

УДК 595.789:591.471.274

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СПЕКТРОВ ИЗМЕНЧИВОСТИ
ПРИ АНАЛИЗЕ ЧИСЛА И РАЗМЕРОВ ГЛАЗЧАТЫХ ПЯТЕН
В КРЫЛОВОМ РИСУНКЕ COENONYMPHA HERO (LINNAEUS, 1761)
(LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE: SATYRINAE)**

Е.Ю. Захарова (1), М.В. Чибиряк (1), П.В. Рудоискатель (2)
e-mail: zakharova@ipae.uran.ru; wespen@mail.ru

(1) Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

(2) Уральский государственный университет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург, Россия

Статья поступила 22 июня 2006 г.

Введение

Аналізу морфологической изменчивости дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) посвящено значительное количество научных работ. Сведения, накопленные в литературе, касаются сезонных, географических и половых различий в условиях природных популяций и лабораторного культивирования. В последнее время виды семейства Nymphalidae являются объектами исследования генетики и биологии развития [1—3], популяционной биологии [4], экологической физиологии [5] и т. д.

В настоящей статье мы рассматриваем изменчивость глазчатых пятен крылового рисунка сеницы *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761), распространенной на Среднем и Южном Урале. Сеница геро, как и большинство видов рода *Coenonympha*, весьма вариабельна и на протяжении ее ареала существует несколько весьма четко обособленных подвидов. Так, Д. Давенпорт [6] приводит описания четырех подвидов (*C. h. hero* Linnaeus, 1761, *C. h. sabaeus* Fabricius, 1775, *C. h. perseis* Lederer, 1853, *C. h. neoperseis* Fruhstorfer, 1908), обитающих в разных частях широкого трансевразийского ареала [6]. Как правило, при описании подвидов авторы отмечают наличие глазчатых пятен на нижней стороне крыльев и упоминают, что их число может варьировать. Однако, анализ изменчивости числа глазчатых пятен, их формы, размера, проводимый параллельно с изучением окраски, общей структуры крылового рисунка и размеров бабочек, позволяет решить ряд таксономических задач. Так, использование фенотипического подхода к анализу географической изменчивости сеницы *C. tullia* (Müll.) на европейском Северо-Востоке России позволило разграничить таксоны на уровне подвидов и количественно описать наблюдаемые различия [7].

1. Материал и методы

На Урале встречается номинативный подвид *C. h. hero* (Linnaeus, 1761) [8, 9], лет имаго которого продолжается с середины июня до начала июля. Гусеницы питаются на злаках, часто на щучке дернистой, зимуют взрослыми.

Материалом для настоящей работы послужили сборы *C. hero* из Свердловской и Челябинской областей. Бабочек отлавливали в Сысертском районе Свердловской области в окрестностях д. Фомино в 2001 и 2005 гг. (объем выборки составил 62 самца и 17 самок). Сбор материала

в Челябинской области проводили в 2005 г. в окрестностях ЗАТО г. Озерска, пос. Метлино Каслинского района (35 самцов, 7 самок).

Камеральная обработка материала включала в себя измерения длины переднего и заднего крыльев и диаметров глазчатых пятен крылового рисунка (вдоль срединной линии ячейки крыла, в котором оно расположено) на нижней стороне крыльев. Измерения выполняли на бинокулярном микроскопе МБС–10 с использованием окулярного микрометра при увеличении $8\times 0,6$. Длину переднего крыла измеряли от основания жилки Sc до вершины крыла, а длину заднего крыла — от основания жилки Rs до вершины жилки Cu₁. Длину переднего крыла обозначили как LF, длину заднего — LH. Все промеры были сделаны на левой стороне особи.

В крыловом рисунке сеницы *C. hero* возможно расположение глазчатых пятен в следующих крыловых ячейках: на переднем крыле — R₅–M₁; M₁–M₂; M₂–M₃; M₃–Cu₁; Cu₁–Cu₂ и на заднем — R_s–M₁; M₁–M₂; M₂–M₃; M₃–Cu₁; Cu₁–Cu₂; Cu₂–2A. Мы используем следующие соответствующие обозначения: для пятен переднего крыла — P1; P2; P3; P4; P5 и для пятен заднего крыла — G1; G2; G3; G4; G5. На заднем крыле в одной ячейке Cu₂–2A может быть два пятна (G6 и G7).

