

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ЛЕСОТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ имени С. М. Кирова»

ИЗВЕСТИЯ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОЙ
ЛЕСОТЕХНИЧЕСКОЙ
АКАДЕМИИ

Выпуск 200

Издаются с 1886 года

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2012

Рассмотрен и рекомендован к изданию Ученым советом
Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета им. С.М. Кирова
(протокол № 4 от 22.05.12 г.)

Главный редактор

А. В. Селиховкин, доктор биологических наук, профессор

А. С. Алексеев, доктор географических наук, профессор (отв. редактор),

Редакционная коллегия

В. А. Александров, доктор технических наук, профессор,

С. М. Базаров, доктор технических наук, профессор,

Н. Белгасем, профессор Высшей школы бумажной и полиграфической промышленности (Франция),

Н. Вебер, заведующий кафедрой лесной экономики и лесного планирования,

профессор Дрезденского технического университета (Германия),

Х. Деглиз, профессор Международной академии наук о древесине (Франция),

И. П. Дейнеко, доктор химических наук, профессор,

Т. Карьялайнен, профессор Финского НИИ лесного хозяйства (Финляндия),

А. Н. Минаев, доктор технических наук, профессор,

В. И. Онегин, доктор технических наук, профессор,

В. А. Петрицкий, доктор философских наук, профессор,

В. Н. Петров, доктор экономических наук, профессор,

О. Саллас, профессор Шведского университета сельскохозяйственных наук (Швеция),

В. Г. Санаев, доктор технических наук, профессор, ректор МГУЛ,

В. А. Сулов, доктор технических наук, профессор, ректор СПбГТУРП,

Л. В. Уткин, доктор технических наук, профессор,

А. Н. Чубинский, доктор технических наук, профессор,

М. В. Маенко, кандидат технических наук, технический секретарь.

Адрес редакции: 194021, г. Санкт-Петербург, Институтский пер., д. 5.

Тел.: (812) 670-93-90, *факс:* (812) 670-93-08. *E-mail:* lautner@mail.ru. *Сайт:* www.ftacademy.ru

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору за соблюдением законодательства в сфере массовых коммуникаций и охране культурного наследия Российской Федерации. Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ № ФС77-23613 от 10.03.2006 г.

УДК 630

Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии: Вып. 200.
СПб.: СПбГЛТУ, 2012. – 310 с. ISBN 978-5-9239-0516-8, ISSN 2079-4304

Очередной выпуск «Известий СПбЛТА» представляет результаты текущих исследований по лесному хозяйству, вопросам экологии различных групп насекомых-дендрофагов и болезней леса. Сборник предназначен для работников лесного комплекса, преподавателей, аспирантов, студентов и выпускников лесотехнических, сельскохозяйственных и общебиологических вузов, сотрудников НИИ лесного профиля.

Темплан 2012 г. Изд. № 214.

ISBN 978-5-9239-0516-8

ISSN 2079-4304

© Санкт-Петербургский государственный
лесотехнический университет им. С.М. Кирова
(СПбГЛТУ), 2012

ПРЕДИСЛОВИЕ

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С. М. Кирова в 2011 г. провел юбилейные (пятые) Чтения памяти Олега Александровича Катаева. Впервые это мероприятие было совмещено со Всероссийской конференцией “Болезни и вредители в лесах России: век XXI” и проведено в Екатеринбурге. Более 70 докладчиков представляли более 30 научно-исследовательских институтов, вузов и производственных организаций из России, Украины, Казахстана и Киргизии. Материалы почти половины докладов представлены в данном сборнике трудов.

Ежегодно проводимые в стенах СПбГЛТУ Чтения памяти Олега Александровича Катаева стали признанным энтомологическим форумом, на котором участники получают представление о современном состоянии и методических проблемах исследований в области экологии и фаунистики насекомых-дендрофагов, знакомятся с новостями в области изучения биологии и экологии вредителей лесного и садово-паркового хозяйства, узнают о важных проблемах, встающих перед отечественной и мировой лесной энтомологией, и предлагаемых путях их решения. На этот раз тематика Чтений была расширена за счет обсуждения разнообразных проблем патологии леса и в первую очередь – взаимоотношения стволовых насекомых и офиостомовых грибов в хвойных лесах и фитопатологических процессов в естественных и антропогенных дендроценозах. Большое внимание было также уделено вопросам мониторинга и контроля абригенных и инвазивных фитопатогенов и насекомых-вредителей древесных растений.

Сборник материалов Чтений и Всероссийской конференции представляет интерес для широкого круга специалистов — энтомологов, фитопатологов, экологов, работников лесного хозяйства, специалистов по защите леса, преподавателей, аспирантов и студентов лесных, биологических и сельскохозяйственных вузов.

С Оргкомитетом ежегодных Чтений можно связаться по электронной почте: chtenia.o.a.kataeva@gmail.com. Все замечания и пожелания просим направлять по адресу редакции (194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., д. 5, СПбГЛТУ, Редколлегия «Известий Санкт-Петербургской лесотехнической академии») или по электронной почте (lautner@mail.ru). Годовую подписку можно оформить также через редакцию.

Материалы нынешнего и предыдущих Чтений представлены на сайте www.ftacademy.ru.

