На правах рукописи

ШКУРИХИН
Алексей Олегович

АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ И СЕЗОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ БЕЛЯНОК (LEPIDOPTERA: PIERIDAE)

03.02.08 – экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель доктор биологических наук, профессор
Васильев Алексей Геннадьевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, доцент
Беньковская Галина Васильевна

доктор биологических наук
Пономарев Василий Иванович

Ведущее учреждение: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН

Защита состоится «25» мая 2012 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу:
620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.
Факс: (343) 260-82-56.
E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «25» апреля 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук Золотарева Н.В. Золотарева

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Проблема соотношения популяционной динамики и адаптивных сезонных перестроек популяций и сообществ у видов животных, образующих в течение года несколько генераций, – одна из объединяющих и актуальных проблем популяционной экологии, синэкологии и эволюционной экологии (Шварц, 1969, 1980; Пианка, 1981; Чернов, 1983, 2008; Жерихин, 2003; West-Eberhard, 2003), однако, несмотря на очевидную важность, она пока еще недостаточно разработана. В последние годы широко обсуждается феномен сезонной фенотипической пластичности (West-Eberhard, 1989, 2005) и его роль как одного из важнейших механизмов популяционных и видовых эволюционно-экологических перестроек (de Jong, Crozier, 2003; Yeh, Price, 2004; Nylin et al., 2005; Suzuki, Nijhout, 2006). В этой связи изучение межгодовой и сезонной форм хронографической морфологической изменчивости (Яблоков, 1966, 1987; Шварц, 1980; Оленев, 2002; Васильев, 2005) у животных эфемеров, образующих в течение года несколько генераций, может способствовать пониманию эволюционно-экологических механизмов формирования популяционных, видовых и ценотических адаптаций к длительным негативным трендам изменений эколого-климатических и антропогенных условий (Жерихин, 2003; Васильев, 2009). Наибольшее число работ по изучению фенотипической пластичности и сезонной модификационной изменчивости выполнено на беспозвоночных животных, в том числе чешуекрылых (Davidowitz, Nijhout, 2005; Nylin et al., 2005). Еще в начале прошлого века были обнаружены различия в окраске и размерах весенней и летней генераций бабочек, которые рассматривались как проявление сезонной модификационной изменчивости (Филипченко, 1923), однако до настоящего времени сезонная изменчивость формы крыльев чешуекрылых количественными методами не изучалась. Развитие новых методов геометрической морфометрии (Rohlf, 1999; Павлинов, Микешина, 2002; Geometric morphometrics..., 2004; Klingenbeg, 2011), исключающих влияние размеров на изменчивость формы объектов, позволяют решить эту задачу. Поскольку данный подход на основе гомологичных цифровых меток позволяет провести анализ изменчивости таксономически близких видов, возникает возможность изучить сопряженную сезонную изменчивость и оценить морфоразнообразие (disparity) близких симпатрических видов. Необходимость параллельного изучения сезонных проявлений морфологической изменчивости у таксономически близких видов обусловлена крайне слабой разработанностью проблемы коэволюционных перестроек сообществ (Ehrlich, Raven, 1964; Джиллер, 1988; Чернов, 1996; 2005; Nylin, 2000; Pfennig, Murphy, 2002).

Цель исследования: Изучить закономерности популяционной динамики, межгодовой и сезонной морфологической изменчивости симпатрических видов чешуекрылых семейства Pieridae в лесостепной зоне Южного Урала методами популяционной экологии и геометрической морфометрии.

Задачи исследования:

1. Выявить особенности фенологии лёта и сезонный характер динамики относительного обилия имаго в популяциях симпатрических видов белянок на северной границе лесостепной зоны Южного Урала в Челябинской области.

2. Изучить сезонную изменчивость комплекса морфофизиологических признаков (массы отделов тела, размеров и площади крыльев) у изучаемых видов белянок.

3. Изучить межгодовую и сезонную изменчивость формы крыльев у модельных видов чешуекрылых.

4. Выявить степень сопряженности сезонных изменений формы крыльев у симпатрических видов в общем морфопространстве.

5. Оценить морфоразнообразие по форме крыльев у сравниваемых модельных видов белянок Южного Урала в разные сезоны, у самцов и самок, а также у видов-доминантов и субдоминантов.

Научная новизна и теоретическая значимость. Впервые использован количественный подход к изучению сезонной изменчивости природных популяций дневных чешуекрылых с использованием методов геометрической морфометрии. Показано, что протандрия у бабочек (Pieridae) отчетливо проявляется у моновольтинного вида – *Aporia crataegi* и у одного из изученных поливольтинных видов – *Colias hyale* с неперекрывающимися во времени генерациями. Установлен сопряженный характер сезонной изменчивости размеров и формы передних и задних крыльев у близких в таксономическом отношении поливольтинных видов *Pieris napi, P. rapae* и *Pontia edusa*, совместно обитающих на Южном Урале. Впервые для насекомых показано, что у видов-субдоминантов уровень морфоразнообразия сезонных генераций выше, чем у видов-доминантов, что отражает их меньшую экологическую толерантность к различным межгодовым и сезонным условиям.