Анализ географической и половой изменчивости метрических признаков (размеров глазчатых пятен и длин крыльев) проводили с использованием *t*-критерия и дискриминантного анализа в пакете программ Statistica 5.0.

2. Результаты и обсуждение

Согласно литературным данным, длина переднего крыла *C. hero* в азиатской части России варьирует в пределах от 14 до 18 мм [8]. По нашим данным, длина переднего крыла составляет около 17 мм, длина заднего — 14 мм (табл. 1). По длине крыла достоверных отличий между самцами и самками не обнаружено, но по диаметрам пятен крылового рисунка в обеих выборках существует половой диморфизм. В целом, на крыльях самок развиваются более крупные пятна, чем у самцов (табл. 1).

Мы использовали дискриминантный анализ по комплексу метрических признаков (LF, P2, LH, G1, G2, G3, G4, G5, G6, G7) для оценки географической изменчивости. Величина обобщенных расстояний Махаланобиса между выборками самцов из д. Фомино и пос. Метлино составляет 6,65 ($F=4,31$, $p<0,05$). Самцы первой выборки обладают относительно более крупными пятнами в крыловом рисунке, чем самцы из второй выборки. Между свердловскими и челябинскими выборками самок по диаметрам пятен достоверных отличий обнаружено не было, возможно из-за небольшого объема выборок ($D^2=7,36$; $F=0,88$; $p=0,62$).

Глазчатые пятна сениц варьируют не только по размеру, но и по степени постоянства проявления на крыле. У *C. hero* можно выделить две группы пятен: всегда присутствующие в крыловом рисунке (P2, G1, G2, G3, G4, G5, G6) и обладающие дискретным характером проявления (P1, P3, P4, P5, G7). Частота встречаемости пятен, вследствие порогового характера их проявления, связана с их относительными размерами [10]. На переднем крыле у всех особей присутствует пятно P2, которое при этом является наиболее крупным по диаметру (табл. 1). Остальные пятна (P1, P3, P4, P5) встречаются у самцов и самок с различной частотой (рис. 1). Пятна P1, P3 и P4 являются довольно редкими и их частота встречаемости у самцов не превышает 10 %, а у самок — 40 %. Пятно P5 в ячейке Cu₁–Cu₂ переднего крыла обнаружено почти у всех самок, но на крыльях самцов встречается в выборке из пос. Метлино в 7 %, а в выборке из д. Фомино в 26 % случаев (рис. 1). На заднем крыле только второе пятно в ячейке Cu₂–2A (G7) может исчезать из рисунка. Это пятно является наиболее мелким из всех пятен заднего крыла и встречается с разной частотой у обоих полов (табл. 1, рис. 1).

Анализ географической изменчивости глазчатых пятен в крыловом рисунке по размерам и частоте их встречаемости позволяет описать степень и достоверность наблюдаемых популяционных различий, но не предоставляет информации о свойствах и характере собственно явления изменчивости. Для этого мы используем метод составления спектров изменчивости, в основе которого лежит анализ фенотипических комбинаций, а не отдельных признаков. Применение этого подхода нашло отражение в серии зоологических работ [10–18 и др.].

Таблица 1

Средние значения длины крыла и диаметров глазчатых пятен в крыловом рисунке *Coenonympha hero* и проверка достоверности половых различий