*Редакционная коллегия
и Оргкомитет Чтений
памяти Олега Александровича Катаева*

ЭКОЛОГИЯ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ

УДК 575.21+57.084.1+591.499.6+595.787

Елена Михайловна Андреева, кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник, e_m_andreeva@mail.ru,
Ботанический сад УрО РАН,

Полина Дмитриевна Жердева, студентка, *Уральский федеральный
университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,*

Елена Юрьевна Захарова, кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник, zakharova@ipae.uran.ru,
Алексей Олегович Шкурихин, аспирант,
Институт экологии растений и животных УрО РАН

ПРОТАНДРИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА *LYMANTRIA DISPAR* (L.) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВРЕМЕНИ ВЫЛЕТА ИМАГО В ХОДЕ ЛАБОРАТОРНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

Протандрия, гусеница, куколка, имаго, крыло, геометрическая морфометрия, непарный шелкопряд.

Protandry, caterpillar, pupa, imago, wing, geometric morphometrics, gypsy moth.

Введение. Половая структура и динамика соотношения полов являются важными популяционными характеристиками вида. Известно, что помимо генетических причин, соотношение полов может определяться различной степенью выживаемости самцов и самок на разных фазах жизненного цикла в зависимости от меняющихся внешних факторов. Одно из явлений, характеризующих динамику соотношения полов в популяции, представляет собой протандрия, которую в энтомологии понимают как более раннее появление имаго самцов по сравнению с самками.

Несмотря на большой объем накопленного фактического материала адаптивное значение протандрии до сих пор не всегда ясно. Обзору и классификации гипотез адаптивности этого явления посвящена работа канадских зоологов И. Морби и Р. Иденберга [1]. Протандрия у чешуекрылых может быть связана с репродуктивной стратегией вида, степенью моногамности самок, половым диморфизмом по размеру, типом жизненного цикла и многими другими биологическими особенностями [2–8].

Часто авторы анализируют динамику соотношения полов у насекомых из природных популяций. Целью нашей работы является изучение причин более раннего вылета имаго самцов по сравнению с самками, а также анализ связи времени вылета имаго непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) с некоторыми морфофизиологическими показателями (продолжительность разных стадий жизненного цикла, масса куколки, размер и форма крыла, плодовитость самок). В эксперименте мы получаем точные оценки продолжительности развития каждой особи на всех стадиях жизненного цикла, что невозможно при проведении полевых исследований и анализе протандрии у насекомых в их естественной среде.

Материалы и методы. Кладки непарного шелкопряда были собраны в уральской популяции (Покровский мастерский участок Каменск-Уральского участкового лесничества Свердловской обл. (56° 51' с. ш., 61° 57' в. д.) осенью 2008 и 2009 гг. В природных условиях гусеницы кормятся на березе повислой *Betula pendula* Roth. После созревания яиц кладки были помещены в холодильник, где хранились при температуре 2...4 °С. Регулярно проводили тесты по отрождению гусениц из яиц. Когда отрождаемость кладок составила не менее 95 %, начинали выращивание гусениц. Кладки перемешивали, отбор яиц проводили случайным способом.

Эксперименты проводили в Лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Ботанического сада УрО РАН. Гусениц выращивали индивидуально при постоянной температуре (26...27 °С) и влажности (около 60 %) на искусственной питательной среде (ИПС) [9], параллельно закладывали вариант эксперимента на ИПС с добавлением ионов железа ($\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ из расчета 150 мг на 500 г среды), которые являются активаторами свободно-радикальных процессов [10].

В ходе выполнения экспериментов мы регистрировали значения следующих морфофизиологических показателей: количество личиночных возрастов, продолжительность фазы гусеницы и фазы куколки (дни), масса куколки (мг), дата выхода имаго, площадь переднего крыла (мм^2). Плодовитость самок оценивали при вскрытии имаго путем подсчета количества яиц в яйцевых трубках. По ряду причин, в том числе из-за низкой массы куколок, количество нормально расправивших крылья бабочек-самцов было небольшим. Вследствие этого для дальнейшего анализа изменчивости размеров и формы крыла мы использовали только самок. Статистическую значимость различий по вышеперечисленным морфофизиологическим параметрам в зависимости от времени вылета имаго оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (в пакете программ Statistica 6.0).

Отпрепарированные передние крылья бабочек оцифровывали с помощью сканера Epson Perfection 2480 PHOTO при разрешении 2400 dpi. Полученные изображения были обработаны в пакете программ TPS [11, 12] и MorphoJ 1.04a [13]. В программе tpsDig 2.10 [11] провели расстановку меток (landmarks), очерчивающих структуру жилкования и форму крыла [14]. Схема расстановки меток приведена на рис. 1.

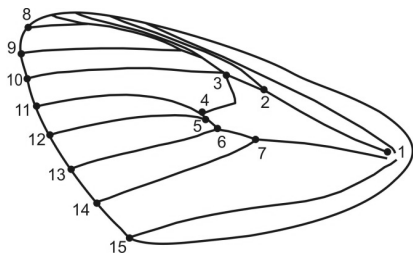


Рис. 1. Схема расстановки меток (landmarks) на переднем крыле непарного шелкопряда

Количественный анализ изменчивости формы крыла проводили с помощью методов геометрической морфометрии в программе MorphoJ 1.04a. По полученным в программе tpsDig

конформациям крыла методом Прокрустова анализа обобщенных наименьших квадратов (GLS) провели выравнивание (alignment) объектов и получили значения частных прокрустовых дистанций (partial Procrustes distances), по значениям которых провели дискриминантный анализ. Для оценки статистической значимости различий между группами использовали критерии T^2 Хотеллинга (многомерный аналог критерия t-Стюдента), при этом о величине различий судили по значению D^2 Махаланобиса.

