На правах рукописи

Ослина Татьяна Сергеевна

АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КРЫЛЬЕВ БЕЛЯНОК (LEPIDOPTERA: PIERIDAE: PIERINI) УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

03.02.04 – зоология

03.02.08 – экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2015

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

Научные руководители	доктор биологических наук, профессор **Васильев Алексей Геннадьевич** кандидат биологических наук **Захарова Елена Юрьевна**
Официальные оппоненты:	**Беньковская Галина Васильевна**, доктор биологических наук, доцент, Институт биохимии и генетики Уфимского НЦ РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории физиологической генетики **Татаринов Андрей Геннадьевич,** кандидат биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ведущий научный сотрудник отдела экологии животных
Ведущая организация	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных СО РАН

Защита состоится «20» апреля 2015 г. в 10-00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, http://ipae.uran.ru/.

Автореферат разослан «11» февраля 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук Золотарева Наталья Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Взаимосвязь экологической структуры и изменчивости природных популяций животных – одна из важнейших, актуальных и до конца не решенных проблем эволюционной экологии (Шварц, 1969; Чернов, 2008; Evolutionary ecology …, 2001; Identification of 100 fundamental …, 2013). Необходимость изучения эволюционно-экологических механизмов формирования адаптаций живых организмов обусловлена потребностью в прогнозировании поведения экосистем в связи с глобальными климатическими изменениями, а также необходимостью рационального регулирования антропогенного воздействия на биоту (Васильев, Большаков, 1994; Жерихин, 2003; Васильев, Васильева, 2005; Чернов, 2008; Мусолин, Саулич, 2012). Исследования географической изменчивости имеют существенное значение для решения основных вопросов эволюционной теории (Лукин, 1940; Шварц, 1963; Тимофеев-Ресовский и др., 1965; Майр, 1974; Попов, 1998; Чернов, 2008; Васильев, Васильева, 2009). Изучение сезонной изменчивости находится в тесной связи с проблемой фенотипической пластичности, которой в последнее время отводится роль одного из основных механизмов приспособления к меняющимся условиям среды (Шмальгаузен, 1968, 1982; Hall, 2003; Pigliucci, 2001; West-Eberhard, 2003; The role of developmental ..., 2011; Nijhout, German, 2012).

Морфологическая изменчивость насекомых, как правило, тесно взаимосвязана с различными характеристиками жизненного цикла (Саулич, Волкович, 2004; Gotthard, 2000; Asymmetric life-history …, 2011; Kivela et al., 2013; Nylin, 2013), который рассматривается как важнейшая экологическая адаптация организма в рамках теории жизненных циклов (life history theory) (Будилова, Терехин, 2010; Roff, 1992; Stearns,1992; Roff, Fairbairn, 2007; The predictive adaptive …, 2013; Eco-evolutionary dynamics …, 2014). Крыловой рисунок чешуекрылых представляет особый интерес для эволюционно-экологических исследований, поскольку сочетает в себе относительную простоту структуры и необычайный размах морфологической изменчивости. Кроме того, для чешуекрылых характерна значительная пластичность жизненных циклов (Шванвич, 1945, 1949; Nijhout, 1985; Kingsolver, Wiernasz, 1990; Watt, Boggs, 2003; Giraldo, Stavenga, 2006; Morehouse, Rutowski, 2010). Уральский регион – удобная модельная территория для исследований географической изменчивости чешуекрылых, поскольку пересекает несколько природных зон от тундры до южных опустыненных степей. Это позволяет проводить анализ морфологической изменчивости животных в контрастных условиях обитания на значительной части ареала.

Объектами исследования для диссертационной работы послужили пять видов белянок: *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758), *P. rapae* (Linnaeus, 1758), *P. napi* (Linnaeus,

1758), *Pontia edusa* (Fabricius, 1777), *P. chloridice* (Hübner, [1813]) (Lepidoptera: Pieridae: Pierini), близких в систематическом и экологическом отношениях.

Цель исследования: провести сравнительный анализ изменчивости размеров крыльев и элементов крылового рисунка белянок (Lepidoptera: Pieridae: Pierini) Уральского региона.

В соответствии с целью были поставлены следующие **задачи**:

1. Проанализировать структуру корреляций элементов крылового рисунка белянок *Pieris rapae, P. brassicae, P. napi, Pontia edusa* и *P. chloridice*.

2. Изучить сезонную изменчивость размеров крыльев и элементов крылового рисунка белянок на Среднем и Южном Урале.

3. Изучить географическую изменчивость размеров крыльев и элементов крылового рисунка белянок с учетом вольтинности в широтном градиенте Урала.

4. Сопоставить проявление разных форм изменчивости (половая, сезонная, географическая, хронографическая) у изучаемых видов белянок по размеру крыла и комплексу элементов крылового рисунка.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Структура корреляций размеров крыла и элементов крылового рисунка белянок родов *Pieris* и *Pontia* видоспецифична и относительно стабильна, при этом уровень взаимосвязей в неблагоприятных условиях обитания повышается. Тесные связи внутри групп элементов крылового рисунка косвенно свидетельствуют о сходном механизме их формирования в онтогенезе или об общей функции (криптической или терморегуляционной).

2. Морфологическая изменчивость крыльев белянок связана с параметрами жизненного цикла. Закономерности географической изменчивости крыльев имаго разных генераций в Уральском регионе различны. Размеры крыльев имаго диапаузирующей генерации *Pieris rapae, P. napi* и *Pontia edusa* меньше в тех частях ареала, где развивается большее количество генераций в течение теплого сезона.

Научная новизна. Впервые использован количественный подход к изучению морфологической изменчивости крылового рисунка в природных популяциях белянок Уральского региона. Разработана оригинальная схема промеров крылового рисунка белянок на основе прототипа рисунка чешуекрылых Б.Н. Шванвича (Schwanwitsch, 1924). В структуре корреляций размеров крыла и элементов крылового рисунка белянок родов *Pieris* и *Pontia* выявлены функциональные группы признаков, связанные с криптической окраской и терморегуляцией, а также группа признаков, формирующихся в онтогенезе на сходной для всех видов морфогенетиче-

ской основе. По результатам проведенного ГИС-анализа территории Уральского региона для *Pieris napi* и *P. rapae* выделены области, где наблюдается разное количество генераций за теплый сезон. Впервые проанализирована географическая изменчивость размеров и крылового рисунка белянок с учетом вольтинности. Установлен клинальный характер географической изменчивости морфологических признаков крыльев *Pieris napi* и *Pontia edusa* в Уральском регионе.

Теоретическая и практическая значимость. Проведенный анализ взаимосвязи морфологической изменчивости и характеристик жизненных циклов белянок расширяет существующие теоретические представления в области эволюционной экологии чешуекрылых. Полученные результаты дополняют имеющиеся сведения о биологии и экологии белянок, являющихся вредителями овощных культур, в Уральском регионе и могут быть использованы для прогнозирования и мониторинга их популяций в условиях изменения климата и антропогенной нагрузки на биоту. Научные результаты работы используются при чтении курсов «Зоология беспозвоночных», «Экология животных» студентам департамента «Биологический факультет» Института естественных наук Уральского федерального университета.

Степень достоверности и апробация работы. Анализ значительного материала по модельным видам чешуекрылых (2368 экземпляров пяти видов белянок), собранного в 6 природных зонах и 15 подзонах Уральского региона (41 точка сбора), применение количественного подхода к изучению изменчивости признаков и современных статистических методов обеспечивают достоверность полученных в диссертационной работе результатов и сформулированных на их основе положений и выводов.