Признак, мм	д. Фомино			пос. Метлино		
	самцы	самки	t-критерий	самцы	самки	t-критерий
Переднее крыло						
LF	17,4±0,7	17,4±0,9	-0,1	17,4±0,5	17,4±0,4	-0,3
P1	—	0,4±0,5	-5,5***	—	0,3±0,5	-3,1**
P2	1,3±0,3	1,8±0,3	-5,7***	1,2±0,3	1,8±0,2	-6,3***
P3	—	0,2±0,4	-3,2**	—	0,2±0,5	-2,5*
P4	—	0,1±0,1	-2,9**	—	—	
P5	0,2±0,4	1,3±0,6	-8,2***	0,1±0,3	1,5±0,2	-10,5***
Заднее крыло						
LH	14,2±0,6	14,3±0,8	-0,7	14,3±0,5	14,5±0,6	-1,0
G1	2,4±0,3	2,4±0,4	0,2	2,2±0,2	2,5±0,2	-3,2**
G2	1,6±0,2	1,7±0,2	-2,7**	1,4±0,3	1,9±0,3	-3,8***
G3	1,9±0,2	2,2±0,2	-3,9***	1,8±0,2	2,2±0,2	-4,9***
G4	2,4±0,2	2,7±0,2	-4,6***	2,4±0,2	2,7±0,2	-3,1**
G5	2,4±0,2	2,5±0,2	-2,2*	2,3±0,2	2,6±0,3	-2,3*
G6	1,6±0,2	1,6±0,2	-0,2	1,5±0,2	1,7±0,1	-2,8**
G7	0,7±0,4	1,0±0,4	-2,3*	0,6±0,4	0,9±0,3	-1,9

* — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$

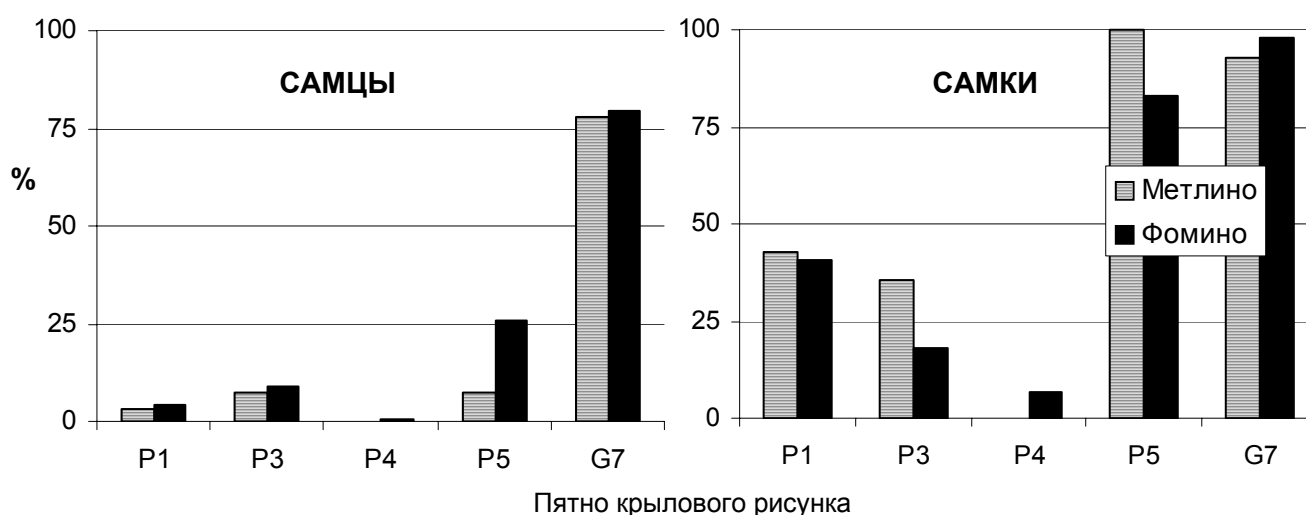


Рис. 1. Частота встречаемости пятен крылового рисунка *C. hero*

Оказалось, что на переднем крыле возможно одновременное наличие от 1 до 5 пятен рисунка. Одно и то же число пятен на переднем крыле может быть образовано различным их сочетанием (табл. 2).

Реально обнаруженные варианты сочетаний глазчатых пятен на переднем крыле *C. hero* в зависимости от их числа (от 1 до 5)