На основе вычисленной дискриминантной функции провели классификацию объектов. Корректность данной классификации проверяли с помощью метода ресэмплинга (resampling): перекрестного проверочного теста (cross-validation test) с количеством реплик, равным 1000. Значения площади переднего крыла (мм^2) вычисляли с помощью программы tpsUtil 1.40 [12].

Авторы выражают искреннюю признательность д. б. н., зав. лабораторией эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН А.Г. Васильеву за обучение методам геометрической морфометрии.

Результаты и обсуждение. Ранее было показано, что при снижении адаптированности гусениц непарного шелкопряда к ИПС, добавление в питательную среду ионов железа приводит к снижению каннибализма и ускоряет развитие гусениц, особенно в первых возрастах [15], а также к более полному расправлению крыла при выходе имаго из куколки. Мы провели сравнение изучаемых показателей, полученных в ходе разных вариантов эксперимента в 2008 и 2009 гг. (табл. 1). Гусеницы развиваются на ИПС достоверно дольше, чем на среде с добавлением ионов железа и имеют большее количество возрастов (λ Уилкса = 0,22, $F = 84,52$, $p = 0,001$). Гусеницы, развивающиеся на ИПС, мельче гусениц, развивающихся на ИПС + $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ и, как следствие, имеют меньшую массу куколки, плодовитость и размер крыльев имаго. Дисперсионный анализ показал наличие достоверных различий по признакам «масса куколки» и «длительность фазы куколки» как для выборок самцов (λ Уилкса = 0,47, $F = 37,642$, $p = 0,001$), так и для выборок самок (λ Уилкса = 0,60, $F = 26,24$, $p = 0,001$). Наблюдаемые различия по плодовитости и размерам крыла самок достоверны как между годами, так и между вариантами среды, на которой выращивали гусениц (λ Уилкса = 0,84, $F = 7,88$, $p = 0,0001$). Поскольку были обнаружены достоверные различия между выборками разных полов, полученных на разных средах и между годами, весь дальнейший анализ проводили, не смешивая эти группы.

Таблица 1

**Средние значения морфофизиологических показателей непарного шелкопряда
в условиях лабораторного эксперимента**

| Показатель | Самцы | | Самки | |
|--|--------------|-------------|---------------|---------------|
| | 2008 г. | 2009 г. | 2008 г. | 2009 г. |
| На ИПС | | | | |
| Количество личиночных возрастов | 7,3 ± 0,1 | 6,0 ± 0,1 | 8,2 ± 0,2 | 6,6 ± 0,1 |
| Продолжительность стадии гусеницы, сут. | 58,3 ± 1,6 | 42,1 ± 0,8 | 66,9 ± 1,9 | 48,7 ± 0,6 |
| Масса куколки, мг | 267,8 ± 9,5 | 453,9 ± 8,8 | 686,7 ± 47,3 | 1529,2 ± 38,4 |
| Продолжительность стадии куколки, сут. | 11,8 ± 0,1 | 11,8 ± 0,1 | 10,4 ± 0,1 | 10,9 ± 0,1 |
| Плодовитость, шт. яиц | – | – | 93,9 ± 16,6 | 16,1 ± 1,9 |
| Площадь переднего крыла, мм ² | – | – | 237,0 ± 14,6 | 19,7 ± 1,1 |
| Объем выборки N, экз. | 24 | 87 | 32 | 106 |
| На ИПС+FeSO₄*7H₂O | | | | |
| Количество личиночных возрастов | 5,0 ± 0 | 5,1 ± 0,1 | 5,6 ± 0,1 | 5,7 ± 0,1 |
| Продолжительность стадии гусеницы, сут. | 28,9 ± 0,4 | 32,4 ± 0,4 | 33,8 ± 0,7 | 37,0 ± 0,5 |
| Масса куколки, мг | 508,4 ± 16,0 | 496,7 ± 8,1 | 1355,5 ± 50,9 | 1507,9 ± 35,9 |
| Продолжительность стадии куколки, сут. | 13 ± 0,1 | 12,5 ± 0,1 | 11,2 ± 0,1 | 11,3 ± 0,1 |
| Плодовитость, шт. яиц | – | – | 253,8 ± 28,4 | 18,6 ± 1,9 |
| Площадь переднего крыла, мм ² | – | – | 244,8 ± 11,3 | 21,9 ± 0,9 |
| Объем выборки N, экз. | 30 | 113 | 26 | 108 |

Первым днем эксперимента считали день выхода гусениц из яйца. Продолжительность жизни особи рассчитывали как количество дней от момента вылупления гусеницы из яйца до момента выхода имаго из куколки, т. е. суммировали продолжительность фазы гусеницы и продолжительность фазы куколки (в днях). Обычно вылет имаго длится около месяца, иногда – более, в зависимости от варианта опыта. Для каждого варианта эксперимента были построены кривые распределения. Например, в 2009 г. из гусениц, развивавшихся на среде ИПС, первая самка имаго появилась на 44-й день эксперимента, а последняя – на 73-й. С 58-го по 63-й день эксперимента наблюдался пик вылета имаго (рис. 2). Мы разделили все имеющиеся выборки имаго на три «под-выборки» в зависимости от времени вылета, соответственно обозначив их как «ранняя», «типичная» и «поздняя» (табл. 2).