Результаты диссертационной работы представлены на 8 конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014); VIII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока «Энтомологические исследования в Северной Азии» (Новосибирск, 2010), XIV Съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012), Конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2013).

Работа выполнена при поддержке грантов Президента РФ по поддержке ведущих научных школ НШ-3260.2010.4, НШ-53.25.2012.4, НШ-2840.2014.4, проекта Президиума УрО РАН для молодых ученых и аспирантов №13-4-НП-412, программы Президиума РАН «Живая природа» (проект 12-П-4-1048).

Личный вклад автора. Автором во время полевых работ лично собрано около 70% коллекционного материала, положенного в основу диссертационных исследований. Автором полностью самостоятельно выполнена камеральная и статистическая обработка данных, проанализированы и обобщены полученные результаты.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 18 работ, включая 2 статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура диссертационной работы. Рукопись состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 234 страницах машинописного текста, содержит 69 таблиц, в том числе в приложениях 50, и 36 рисунков. Список литературы состоит из 319 работ, в том числе 178 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность д.б.н., профессору А.Г. Васильеву, к.б.н. Е.Ю. Захаровой за научное руководство, поддержку и конструктивные советы, д.б.н. И.А. Васильевой и к.б.н. А.О. Шкурихину за обсуждение результатов и критические замечания. Автор сердечно благодарит к.б.н. И.А. Кузнецову, к.б.н. М.В. Чибиряка, к.б.н. Ю.А. Давыдову, администрацию и научных сотрудников Висимского государственного природного биосферного заповедника, администрацию и инспекторов Государственного природного заповедника «Оренбургский» – за помощь в организации полевых работ, к.б.н. А.В. Иванова – за помощь в переводе немецких литературных источников и предоставленные сборы белянок, П.Ю. Горбунова за помощь в определении и сборе материала, к.б.н. А.Г. Татаринова, к.б.н. О.И. Кулакову, к.б.н. Т.К. Туневу, к.б.н. Е.М. Андрееву, П.В. Рудоискателя, К.И. Фадеева, П.Д. Жердеву, А.В. Николаенкову, Д.С. Сайдмагомедову, И.П. Новоселову за любезно предоставленный материал, к.б.н. Н.В. Золотареву за помощь в составлении ботанико-географической характеристики района исследования, а также всем сотрудникам лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН за ценные советы и поддержку.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Кратко рассмотрены история изучения и современные представления о явлении модификационной изменчивости (фенотипической пластичности). Подробно изложены сведения, касающиеся механизмов формирования крылового рисунка чешуекрылых и гомологии элементов рисунка по Б.Н. Шванвичу и Х.Ф. Ничауту (Шванвич, 1949, 1956; Schwanwitsch, 1924, 1956; Nijhout, 1985, 1991). Сделан обзор

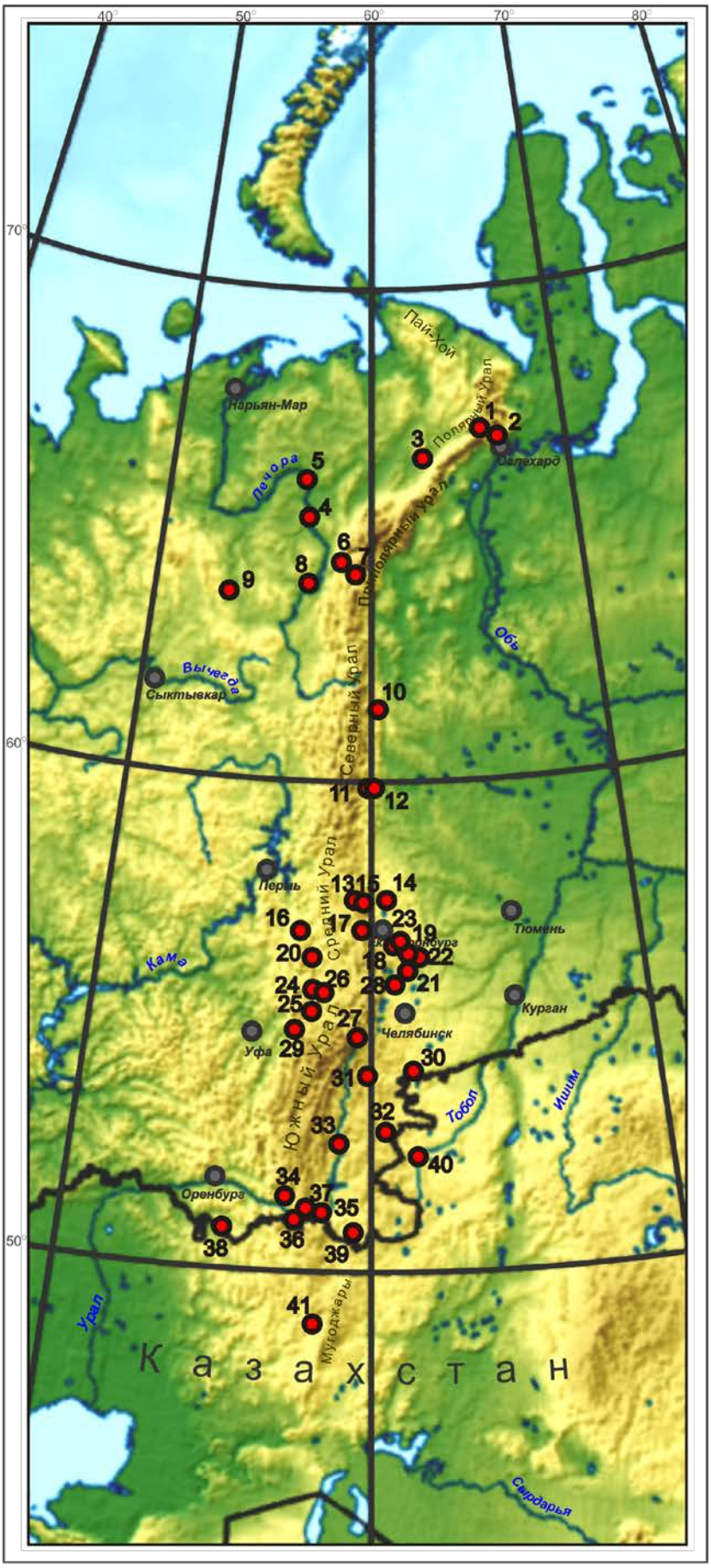
научной литературы о механизмах регуляции роста насекомых, а также экофизиологических и экогеографических правилах, касающихся размеров тела пойкилотермных животных. Подробно рассмотрены механизмы регуляции полифенизма белянок и роль меланиновых элементов крылового рисунка в терморегуляции. Описана модель взаимосвязи крылового рисунка и терморегуляции белянок, предложенная Дж. Кингсолвером (Kingsolver, 1985).

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изложены сведения по экологии и распространению белянок *Pieris brassicae*, *P. rapae*, *P. napi*, *Pontia edusa*, *P. chloridice* в Уральском регионе. Для изучения морфологической изменчивости крыльев использовали выборки, собранные в различных областях Уральского региона с 1995 по 2013 гг. Часть материала собрана автором лично, некоторые выборки любезно предоставлены коллегами. Общий объем изученного материала составляет 2368 особей пяти видов из 41 географической точки (Рисунок 1). В главе приведены координаты, климатические показатели и ботанико-географические описания всех точек сбора материала. В трех географических точках отлавливали имаго *Pieris rapae*, *P. napi* и *Pontia edusa* всех генераций в течение одного сезона лёта. Две точки сбора расположены в Свердловской области: биостанция УрФУ в окрестностях д. Фомино Сысертского района (№ 18) и полевой стационар ИЭРиЖ УрО РАН в д. Хомутовка Первоуральского ГО (№ 17), третья – в п. Метлино Каслинского района Челябинской области (№ 28).