Число пятен	Фенетическая комбинация	Примечание
5	P1P2P3P4P5	Максимально обнаруженное число пятен, которые последовательно расположены в R ₅ -M ₁ ; M ₁ -M ₂ ; M ₂ -M ₃ ; M ₃ -Cu ₁ ; Cu ₁ -Cu ₂ ячейках крыла
4	P1P2P3_P5	Пятно отсутствует в ячейке M ₃ -Cu ₁
3	_P2P3_P5	Пятна отсутствуют в ячейках R ₅ -M ₁ и M ₃ -Cu ₁
	P1P2__P5	Пятна отсутствуют в ячейках M ₂ -M ₃ и M ₃ -Cu ₁
2	_P2__P5	Пятна отсутствуют в ячейках R ₅ -M ₁ , M ₂ -M ₃ и M ₃ -Cu ₁
	_P2P3__	Пятна отсутствуют в ячейках R ₅ -M ₁ , M ₃ -Cu ₁ и Cu ₁ -Cu ₂
	P1P2___	Пятна отсутствуют в ячейках M ₂ -M ₃ , M ₃ -Cu ₁ и Cu ₁ -Cu ₂
1	_P2___	Минимально обнаруженное число пятен (1), которое расположено в M ₁ -M ₂ ячейке крыла

На заднем крыле возможно всего два варианта — 6 или 7 пятен, которые представлены всего двумя фенетическими комбинациями G1G2G3G4G5G6₆ и G1G2G3G4G5G6G7, соответственно.

Используя метод, предложенный Е.Е. Коваленко и И.Ю. Поповым [17], составляем теоретический спектр изменчивости *C. hero*, представляющий собой сетку, или таблицу, по вертикали которой отложены все реально обнаруженные фенетические комбинации рисунка переднего крыла, а по горизонтали — фенетические комбинации рисунка заднего крыла. Площадь полученной сетки составляет 16 ячеек, т.е. величина теоретического спектра изменчивости равна 16 фенетическим комбинациям (рис. 2).

5	P1P2P3P4P5		16,7/
4	P1P2P3_P5		8,3/
3	_P2P3_P5		8,3/
	P1P2__P5		8,3/
2	_P2__P5	8,3 / 2,0	41,7/23,5
	_P2P3__		
	P1P2___		
1	_P2___	/13,7	8,3/60,8
		G1G2G3G4G5G6 ₆	G1G2G3G4G5G6G7
А		6	7
5	P1P2P3P4P5		16,7/
4	P1P2P3_P5		16,7/
3	_P2P3_P5		16,7/
	P1P2__P5		33,3/
2	_P2__P5		33,3/3,1
	_P2P3__		/6,3
	P1P2___		/3,1
1	_P2___	/21,9	/65,6
		G1G2G3G4G5G6 ₆	G1G2G3G4G5G6G7
Б		6	7



 фенетическая комбинация обнаружена у обоих полов
 фенетическая комбинация обнаружена у самцов
 фенетическая комбинация обнаружена у самок
 потенциально возможные фенетические комбинации

Рис. 2. Спектры изменчивости для выборок *C. hero* из (А) д. Фомино (Свердл. обл.) и (Б) пос. Метлино (Челяб. обл.).

В ячейках сетки спектра приведены частоты встречаемости фенетических комбинаций (самки/самцы)

На рисунке 2 представлены спектры изменчивости *C. hero*, составленные для каждой выборки с учетом пола. Цифры в ячейках сетки означают частоту встречаемости той или иной фенетической комбинации. Реальный спектр изменчивости самок смещен в правый верхний угол, а спектр изменчивости самцов — в нижнюю половину теоретического спектра. Общими для самцов и самок являются три фенетические комбинации, которые при этом являются наиболее распространенными. Одной из характеристик наблюдаемого явления изменчивости можно считать величину реального спектра изменчивости (S_r), т. е. число реально обнаруженных фенетических комбинаций. Для выборки из д. Фомино $S_r(\text{самцы})=4$, $S_r(\text{самки})=7$, $S_r(\text{общий})=8$, для выборки из пос. Метлино соответствующие величины равны 5, 4 и 8. Несмотря на то, что всего в обеих выборках встречено по 8 фенетических комбинаций, общими являются только 6.

Не менее информативным оказывается анализ характера размещения реального спектра изменчивости в пределах теоретического [18]. Обнаруженные фенетические комбинации *C. hero* образуют фигуру, занимающую три угла прямоугольного спектра изменчивости этого вида. Левый верхний угол остается незаполненным, и эти пустые ячейки представляют собой маловероятные фенетические комбинации крылового рисунка. Они представляют собой комбинации, имеющие от трех до пяти пятен на переднем крыле и при этом 6 пятен на заднем. Таким образом, для *C. hero* характерна изменчивость числа пятен в крыловом рисунке, которая подчиняется следующей закономерности: при редукции числа пятен на переднем крыле происходит уменьшение числа пятен на заднем крыле, либо синхронное увеличение их числа.