Для вылета имаго непарного шелкопряда характерна протандрия: первыми всегда появляются самцы, затем через 3–4 дня – самки. Согласно данным литературы и результатам нашего эксперимента протандрия обусловлена меньшим количеством личиночных возрастов и меньшей длительностью фазы гусеницы самцов по сравнению с самками, тогда как скорость развития обоих полов на стадии куколки одинакова и составляет 10–12 дней [16, 17].

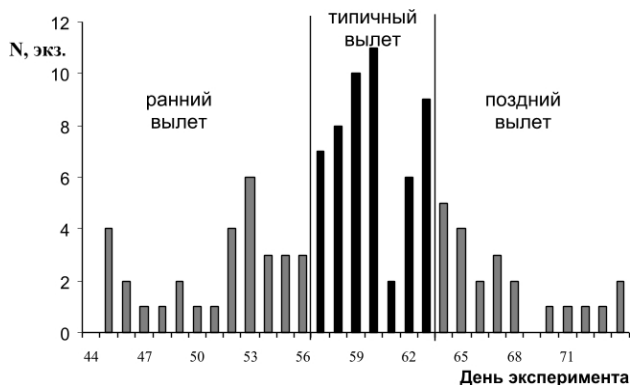


Рис. 2. Динамика выхода из куколок имаго самок непарного шелкопряда в ходе проведения лабораторного эксперимента (ИПС, 2009 г.)

Мы проанализировали изменчивость ряда морфофизиологических показателей в зависимости от времени вылета имаго. Результаты дисперсионного анализа представлены на рис. 3.

Как и следовало ожидать, бабочки, вылетающие первыми, имеют меньшее количество личиночных возрастов и меньшую продолжительность фазы гусеницы по сравнению с бабочками, вылетающими последними (рис. 3, А, Б). У особей, развивающихся на ИПС, различия по данным признакам достоверны и проявляются однонаправлено как у самцов, так и самок. Добавление в среду ионов железа приводит к ускорению развития в фазе гусеницы и, как следствие, сглаживанию наблюдаемых различий. Например, все гусеницы самцов, развивающиеся на ИПС+FeSO₄*7H₂O (2008 г.), имели пять личиночных возрастов и наблюдаемые различия по длительности развития гусеницы недостоверны.

Таблица 2

Продолжительность вылета имаго непарного шелкопряда в условиях лабораторного эксперимента (в днях эксперимента, начиная с момента выхода гусеницы из яйца)

| Вариант эксперимента | Самцы | | | | | | Самки | | | | | |
|--|-------------|------------|----------|------------|---------|------------|---------|------------|----------|------------|---------|----|
| | Вылет имаго | | | | | | | | | | | |
| | Ранний | | Типичный | | Поздний | | Ранний | | Типичный | | Поздний | |
| Сроки, дн. | N, экз. | Сроки, дн. | N, экз. | Сроки, дн. | N, экз. | Сроки, дн. | N, экз. | Сроки, дн. | N, экз. | Сроки, дн. | N, экз. | |
| 2008 г. | | | | | | | | | | | | |
| ИПС | 58–66 | 9 | 67–73 | 9 | 74–84 | 6 | 61–72 | 12 | 73–84 | 10 | 85–95 | 10 |
| ИПС+FeSO ₄ *7H ₂ O | 36–39 | 6 | 40–43 | 16 | 44–48 | 8 | 39–43 | 9 | 44–47 | 10 | 48–51 | 7 |
| 2009 г. | | | | | | | | | | | | |
| ИПС | 39–55 | 25 | 56–59 | 39 | 60–76 | 23 | 44–57 | 19 | 58–63 | 53 | 64–73 | 34 |
| ИПС+FeSO ₄ *7H ₂ O | 36–42 | 34 | 43–46 | 56 | 47–59 | 23 | 39–47 | 30 | 48–51 | 51 | 52–65 | 27 |