Крылья бабочек оцифровывали с вентральной и дорзальной сторон при помощи фотоаппарата Canon Eos 450D с макрообъективом Canon EF 100 mm f/2.8L Macro IS USM. Высота и угол наклона фотоаппарата были фиксированы с помощью штатива. Коллекция бабочек, а также массив электронных изображений крыльев хранятся в лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН. По электронным изображениям проводили измерения площадей крыльев и элементов крылового рисунка в программе ImageJ 1.48v. Все измерения проводили на левом переднем и левом заднем крыльях по схемам (Рисунок 2), разработанным автором (Ослина и др., 2008; Ослина, Шкурихин, 2011, 2012а) на основе прототипа рисунка Pieridae, предложенного Б.Н. Шванвичем (1956).

Все необходимые расчеты выполняли в программе PAST 2.17c, пакете программ Statistica 8.0, а также в программе Microsoft Office Excel 2003 с применением макросного программирования.



Точка сбора:

1 – ст. Красный Камень
2 – г. Лабытнанги
3 – оз. Пагаты
4 – п. Щельяюр
5 – с. Усть-Уса
6 – р. Малый Паток
7 – р. Верхний Щугер
8 – г. Вуктыл
9 – г. Ухта
10 – п. Бурмантово
11 – г. Карпинск
12 – г. Краснотурьинск
13 – д. Большие Галашки
14 – с. Киприно
15 – Висимский заповедник
16 – с. Нижнеиргинское
17 – д. Хомутовка
18 – д. Фомино
19 – п. Первомайский
20 – с. Средний Бугалыш
21 – оз. Тыгиш
22 – с. Барабановское
23 – с. Логиново
24 – д. Нижнее Тукбаево
25 – с. Ахуново
26 – д. Юсупово
27 – хр. Нурали
28 – п. Метлино
29 – д. Сухая Атя
30 – ПП «Золотая сопка»
31 – п. Сухтелинский
32 – с. Елизаветопольское
33 – гора Чека
34 – г. Кувандык
35 – г. Орск
36 – Оренбургский заповедник, уч. «Айтуарская степь»
37 – д. Ижберда
38 – р. Малая Хобда
39 – п. Домбаровский
40 – р. Тобол
41 – р. Эмба

Рисунок 1 – Карта-схема района исследований и точки сбора материала

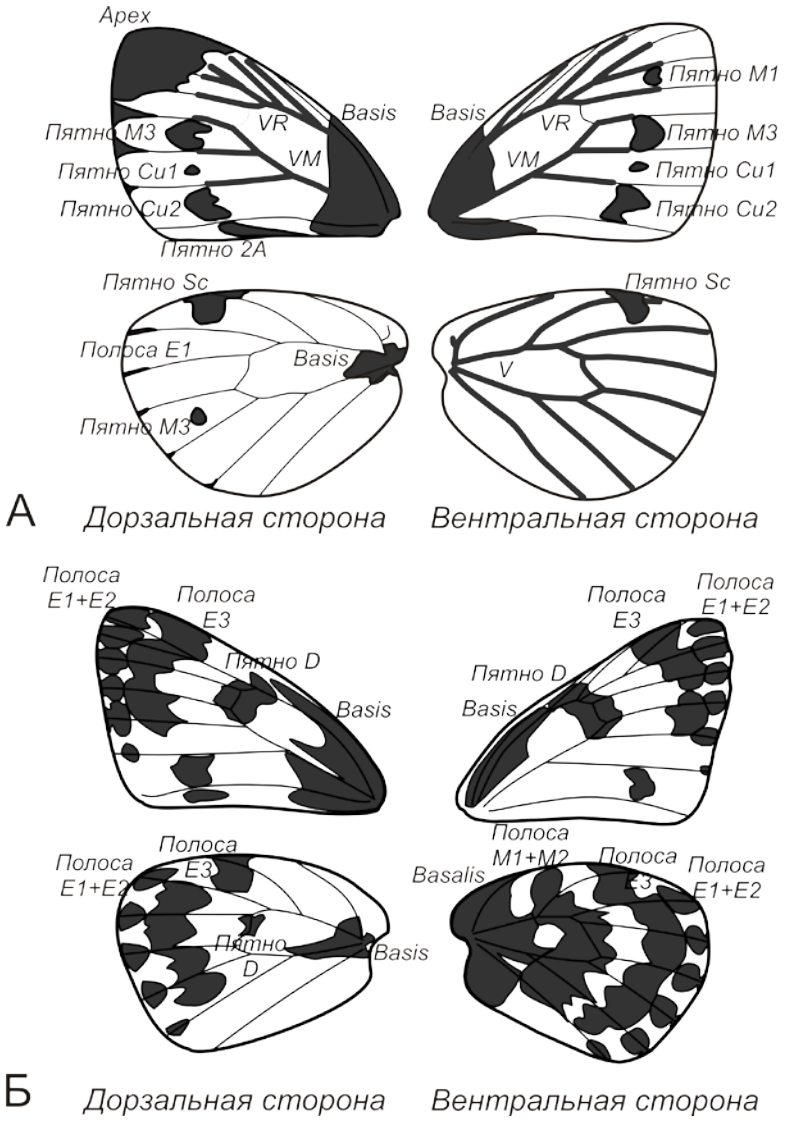


Рисунок 2 - Схема измерения площадей элементов крылового рисунка белянок родов *Pieris* (А) и *Pontia* (Б)

Глава 3. АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ КРЫЛОВОГО РИСУНКА БЕЛЯНОК РОДОВ *PIERIS* И *PONTIA* В УРАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ

3.1 Структура крылового рисунка видов рода *Pieris*

С целью изучения взаимосвязей изучаемых признаков между собой были рассчитаны корреляционные матрицы на основе коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (*R*), а также частные коэффициенты корреляции. Для сравнения корреляционных матриц был применен метод, предложенный Н.С. Ростовой (2000).

Структура корреляций элементов крылового рисунка и площадей крыльев у *Pieris brassicae, P. rapae* и *P. napi* в целом сходна. Для всех трех видов характерны сильные корреляции между пятнами полосы E3 (Шванвич, 1956) и апикальным затемнением (Apex) с одной стороны и площадью крыльев с другой (Рисунок 3). Закладка данных элементов связана с экспрессией гомеотического гена *spalt*, которая активируется градиентом трансформирующего ростового фактора бета (TGF-β), возникающим на краю крыла в конце личиночной стадии (Comparative insights into

…, 2006; Stoer et al., 2013). Площадь затемнения базальной области дорзальной стороны переднего крыла, а также венозных элементов рисунка формируются независимо от экспрессии *spalt* (Stoer et al., 2013), поэтому отсутствуют тесные взаимосвязи между этими признаками и *spalt*-зависимыми элементами крылового рисунка (пятнами полосы E3 и апикальным затемнением (Apex)).

Анализ структуры обнаруженных корреляций элементов крылового рисунка позволяет предположить, что пятно 2A на дорзальной стороне переднего крыла самок изучаемых видов относится к третьей краевой полосе, а не к продольной пигментации, как считал Б.Н. Шванвич (1956).