Заключение

Анализ диаметров глазчатых пятен крылового рисунка *C. hero* показал наличие достоверных половых и географических различий. Самки обладают более крупными пятнами, чем самцы. Самцы из свердловской выборки имеют более крупные пятна рисунка, чем самцы из челябинской. По длине крыльев различий не выявлено.

Используя спектры изменчивости [17], были составлены и описаны теоретический спектр изменчивости вида, величина которого оказалась равной 16 комбинациям, а также характер размещения и форму реального спектра изменчивости. Изучение набора маловероятных фенетических комбинаций позволяет сделать вывод, что в рисунке *C. hero* при редукции числа пятен на переднем крыле происходит уменьшение числа пятен на заднем крыле, либо синхронное увеличение их числа.

Работа выполнена при поддержке РФФИ 04–04–96100 урал 2004 и 04–04–48352.

Список литературы

1. Brakefield P.M., van Noordwijk A. J. The genetics of spot pattern characters in the meadow brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae) // *Heredity*, 1985. Vol. 54. P. 275—284.
2. Carroll S.B., Gates J, Keys D.N. et al. Pattern formation and eyespot determination in butterfly wings // *Science*, 1994. Vol. 265. 1 July. P. 109—114.
3. Cassel A., Tammaru T. Allozyme variability in central, peripheral and isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero*: Lepidoptera, Nymphalidae): Implications for conservation // *Conservation Genetics*, 2003. Vol. 4, P. 83—93.
4. Hanski I., Kuussaari M., Nieminen M. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia* // *Ecology*, 75 (3). 1994. P. 747—762.
5. Wiklund C., Forsberg J. 1991. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae // *Oikos*, Vol. 60. P. 373—381.
6. Davenport D. The butterflies of the satyrid genus *Coenonympha* // *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 1941. Vol. 87, p. 215 — 349.
7. Захарова Е.Ю., Кулакова О.И., Татаринов А.Г. Географическая изменчивость *Coenonympha tullia* (Müll.) (Lepidoptera: Satyridae) на европейском Северо–Востоке России // *Евроазиатский энтомологический журнал*, 2006, в печати.
8. Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. Дневные бабочки азиатской части России: Справочник. Екатеринбург: Изд–во Урал. ун–та, 1995. 202 с.
9. Ольшванг В.Н., Нуппонен К.Т., Лагунов А.В., Горбунов П.Ю. Чешуекрылые Ильменского заповедника. Екатеринбург: ИГЗ УрО РАН, 2004. 288 с.
10. Захарова Е.Ю. 2002. Анализ закономерностей фенотипической изменчивости глазчатых пятен бархатниц (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Екатеринбург, 23 с.

11. Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
12. Михайлов Ю.Е. Реализация видового полиморфизма в популяциях: некоторые аспекты изучения // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Материалы конф. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1998. С. 107—116.
13. Михайлов Ю.Е. Иерархический анализ морфологических и эколого-географических аспектов био-разнообразия (на примере *Chrysomelidae*, *Coleoptera*): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 20 с.
14. Коваленко Е.Е. Анализ изменчивости крестца *Anura*. 1. Метод анализа изменчивости крестца бес-хвостых амфибий // Зоол. журн., 1996 а. Т. 75, вып. 1. С. 52—66.
15. Коваленко Е.Е. Анализ изменчивости крестца *Anura*. 2. Изменчивость крестца у представителей рода *Rana* // Зоол. журн., 1996 б. Т. 75, вып. 2. С. 222—236.
16. Коваленко Е.Е. Альтернатива концепции Ч. Дарвина // В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX веке. Сб. научн. трудов: СПб., Fineday press, 2003. С. 192—217.
17. Коваленко Е.Е., Попов И.Ю. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общ. Биологии, 1997. Т. 58, вып. 1. С. 71—83.
18. Захарова Е.Ю. К изменчивости элементов крылового рисунка бархатниц (*Lepidoptera*, *Satyridae*) из популяций Южного и Среднего Урала // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Материалы конф. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1998. С. 158—162.