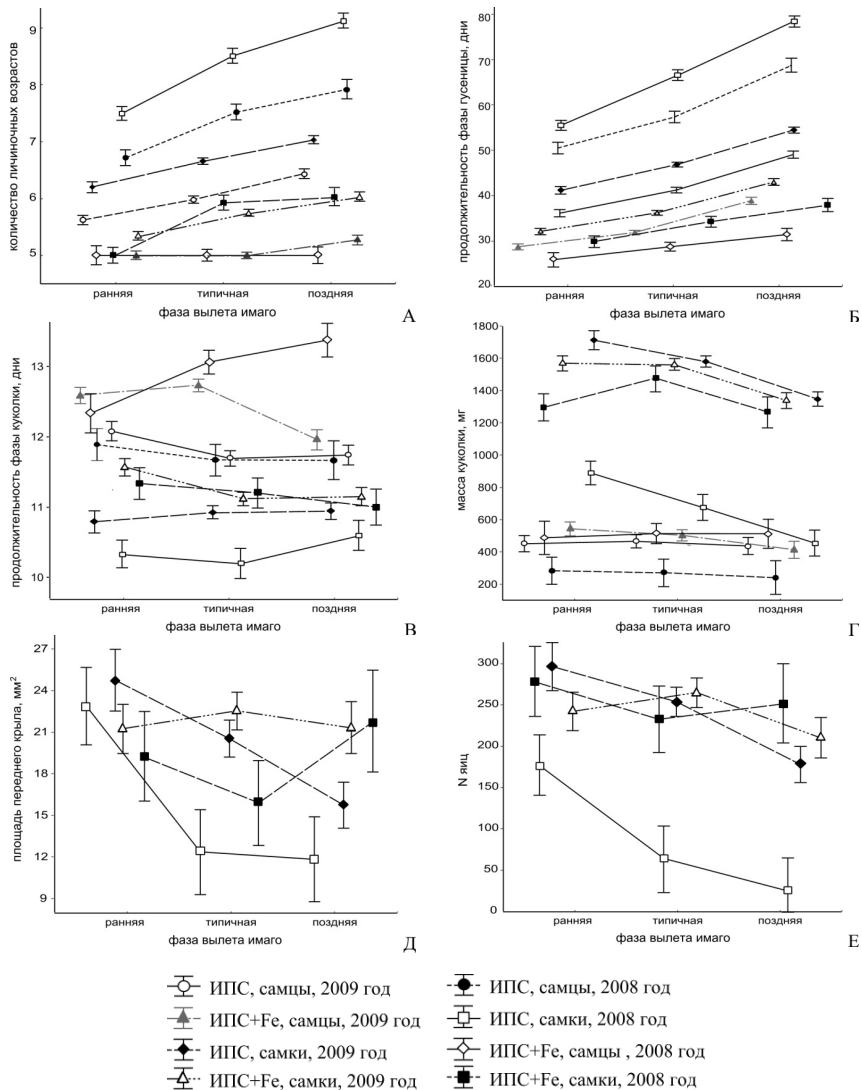


Рис. 3. Зависимость изученных морфофизиологических показателей от фазы вылета имаго непарного шелкопряда.

А – количество личиночных возрастов; Б – продолжительность стадии гусеницы; В – продолжительность стадии куколки; Г – масса куколки; Д – площадь переднего крыла; Е – плодовитость самки.

Длительность фазы куколки является весьма стабильным показателем для непарного шелкопряда, варьирует в пределах от 10,4 до 12,5 дней (см. таблицу) и в среднем соответствует 11 дням. Из восьми анализируемых групп только в трех были обнаружены достоверные различия по данному признаку. В эксперименте 2009 г. при выращивании гусениц на ИПС+FeSO₄*7H₂O, как у самцов, так и самок первыми появлялись имаго, чья фаза куколки длилась в среднем дольше, чем у тех, которые вылетали позднее (рис. 3, В). Противоположная тенденция наблюдалась в эксперименте 2008 г. (самцы, ИПС+FeSO₄*7H₂O), когда первыми вылетали имаго с меньшей продолжительностью фазы куколки.

Дисперсионный анализ изменчивости массы куколки в зависимости от времени вылета имаго показал наличие достоверных различий для выборок самок, в то время как для самцов различий обнаружено не было (за исключением варианта эксперимента на ИПС+FeSO₄*7H₂O в 2009 г.) (рис. 3, Г).

Результаты однофакторного дисперсионного анализа изменчивости массы куколок, площади переднего крыла самок и их плодовитости в зависимости от времени вылета имаго свидетельствуют о том, что первыми вылетают наиболее плодовитые и крупные особи из наибольших по массе куколок (рис. 3, Г, Д, Е). Наблюдаемые различия достоверны: по признаку «масса куколки» $F = 9,82$, $p = 0,0001$; по признаку «плодовитость» $F = 7,11$, $p = 0,001$; по признаку «площадь переднего крыла» $F = 3,82$, $p = 0,02$. В конце лета появляются наименее плодовитые, мелкие самки из самых легких куколок.

Полученные результаты хорошо согласуются с гипотезой адаптивности протандрии о репродуктивной стратегии самцов, выработанной в результате конкуренции за спаривание [3]. Наши данные показывают, что вылетающие первыми самцы непарного шелкопряда имеют возможность спариться с более крупной и плодовитой самкой, и, вследствие этого, получить преимущество перед самцами, вылетающими позднее.

Далее мы провели анализ изменчивости формы переднего крыла самок. Результаты дискриминантного анализа различий формы крыла в зависимости от среды выращивания гусениц по материалам эксперимента 2009 г. достоверны ($T^2 = 111,74$, $p < 0,01$, $D^2 = 1,57$, $p < 0,01$) и проиллюстрированы на рис. 4 (А). Процент корректной классификации объектов на основе дискриминантной функции составил 79,5 %, после перекрестного проверочного теста (cross-validation test) с количеством реплик равным 1000 – 70 %. При выращивании гусениц на стандартной ИПС медиальная ячейка крыла имаго приобретает угловатую форму и несколько укорачивается. Маргинальный край переднего крыла самок данной группы прямой, апекс острый, крыло в целом имеет узкую заостренную форму. У имаго, полученных из гусениц, выращенных на среде с добавлением FeSO₄, медиальная ячейка переднего крыла округлая и несколько более вытянута. Маргинальный край крыла также округлый, апекс пригнут, крыло в целом имеет широкую округлую форму. Установленные различия формы переднего крыла имаго в зависимости от среды выращивания гусениц сходны с полученными ранее результатами по данным эксперимента 2008 г. [17].