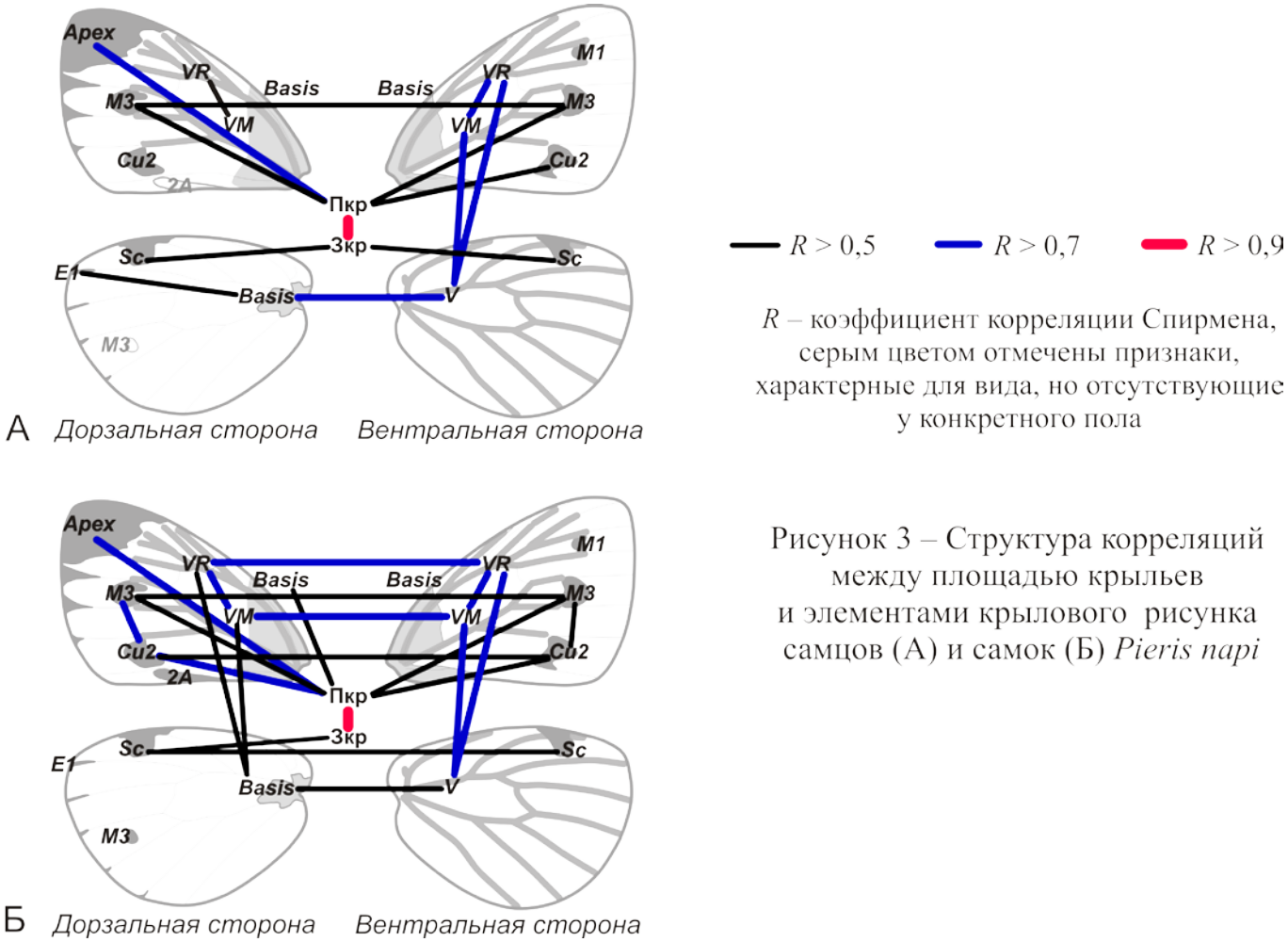


Рисунок 3 – Структура корреляций между площадью крыльев и элементами крылового рисунка самцов (А) и самок (Б) *Pieris napi*

3.2 Структура крылового рисунка видов рода *Pontia*

У *Pontia edusa* и *P. chloridice* обнаружены тесные взаимосвязи площади крыла и элементов рисунка на вентральной стороне крыльев (Рисунок 4). Кроме того, для элементов рисунка на вентральной стороне заднего крыла характерны высокие коэффициенты детерминации. На наш взгляд, стабильные связи данных элементов рисунка объясняются тем, что рисунок вентральной стороны крыльев у данных видов является частью криптомы (Шванвич, 1949, 1956). Криптическая окраска находится

под прямым действием отбора, поэтому необходимы прочные связи между элементами рисунка, участвующими в ее формировании. Нарушение согласованности элементов криптомы приводит к разрушению криптического эффекта и, как следствие, повышению вероятности гибели особи.

