), Президиумом УрО РАН по поддержке сотрудничества ученых УрО, СО и ДВО РАН и Президиумом УрО РАН (грант поддержки молодых ученых).

ЛИТЕРАТУРА

- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Отв. ред. С.Ю. Синев. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2008. 424 с.
- Львовский А.Л., Моргун Д.В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. 443 с.
- Некрутенко Ю.П. Дневные бабочки Кавказа. Киев: Наук. думка, 1990. 216 с.
- Espeland M., Aagaard K., Balstad T. et al. Ecomorphological and genetic divergence between lowland and montane forms of the *Pieris napi* species complex (Pieridae, Lepidoptera) // Biol. Jour. of the Linnean Soc. 2007. Vol. 92. P. 727–745.
- Freitag D., Vanatoa A., Ots I. et al. Formation of melanin-based wing patterns is influenced by condition and immune challenge in *Pieris brassicae*. // The Netherlands Entomological Society «Entomologia Experimentalis et Applicata», 2005. Vol. 116. P. 237–243.
- Geiger H.J., Sholl A. Systematics and evolution of Holarctic Pierinae (Lepidoptera). An enzyme electrophoretic approach // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 24–29.
- Gorbunov P. Y. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperoidea and Papilionoidea). Ekaterinburg: «Thesis», 2001. 320 pp.
- Gorbunov P., Kosterin O. The butterflies (Hesperoidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature. Moscow: Rodina & Fodio, Cheliabinsk: «Gallery Fund», 2003. 393 pp.
- Kingsolver J.G., Wiernasz D.C. Dissecting correlated characters: adaptive aspect of phenotypic covariation in melanization pattern of *Pieris butterflies* // Evolution. 1986. Vol. 43. № 3. P. 491–503.

- Lorcovic Z. Enzyme electrophoresis and interspecific hybridization in Pieridae (Lepidoptera) // J. Res. Lep. 1986. Vol. 24. № 4. P. 334 – 358.
- Tolman T. Butterflies of Britain and Europe. Field Guide. London, 1997. 320 pp.
- Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Devyatkin A.L. et al. Guide to the Butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Vol. 1. Hesperidae, Papilionidae, Pieridae, Satyridae. Moscow: Pensoft., 1997. 480 pp.
- Watt W.B. Adaptive significance of pigment polymorphism in *Colias butterflies*. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation // Evolution. 1968. Vol. 22. № 3. P. 437 – 458.

ОРБИТОЦЕНОЗЫ Г. ИЖЕВСКА: ОСОБЕННОСТИ ПОЧВ И ТРАНСФОРМАЦИИ ФЛОРЫ

В.А. Шувалова, И.Р. Нафикова, В.А. Шадрин

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Ключевые слова: кислотность, орбитоценоз, тяжелые металлы, хлориды.

Целью данного исследования является выявление особенностей придорожных почв и связанных с ними особенностей формирования флоры. Для этого были поставлены следующие задачи: 1) выбор трех участков, соответствующих функциональным зонам города: центр, окраина и окрестности (Ильминских, 1993); 2) определение рН почвы, содержания в ней тяжелых металлов (Cu, Zn) и определение концентрации хлорид-ионов весной (после схода снега) и летом; 3) изучение и сравнение флоры и растительности выделенных участков. Исследования по загрязнению почвы нами уже освещались ранее (Шувалова, Шадрин, 2008). Изучение состава флоры и описание растительности производилось по общепринятой методике (Полевая ..., 1959 – 1976).

Значения рН почвы в центре города как весной, так и летом выше, чем в окрестностях, что связано с интенсивной антропогенной нагрузкой на этом участке. На участках окраины и окрестностей не наблюдается сезонных изменений значений рН. По-видимому, не последнюю роль здесь играют природные экотопы, сохранившиеся по обочинам дорог и смягчающие антропогенное воздействие. Вблизи автомагистрали на всем ее протяжении обнаружено превышение содержания подвижной меди примерно в 10 раз по сравнению с фоновыми показателями. Ни по сезонам, ни на протяжении изучаемых участков мы не обнаружили различий в содержании этого элемента, что свидетельствует о равномерности его накопления в орбитоценозах. В то же время отмечена тенденция накопле-