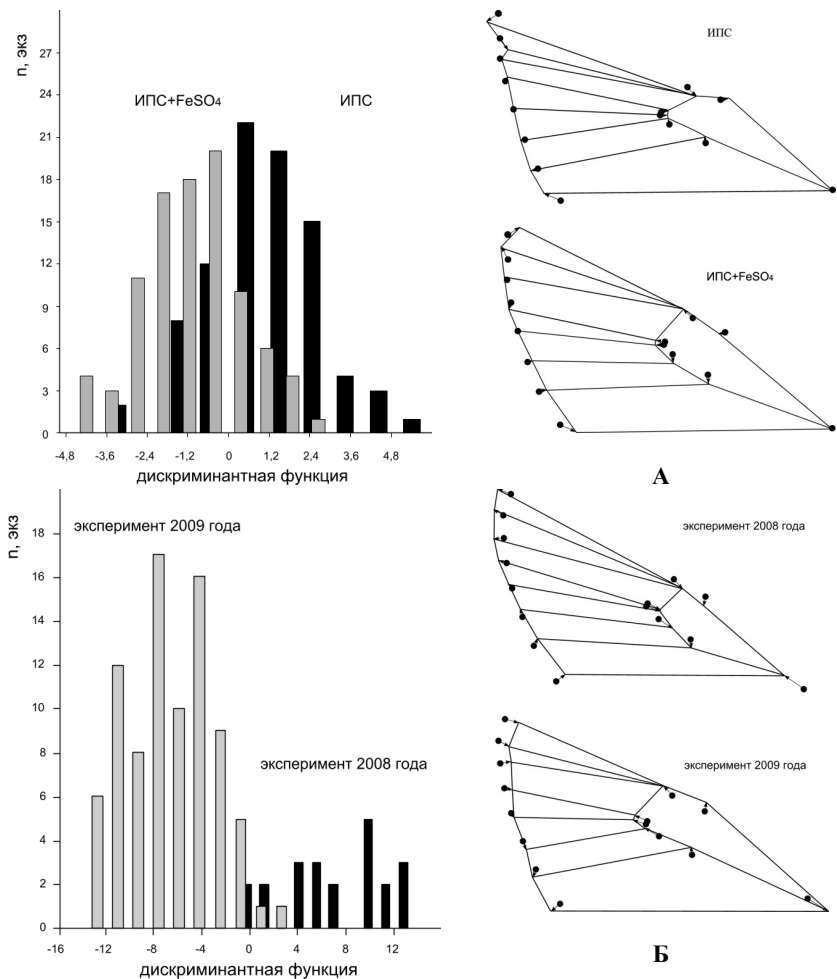


Рис. 4. Результаты дискриминантного анализа различий формы переднего крыла самок непарного шелкопряда в зависимости от среды выращивания гусениц (А) и от года проведения эксперимента (Б). Справа приведены конформации крыла, соответствующие центроидам выборок

Мы оценили различия по форме переднего крыла между выборками самок из экспериментов 2008 и 2009 гг. Вне зависимости от среды выращивания различия по форме крыла оказались принципиально сходными. На рис. 4, Б показаны результаты дискриминантного анализа выборок самок 2008 и 2009 гг., выращенных на ИПС.

Различия между анализируемыми группами достоверны ($T^2 = 250,35$, $p < 0,01$, $D^2 = 3,72$, $p < 0,01$), процент корректной классификации объектов на основе дискриминантной функции составил 96,3 %, а после перекрестного проверочного теста (cross-validation test) с количеством реплик равным 1000 – 88 %. Из рис. 4, Б видно, что основные различия по форме переднего крыла между экспериментами разных лет заключаются в размерах медиальной ячейки и относительной ширине маргинальной области крыла. Крылья самок 2008 г. характеризуются короткой медиальной ячейкой и относительно широкой маргинальной областью, в то время как для самок 2009 г. характерны крылья с крупной длинной медиальной ячейкой и относительно узкой маргинальной областью. Как в случае данных 2008 г. [17], так и по данным 2009 г. сравнение выборок в зависимости от времени вылета имаго показало отсутствие достоверных различий по форме переднего крыла.

Таким образом, обнаруженные различия формы переднего крыла обусловлены различными условиями выращивания гусениц в эксперименте и межгодовой изменчивостью. При добавлении в стандартную ИПС ионов железа крылья выращенных на ней самок имеют более широкую округлую форму. Установленные межгодовые различия заключаются в изменении относительных размеров медиальной ячейки крыла и ширины маргинального края. Так как условия выращивания гусениц в эксперименте постоянны, то наблюдаемые различия могут быть обусловлены материнским эффектом и различными погодными условиями на участках сбора грен в разные годы. Следует отметить, что родительское поколение бабочек, выращенных из кладок 2008 г., в природных условиях подвергалось воздействию низких температур, что привело к снижению адаптивности гусениц к ИПС и в целом к низким показателям роста и развития [15]. В 2009 г. температурных стрессов в период питания гусениц в природных условиях не наблюдалось, и неадаптированность гусениц к ИПС стала снижаться.