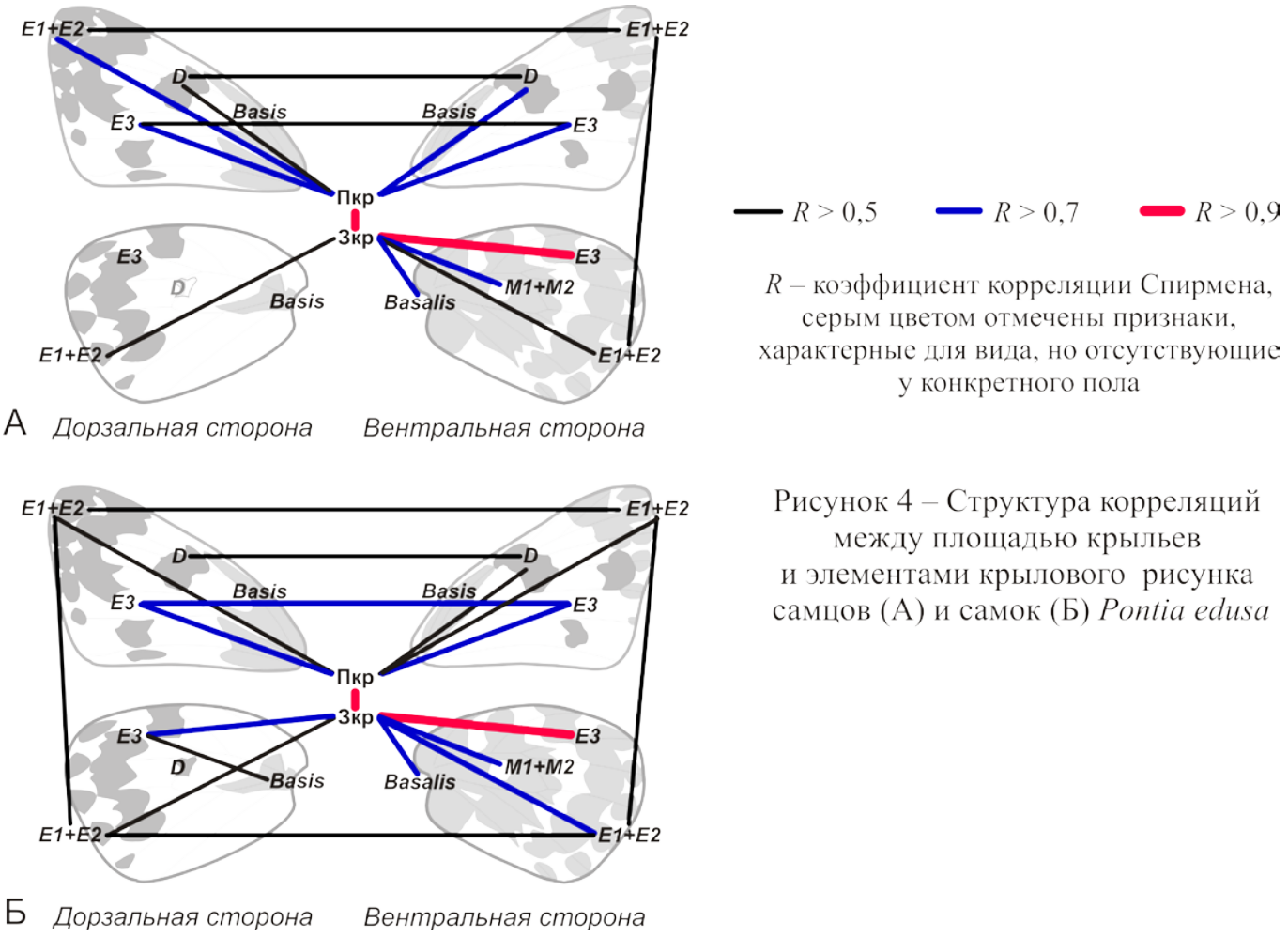


Рисунок 4 – Структура корреляций между площадью крыльев и элементами крылового рисунка самцов (А) и самок (Б) *Pontia edusa*

Тесные взаимосвязи между краевыми полосами E1+E2, E3 и площадью крыльев обнаружены у обоих видов *Pontia*. Возможно, механизм формирования этих полос у *Pontia* и *Pieris* сходен и связан с экспрессией гомеотического гена *spalt* (Stoer et al., 2013). В таком случае, обнаруженные корреляции между полосами E1+E2 и E3 отражают их общую морфогенетическую основу.

Глава 4. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРОВ КРЫЛА БЕЛЯНОК УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

4.1 Анализ вольтинности изучаемых видов белянок в Уральском регионе

Анализ вольтинности *Pieris brassicae*, *Pontia edusa* и *P. chloridice* в исследуемой части ареала проведен по литературным данным и собственным наблюдениям. Расчет количества генераций *Pieris rapae* и *P. napi* за сезон в конкретном локалитете

проводился с помощью ГИС-анализа территории Уральского региона (Агроэкологический атлас …, 2000).

4.2 Анализ полового диморфизма размеров крыла изучаемых видов белянок в Уральском регионе

Половой диморфизм размеров крыла оценивали по площади переднего крыла самцов и самок пяти видов белянок с помощью критерия Манна-Уитни. Различия по размерам крыла обнаружены только у *Pieris brassicae* и *Pontia edusa*, у данных видов самки значимо крупнее самцов. Для остальных изучаемых видов половой диморфизм размеров не характерен. Поэтому для анализа сезонной и географической изменчивости *Pieris napi*, *P. rapae* и *Pontia chloridice* использовали объединенные выборки самцов и самок. Изучение сезонной и географической изменчивости *Pieris brassicae* и *Pontia edusa* проводили для каждого пола в отдельности.

4.3 Анализ сезонной изменчивости размеров крыла *Pieris napi, P. rapae* и *Pontia edusa*

Статистическую значимость сезонных различий площади крыльев изучаемых видов оценили с помощью одномерного дисперсионного анализа (ANOVA). Установлено сходное направление сезонной изменчивости *Pieris rapae*, *P. napi* и *Pontia edusa* (Рисунок 5). Имаго летней генерации характеризуются наибольшей площадью крыла, поскольку их развитие протекает в благоприятных условиях растущего светового дня и достаточно высоких температур. В то же время из-за модифицирующего влияния погодных условий конкретного года величина площади крыла у данной генерации подвержена значительным изменениям, и в неблагоприятные годы может не превышать таковую у осенней генерации.

4.4 Анализ географической изменчивости размеров изучаемых видов белянок в Уральском регионе

Для анализа географической изменчивости площади крыла *Pieris rapae*, *P. napi* и *Pontia edusa* выборки данных видов были сгруппированы в соответствии с их вольтинностью в точках сбора. Значимость географических различий площади крыльев изучаемых видов оценили с помощью одномерного дисперсионного анализа (ANOVA).

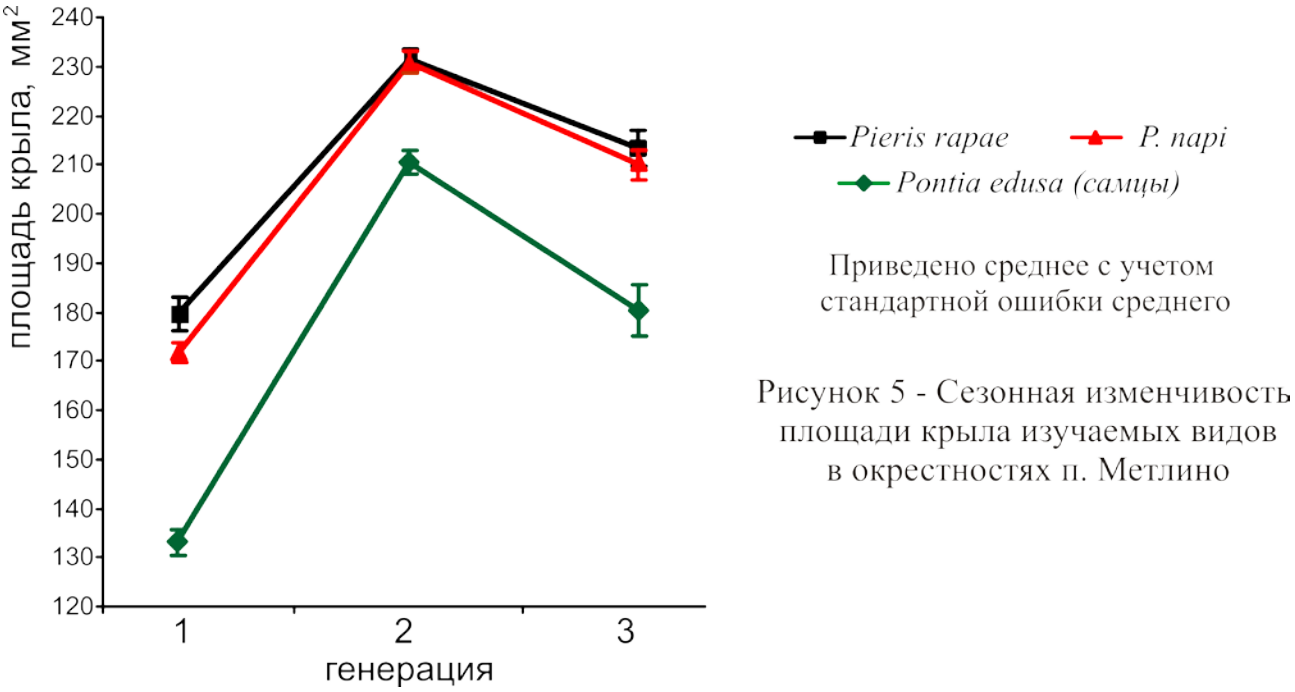
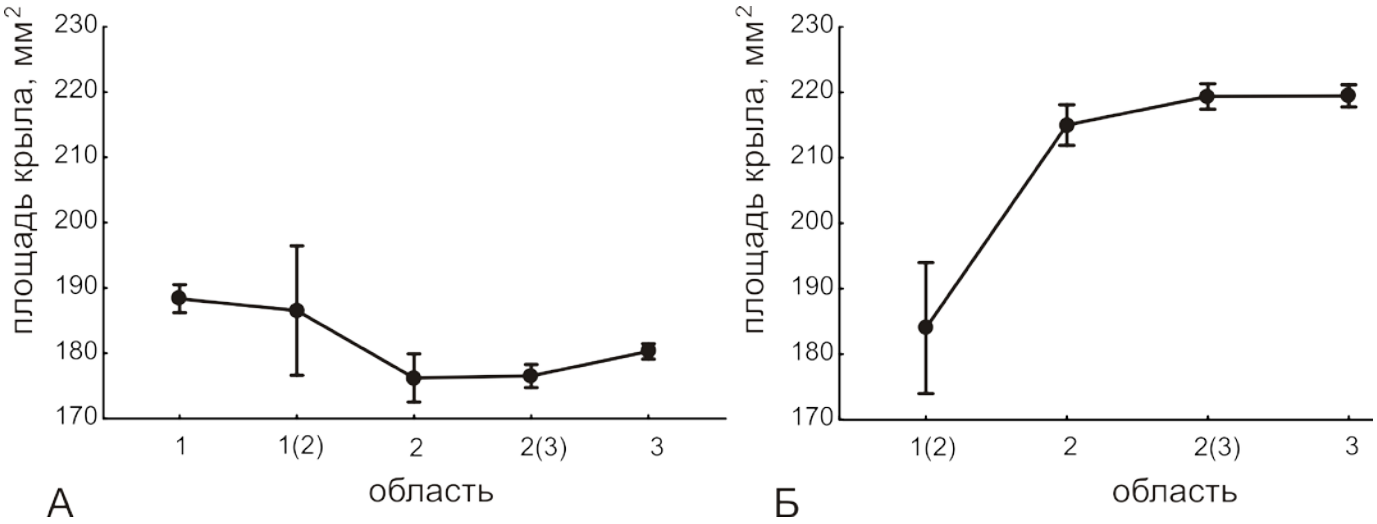


Рисунок 5 - Сезонная изменчивость площади крыла изучаемых видов в окрестностях п. Метлино

Для *Pieris brassicae* и *Pontia chloridice* географическая изменчивость размеров крыла в Уральском регионе не характерна, у *Pieris rapae*, *P. napi* и *Pontia edusa* размеры крыла варьируют, причем направление их географической изменчивости сходно. В изменчивости диапаузирующей генерации данных видов прослеживается определенная закономерность: чем большее количество генераций развивается в течение теплого сезона в конкретном местообитании, тем мельче имаго первой генерации. У недиапаузирующих генераций белянок направленность географической изменчивости размеров крыла не выявлена. Исключение составляют имаго факультативной второй генерации *Pieris napi*, размеры которых значимо меньше, чем у имаго облигатной второй генерации (Рисунок 6).



По оси абсцисс указаны области с разным числом генераций за сезон (1–3)

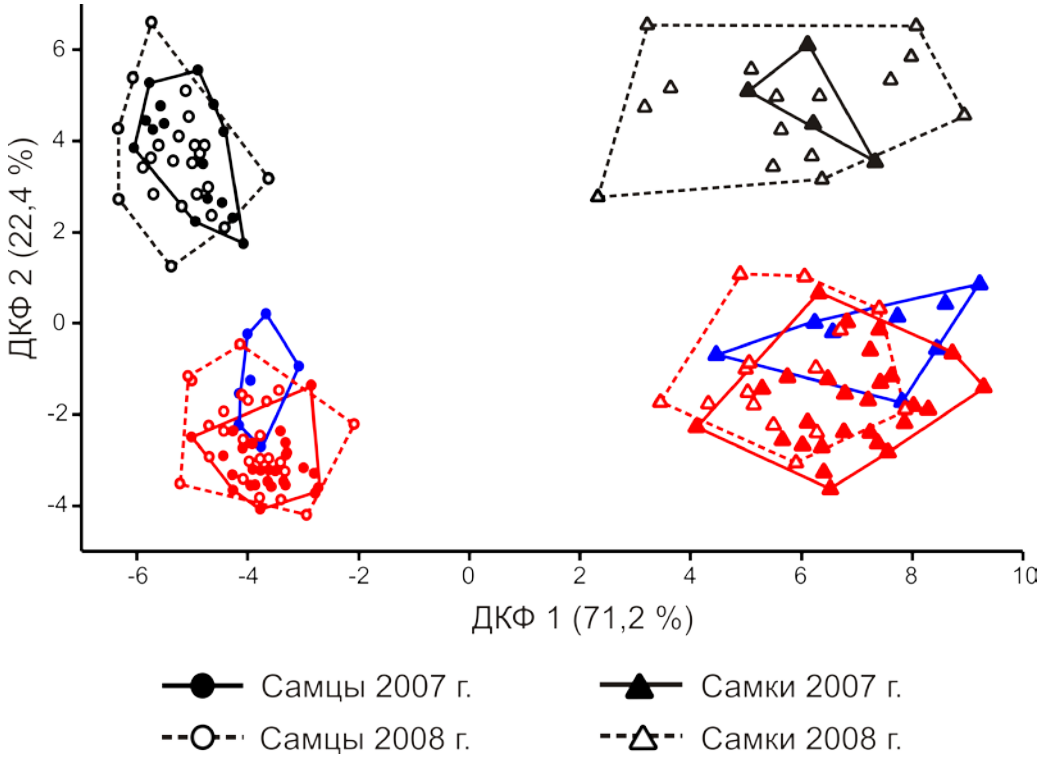
Рисунок 6 – Географическая изменчивость размеров крыла первой (А) и второй (Б) генераций имаго *Pieris napi*

Глава 5. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ КРЫЛОВОГО РИСУНКА БЕЛЯНОК УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Для анализа различий между сезонными генерациями, а также географическими популяциями изучаемых видов по комплексу элементов крылового рисунка проводили ординацию выборок средствами канонического анализа. Значимость различий между выборками оценивали с помощью многомерного дисперсионного анализа (MANOVA).

5.1 Сезонная изменчивость крылового рисунка изучаемых видов

Сезонную изменчивость крылового рисунка изучали у трех видов белянок: *Pieris rapae*, *P. napi* и *Pontia edusa*. Для этого использовали выборки, собранные в д. Хомутовка, д. Фомино и п. Метлино. Во всех случаях значимые различия были выявлены между диапаузирующим и недиапаузирующими поколениями. Несмотря на выявленные у *Pieris napi* различия по размерам крыла между выборками разных лет, межгодовых различий по комплексу элементов крылового рисунка не обнаружено (Рисунок 7).



Черным цветом показаны особи первой генерации, красным – второй, синим – третьей

Рисунок 7 – Результаты канонического анализа сезонной изменчивости площадей элементов крылового рисунка самцов и самок *Pieris napi* из д. Фомино 2007-2008 гг.

Сезонная изменчивость у разных видов обусловлена разными элементами рисунка, однако для всех видов характерен значительный вклад в сезонные различия затемнения базальной области (Basis) дорзальной стороны заднего крыла. Данный элемент играет важную роль в терморегуляции всех изучаемых видов белянок, поскольку способствует более эффективному поглощению солнечного тепла при обогреве (Watt, 1968).