В отличие от изученных нами физиологических показателей и морфологических признаков, таких как масса куколки, плодовитость и размер крыла, форма крыла не зависит от времени вылета имаго. По-видимому, форма крыла непарного шелкопряда не связана напрямую с протандрией как репродуктивной стратегией вида.

Сделанная попытка анализа изменчивости крыла имаго непарного шелкопряда методами геометрической морфометрии представляет собой начальный этап нашей работы в этом направлении. В связи с полученными результатами нам кажется интересным сравнение формы крыла непарного шелкопряда из зауральской популяции с выборками из других частей ареала. Работы по изучению морфологии крыла непарного шелкопряда и его изменчивости немногочисленны [7, 18], хотя, несомненно, представляют значительный интерес с точки зрения популяционной экологии. Возможно, применение методов геометрической морфометрии позволит расширить представления о географических формах (подвидах, расах, морфах и т. д.) непарного шелкопряда.

Работа поддержана грантом РФФИ 11-04-00720-а, проектами 12-П-4-1048 Программы Президиума РАН и 12-С-4-1031 Программы фундаментальных исследований, выполняемых совместно организациями УрО, СО и ДВО РАН, а также грантом НШ-5325.2012.4.

Библиографический список

1. *Morbey, Y.* Protandrous arrival timing to breeding areas: a review [Text] / Y. Morbey, R. Ydenberg // *Ecology Letters*. – 2001. – Vol. 4. – P. 663–673.
2. *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight* [Text] / C.L. Boggs, W.B. Watt, P.R. Ehrlich (eds.). – Chicago and London: University of Chicago Press, 2003. – 756 p.
3. *Wiklund, C.* Why do males emerge before females? A Hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies [Text] / C. Wiklund, T. Fagerström // *Oecologia*. – 1977. – Vol. 31. – P. 153–158.
4. *Wiklund, C.* Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae [Text] / C. Wiklund, J. Forsberg // *Oikos*. – 1991. – Vol. 60. – P. 373–381.
5. *Zonneveld, C.* Being big or emerging early? Polyandry and the trade-off between size and emergence in male butterflies [Text] / C. Zonneveld // *The American Naturalist*. 1996. – Vol. 147. – № 6. – P. 946–965.
6. *Захарова, Е.Ю.* Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) [Текст] / Е.Ю. Захарова // *Евразийский энтомологический журнал*. – 2004. – Т. 3, вып. 1. – С. 59–65.
7. *Петько, В.М.* Сезонная изменчивость размеров особей в популяциях сибирского шелкопряда [Текст] / В.М. Петько // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. – 2010. – Вып. 192. – С. 193–200.
8. *Сафонкин, А.Ф.* Моногамная репродуктивная стратегия у чешуекрылых [Текст] / А.Ф. Сафонкин // *Известия РАН. Серия биологическая*. – 2011. – № 4. – С. 427–435.
9. *Ильиных, А.В.* Оптимизированная искусственная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) [Текст] / А.В. Ильиных // *Биотехнология*. – 1996. – № 7. – С. 42–43.
10. *Пономарев, В.И.* Влияние ионов железа (Fe^{+3}) при добавлении в корм на проявление эффекта группы у гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) [Текст] / В.И. Пономарев, Н.В. Шаталин, Т.М. Стрельская // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. – 2009. – Вып. 187. – С. 249–258.
11. *Rohlf, F.J.* tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.10 [Text] / F.J. Rohlf. – Stony Brook: State University of New York at Stony Brook. Department of Ecology and Evolution, 2006.
12. *Rohlf, F.J.* tpsUtil, file utility program, version 1.40 [Text] / F.J. Rohlf. – Stony Brook: State University of New York at Stony Brook. Department of Ecology and Evolution, 2008.
13. *Klingenberg, C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics [Text] / C.P. Klingenberg // *Molecular Ecology Resources*. – 2011. – Vol. 11. – P. 353–357.
14. *Жердева, П.Д.* Протандрия и половой диморфизм формы переднего крыла непарного шелкопряда в условиях лабораторного эксперимента [Текст] / П.Д. Жердева, А.О. Шкурихин // *Экология: сквозь время и расстояние: матер. конф. молодых ученых*. – Екатеринбург: Голицынский, 2011. – С. 69–72.
15. *Пономарев, В.И.* Уровень эффективности эндогенных активаторов перекисного окисления липидов мембран у разных возрастов гусениц непарного шелкопряда [Текст] / В.И. Пономарев, Е.М. Андреева, Н.В. Шаталин, Г.И. Клобуков, Т.М. Стрельская // *Известия Самарского научного центра РАН*. – 2009. – Т. 11, вып. 1(2) (27). – С. 129–131.
16. *Ильинский, А.И.* Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним [Текст] / А.И. Ильинский. – М.; Л.: Гослесбуиздат, 1959. – 59 с

17. Захарова, Е.Ю. Анализ изменчивости морфофизиологических признаков самок непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в условиях лабораторного эксперимента в связи с протандрией [Текст] / Е.Ю. Захарова, Е.М. Андреева, П.Д. Жердева, А.О. Шкурихин // Болезни и вредители в лесах России: век XXI: матер. Всерос. конф. с международным участием. – Екатеринбург, 2011. – С. 110–112.