Сезонная изменчивость базальных элементов рисунка согласуется с моделью Кингсолвера (Kingsolver, 1985) у трех изученных видов белянок, а медиальных и дистальных элементов – только у *Pieris rapae*. Для *P. napi* и *Pontia edusa* характерна однонаправленная сезонная изменчивость всех элементов рисунка, что не соответствует модели. Это позволяет заключить, что значение медиальных и дистальных элементов для терморегуляции невелико, а их сезонная изменчивость определяется, по-видимому, генетическими корреляциями с базальными элементами, которые имеют существенное значение для терморегуляции.

5.2 Географическая изменчивость крылового рисунка белянок

С целью изучения географической изменчивости крылового рисунка белянок выборки из разных точек сбора были сгруппированы по географическим областям, выделенным в соответствии с вольтинностью.

Размах географической изменчивости, как правило, меньше, чем сезонной. Различия между выборками из разных географических областей обусловлены как важными для терморегуляции признаками, так и относительно нейтральными. Клинальный характер изменчивости крылового рисунка в широтном градиенте прослеживается только у *Pieris napi* (Рисунок 8) и самцов первой генерации *Pontia edusa*. В остальных случаях определенную направленность географической изменчивости крылового рисунка проследить трудно. Структура корреляций элементов крылового рисунка весьма стабильна, как в течение сезона, так и в пределах Уральского региона. Уровень связей между элементами крылового рисунка имеет тенденцию возрастать в северных районах Урала, что можно рассматривать как реакцию на неблагоприятные условия обитания.

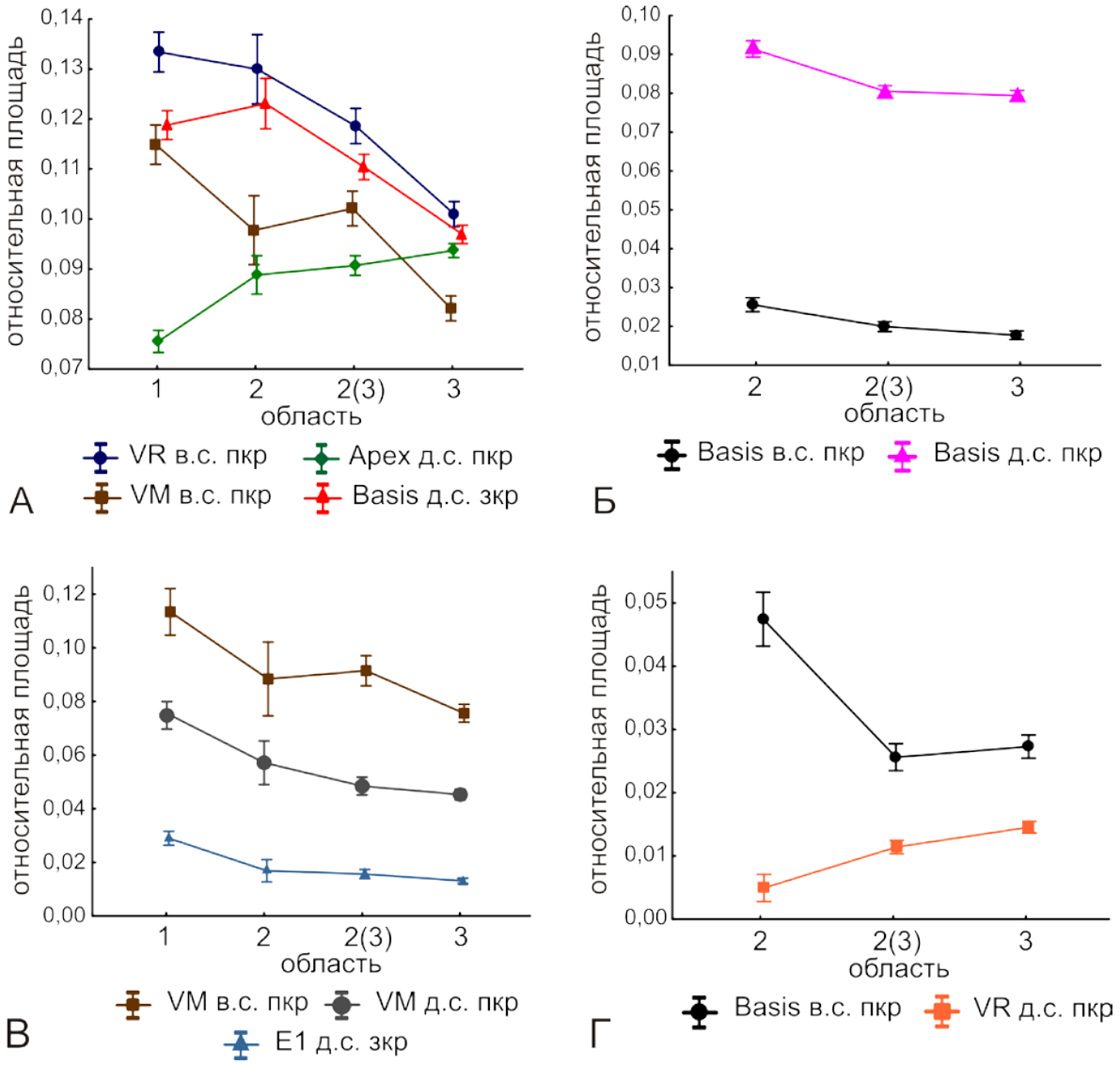


Рисунок 8 – Географическая изменчивость некоторых элементов крылового рисунка имаго *Pieris napi* самцов первой и второй генераций (А, Б), а также самок первой и второй (В, Г) генераций в Уральском регионе

ВЫВОДЫ

1. Сравнительный корреляционный анализ изменчивости крылового рисунка белянок *Pieris* и *Pontia* Уральского региона выявил у каждого из изученных видов специфичную структуру корреляций элементов рисунка. При этом обнаружена общая группа признаков с высокой степенью интеграции (элементы краевых полос E1+E2 и E3), формирующаяся в онтогенезе на сходной для всех видов морфогенетической основе.

2. Установлено, что интеграция элементов в структуре крылового рисунка белянок имеет не только морфогенетическую, но и функциональную основу. У *Pieris napi* сильно коррелируют между собой элементы крылового рисунка, существенные при терморегуляции (венозные элементы и базальное затемнение дорзальной сторо-

ны заднего крыла), а у *Pontia edusa* и *P. chloridice* – компоненты криптической окраски (элементы рисунка вентральной стороны заднего крыла и полосы E1+E2, E3 вентральной стороны переднего крыла).

3. У изученных поливольтинных видов белянок *Pieris rapae*, *P. napi* и *Pontia edusa* обнаружена значительная сезонная изменчивость размеров, которая по степени может превышать географическую в пределах Уральского региона. В связи с этим для сравнения размеров имаго из разных местообитаний необходимо использовать выборки, принадлежащие соответствующей сезонной генерации.

4. Показано, что у разных генераций *Pieris rapae*, *P. napi* и *Pontia edusa* закономерности географической изменчивости размеров крыла различны. Имаго диапаузирующей генерации мельче в тех частях ареала, где развивается большее количество генераций в течение теплого сезона. При этом зависимость географической изменчивости размеров крыла имаго недиапаузирующих генераций белянок от вольтинности не выявлена.

5. Сезонная изменчивость крылового рисунка *Pieris rapae*, *P. napi* и *Pontia edusa* носит однонаправленный и адаптивный характер: в зависимости от температурных условий лёта генерации имаго (весна, лето, осень) изменяется степень развития базального затемнения дорзальной стороны заднего крыла, что имеет существенное значение для терморегуляции.