18. Баранчиков, Ю.Н. Опыт морфометрического анализа географических популяций непарного шелкопряда по совокупности признаков [Текст] / Ю.Н. Баранчиков, Б.А. Кравцов // Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. – Новосибирск: Наука, 1981. – С. 96–112.

Введение. Протандрия, которую в энтомологии понимают как более раннее появление имаго самцов по сравнению с самками, представляет собой распространенное среди чешуекрылых явление, обсуждению адаптивного значения которого посвящено значительное количество работ [1]. Цель нашей работы является изучение причин протандрии у непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.), а также анализ зависимости времени вылета имаго с некоторыми морфофизиологическими показателями.

Материалы и методы. Кладки непарного шелкопряда были собраны в зауральской популяции (56° 51' с. ш., 61° 57' в. д.) осенью 2008 и 2009 гг. Эксперименты проводили в Лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Ботанического сада УрО РАН. Гусениц выращивали индивидуально при постоянной температуре (26...27 °С) и влажности (около 60 %) на искусственной питательной среде (ИПС) [9], параллельно закладывали вариант эксперимента на ИПС с добавлением ионов железа ($\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ из расчета 150 мг на 500 г среды), которые являются активаторами свободно-радикальных процессов [10]. Все имеющиеся выборки имаго были разделены на три «подвыборки» в зависимости от фазы вылета, соответственно обозначив их как «ранняя», «типичная» и «поздняя». Количественный анализ изменчивости формы крыла проводили с помощью методов геометрической морфометрии.

Результаты и обсуждение. Гусеницы развиваются на ИПС достоверно дольше, чем на среде с добавлением ионов железа и имеют большее количество возрастов. Гусеницы, развивающиеся на ИПС, мельче гусениц, развивающихся на среде ИПС+ $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ и, как следствие, имеют меньшую массу куколки, плодовитость и размер крыльев имаго. Согласно данным литературы и результатам нашего эксперимента протандрия обусловлена меньшим количеством личиночных возрастов и меньшей длительностью фазы гусеницы самцов по сравнению с самками, тогда как скорость развития обоих полов на стадии куколки одинакова и составляет от 10 до 12 дней. Полученные результаты анализа зависимости изменчивости физиологических показателей от фазы вылета имаго хорошо согласуются с гипотезой об адаптивности протандрии как репродуктивной стратегии самцов, выработанной в результате конкуренции за спаривание [3]. Наши данные показывают, что вылетающие первыми самцы непарного шелкопряда имеют возможность спариться с более крупной и плодотворной самкой, и, вследствие этого, получить преимущество перед самцами, вылетающими позднее. Были обнаружены различия формы переднего крыла обусловлены различными условиями выращивания гусениц в эксперименте (ИПС и ИПС + $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) и межгодовой изменчивостью.

Заклучение. В отличие от изученных нами физиологических показателей и связанных с ними морфологических признаков, таких как масса куколки, плодовитость и размер крыла, форма крыла является консервативным признаком и не зависит от времени вылета имаго. По-видимому, форма крыла непарного шелкопряда не связана напрямую с протандрией как репродуктивной стратегией вида.

* * *

Introduction. In entomology a term «protandry» means emergence of adult males before adult females. It is a common phenomena among Lepidoptera species. The adaptive significance of protandry is widely discussed [1]. The aim of our paper is to study the reasons of protandry in gypsy moth *Lymantria dispar* (L.), and to analyze the dependence of hatching time of imago with some morpho-physiological traits.

Materials and methods. *L. dispar* eggs were collected in the Transural population (56° 51' N, 61° 57' E) in the autumns of 2008 and 2009. Experiments were conducted in the laboratory of reforestation, forest protection and forest management of the Botanical Garden, Ural Division of Russian Academy of Sciences. Caterpillars were reared individually at a constant temperature (26...27 °C) and humidity (about 60 %) on the artificial diet (AD) [9]. There was a parallel treatment of the experiment on the same AD with addition of FeSO₄*7H₂O (150 mg per 500 g of the diet), which is an activator of free-radical processes [10]. All imago samples were divided into three «subsamples», depending on the time of moths' hatching («early», «typical» and «late»). The quantitative analysis of wing shape variability was performed using the geometric morpho-metrics approach.

Results and discussion. Caterpillars developed significantly longer on the control AD and had more instars than caterpillars reared on the AD with the addition of iron ions. Caterpillars fed with the AD were significantly smaller than caterpillars developed on the AD + FeSO₄*7H₂O and, consequently, had lower pupal weight, fecundity and wing size. According to the literature and the results of our experiments, protandry was caused by the reduced number of instars and shorter duration of larva phase of males compared to females. Duration of the pupal stage was the same for the both sexes and varied from 10 to 12 days. The obtained results are in a good agreement with the hypothesis suggesting that protandry is adaptive as a reproductive strategy of males in terms of mating competition [3]. Our data demonstrate that the first emerging gypsy moth males have an opportunity to mate with larger and more fertile females and therefore to have an advantage over males which emerge later. There were also differences in forewing shape among females reared on different diets (AD vs AD + FeSO₄*7H₂O).

Conclusions. In contrast to some physiological and associated morphological traits (such as pupal weight, fecundity and wing size), the wing shape is a conservative trait and does not depend on adults' hatching time. Apparently, the wing shape of the gypsy moth is not directly related to protandry as a reproductive strategy of the species.