6. Установлено, что размах географической изменчивости крылового рисунка *Pieris rapae*, *P. napi*, *Pontia edusa* в Уральском регионе меньше, чем сезонной. У *Pieris napi* и самцов первой генерации *Pontia edusa* географическая изменчивость носит клинальный характер и связана как с важными для терморегуляции признаками, так и с относительно нейтральными.

7. Структура корреляций элементов крылового рисунка белянок устойчива и мало отличается у имаго разных сезонных генераций и популяций разных географических областей Уральского региона. Уровень связей между элементами крылового рисунка имеет тенденцию возрастать в северных районах исследуемого региона, что можно рассматривать как реакцию на неблагоприятные условия обитания.

8. Выявленные закономерности сезонной и географической изменчивости крылового рисунка изученных видов в Уральском регионе не в полной мере соответствует модели Кингсолвера, описывающей роль крылового рисунка в терморегуляции белянок.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из перечня научных изданий, рекомендованных ВАК РФ

1. Шкурихин, А.О. Протандрия моно- и поливольтинных видов белянок и бархатниц (Lepidoptera: Pieridae, Satyridae) в условиях южноуральской лесостепи / А.О. Шкурихин, **Т.С. Ослина**, Е.Ю. Захарова // Вестник ТГУ. Биология. – 2011. – №4 (16). – С.80–91.

2. Ослина, Т.С. Изменчивость площади крыла *Pieris napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в широтном градиенте Урала / Т.С. Ослина // Известия Самарского НЦ РАН. – 2014. – Т. 16, № 1 (4). – С. 1169–1172.

Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях

3. Шкурихин, А.О. Анализ изменчивости размеров и формы крыльев *Pieris napi* L. и *P. rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Среднем и Южном Урале / А.О. Шкурихин, **Т.С. Ослина**, Е.Ю. Захарова //Экология: от Арктики до Антарктики: материалы конф. молодых ученых, 16 – 20 апреля 2007 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Академкнига, 2007. – С. 368–372.

4. Шкурихин, А.О. Изменчивость формы крыльев огородных белянок *Pieris napi* L. и *P. rapae* L. и ее связь с меланиновыми элементами рисунка / А.О. Шкурихин, **Т.С. Ослина**, А.Г. Васильев // Биосфера Земли: прошлое, настоящее, будущее: материалы конференции молодых ученых, 21 – 25 апреля 2008 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Гощицкий, 2008. – С. 298–309.

5. **Ослина, Т.С.** Дискретная и непрерывная изменчивость меланиновых элементов крылового рисунка *Pieris napi* и *P. rapae* (Lepidoptera: Pieridae) / **Т.С. Ослина**, А.О. Шкурихин, Е.Ю. Захарова // Биосфера Земли: прошлое, настоящее, будущее: материалы конференции молодых ученых, 21 – 25 апреля 2008 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Гощицкий, 2008. – С. 181–190.

6. Шкурихин, А.О. 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** // Экология: назад в будущее: материалы конференции молодых ученых, 30 марта – 3 апреля 2009 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Гощицкий, 2009. – С. 266-275.

7. Шкурихин, А.О. Анализ морфологической гетерогенности *Pieris napi* (L.) (Lepidoptera: Pieridae) с Северного Кавказа / А.О. Шкурихин, **Т.С. Ослина** // Проблемы экологии: чтения памяти профессора М.М. Кожова. – Иркутск, 2010 г. – С. 268.

8. Шкурихин, А.О. Сезонная изменчивость параметров крыла и массы тела поливольтинной белянки *Pieris napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) / А.О. Шкурихин, **Т.С. Ослина** // Экология: от южных гор до северных морей: материалы конференции молодых ученых, 19 – 23 апреля 2010 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Гощицкий, 2010. – С. 213–219.

9. Шкурихин, А.О. Изменчивость формы крыла некоторых видов рода *Pieris* Schranck, 1801 (Lepidoptera, Pieridae) на Дальнем Востоке / А.О. Шкурихин, **Т.С. Ослина** // Сб. докладов VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 2010. – С. 252.

10. Шкурихин, А.О. Анализ полового диморфизма размеров и формы крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L., 1758 (Lepidoptera: Pieridae) Челябинской области / А.О. Шкурихин, **Т.С. Ослина** // Любищевские чтения 2011. Современные проблемы эволюции: сборник материалов международной конференции, 5 – 7 апреля 2011 г. – Ульяновск, 2011. – С. 463–467.

11. **Ослина, Т.С.** Сезонная изменчивость крылового рисунка некоторых видов белянок (Lepidoptera: Pieridae) в условиях лесостепной зоны Южного Урала / **Т.С. Ослина,** А.О. Шкурихин // Экология: сквозь время и расстояние: материалы конференции молодых ученых, 11 – 15 апреля 2011 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Гощицкий, 2011. – С. 143–152.

12. **Ослина, Т.С.** Экологические особенности белянок (Lepidoptera: Pieridae) в условиях лесостепного агроландшафта / **Т.С. Ослина,** А.О. Шкурихин // Экология: традиции и инновации: материалы конференции молодых ученых, 9 – 13 апреля 2012 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Гощицкий, 2012. – С. 96–105.

13. **Ослина, Т.С.** Сезонная изменчивость морфологических признаков *Pontia edusa* (Lepidoptera: Pieridae) в условиях южно-уральской лесостепи / **Т.С. Ослина,** А.О. Шкурихин // Степи северной Евразии: материалы шестого международного симпозиума и восьмой международной школы-семинара молодых ученых «Геоэкологические проблемы степных регионов». – Оренбург, 2012. – С. 536–540.

14. **Ослина, Т.С.** Структура и сезонная изменчивость крылового рисунка некоторых видов белянок (Lepidoptera: Pieridae) в условиях южно-уральской лесостепи / **Т.С. Ослина,** А.О. Шкурихин // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества. – Санкт-Петербург, 2012. – С. 330.

15. Шкурихин, А.О. Сезонная динамика морфологического разнообразия формы крыла некоторых синантропных видов семейства Pieridae (Lepidoptera) в Челябинской области / А.О. Шкурихин, **Т.С. Ослина** // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества. – Санкт-Петербург, 2012. – С. 485.

16. Шкурихин, А.О. Сравнительный анализ морфологической изменчивости крыльев диапаузирующей и недиапаузирующей генерации симпатрических видов белянок (Lepidoptera: Pieridae) на Южном Урале / А.О. Шкурихин, **Т.С. Ослина** // Экология: теория и практика: материалы всерос. конф. молодых ученых, 15 – 19 апреля 2013 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Гощицкий, 2013. – С. 119–129.

17. **Ослина, Т.С.** Сезонная и географическая изменчивость крылового рисунка белянки *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae) на Урале / **Т.С. Ослина** // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы: материалы всерос. конф. молодых ученых, 16 – 21 сентября 2013 г. – Улан-Удэ: изд-во БНЦ СО РАН, 2013. – С. 62–63.

18. **Ослина, Т.С.** Весенний аспект фауны бархатниц и белянок (Lepidoptera: Pieridae, Satyridae) Оренбургского государственного заповедника / **Т.С. Ослина**, А.О. Шкурихин, Е.Ю. Захарова // Успехи формирования и функционирования сети особо охраняемых природных территорий и изучение биологического разнообразия: материалы международной научно-практической конференции. – Костанай, 2014. – С. 162–164.

Подписано в печать 06.02.2015

Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»

Формат 60x84 1/16. Объем 1 авт.л.

Заказ № 88. Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии ИПЦ УрФУ

620000, г. Екатеринбург, ул. Тургенева, 4