Практическая значимость. На основе анализа сезонной изменчивости абсолютных и относительных показателей массы тела и его частей установлено, что данные признаки могут рассматриваться в качестве морфофизиологических индикаторов состояния структурно-функциональных групп в популяциях. Показано, что относительная масса брюшка чешуекрылых является эффективным маркером для выявления числа генераций у поливольтинных видов и продолжительности их

лёта. Полученные результаты, в том числе данные по фенологии вылета огородных белянок, могут быть использованы при разработке методов защиты агроценозов от видов-вредителей.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Проявление сезонной изменчивости массы тела и его отделов, размеров и формы крыльев чешуекрылых позволяет использовать эти показатели как морфофизиологические индикаторы состояния структурно-функциональных групп (самцов и самок разных генераций), маркировать число и продолжительность сезонных генераций поливольтинных видов, а также надежно различать особей не только разных сезонных генераций, но и представителей одной и той же генерации в течение периода лёта.

2. Высокая сопряженность сезонной изменчивости у близких в таксономическом отношении симпатрических видов белянок одного подсемейства (Pierinae) и отсутствие таковой у представителя другого подсемейства (Coliadinae), обитающего на той же территории, намечает теоретические пути к изучению коэволюционных связей между видовыми компонентами локального сообщества белянок.

3. Проявление у видов-субдоминантов достоверно более высокого уровня внутригруппового морфоразнообразия указывает на меньшую экологическую толерантность субдоминантов к межгодовым и сезонным колебаниям среды по сравнению с доминантами. Это позволяет использовать показатели внутригруппового морфоразнообразия чешуекрылых для оценки степени фенотипической пластичности и морфогенетической нестабильности структурно-функциональных групп при разных экологических сценариях в разные годы и сезоны.

Апробация работы. Результаты диссертационной работы были представлены на 6 конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011); Международной конференции «Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова» (Иркутск, 2010); VIII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока «Энтомологические исследования в Северной Азии» (Новосибирск, 2010); XXV Любищевские чтения «Современные проблемы экологии» (Ульяновск, 2011); Всероссийской конференции с международным участием и V ежегодных чтениях памяти О.А.Катаева «Болезни и вредители в лесах России: век XXI» (Екатеринбург, 2011).

Личный вклад автора. Автором совместно с коллегами собран материал и проведены маршрутные учеты. Автор лично выполнил камеральную и статисти-

ческую обработку данных, проанализировал и обобщил полученные результаты, подготовил к публикации научные работы, освещающие итоги исследований.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, включая 1 статью в журнале, рекомендованном в списке ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 233 стр. машинописного текста, содержит 54 табл., в том числе в приложениях 30, 53 рисунка. Список литературы состоит из 223 работ, включая 121 на иностранных языках.

Благодарности. Автор глубоко признателен научному руководителю д.б.н., профессору А.Г. Васильеву за научное руководство, поддержку и конструктивные советы, благодарен д.б.н. И.А. Васильевой, к.б.н. Ю.В. Городиловой, к.б.н. Е.Ю. Захаровой, Т.С. Ослиной за обсуждение результатов и критические замечания, а также сотрудникам лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН за полезные советы и поддержку. Автор особо благодарит к.б.н. М.В. Чибиряка за помощь в организации и проведении полевых работ и к.б.н. Н.В. Золотареву за предоставленные данные по характеристике растительности района исследования.

Глава 1. ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ И КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Кратко рассмотрены история изучения изменчивости и фенотипической пластичности животных. Особой формой адаптивной фенотипической пластичности является сезонная изменчивость. У насекомых сезонной изменчивости подвержены размеры тела, окраска покровов, длительность развития, способности к расселению и многие другие признаки. Подробно изложены морфологические адаптации чешуекрылых к полету. Обсуждаются гипотезы возникновения протандрии у животных и связь данного явления с биологическими особенностями видов чешуекрылых. Описаны методы геометрической морфометрии и оценки биологического и морфологического разнообразия живых организмов.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

2.1 Физико-географическая характеристика района исследования

Сбор материала для данной работы проводили в условиях полевого стационара (рис. 1), расположенного в Челябинской области (Каслинский район, окрестности поселка Метлино 55° 46' с.ш. 60° 43' в.д.). Приведена краткая географическая, климатическая и геоботаническая характеристика района исследования.

2.2 Экология и географическое распространение изучаемых видов

Экология и географическое распространение изучаемых видов приведены по: Коршунову (2002), Коршунову, Горбунову (1995), Львовскому, Моргуну (2007), Некрутенко (1985, 1990), Определителю насекомых… (2005), Плющу и др. (2005), Татаринову, Долгину (1999), Чешуекрылым… (2004), Горбунову (Gorbunov, 2001).

2.3 Методы сбора материала и геоботаническое описание участков отлова

В диссертационной работе проанализирован материал, собранный в окрестностях поселка Метлино (Каслинский р-н., Челяб. обл.) в течение двух полевых сезонов – 2010 и 2011 года. Бабочек отлавливали с помощью стандартного энтомологического сачка на учетном маршруте общей протяженностью 4 км, используя стандартную методику (Yamamoto, 1974, 1975; Ольшванг, 1992). Схема маршрута приведена на рис. 1. В 2010 г. с 13 мая по 15 сентября было сделано 68 маршрутных учетов, в 2011 году (с 17 мая по 10 сентября) – 49 учетов. Маршрут включает 10 различных типов растительных сообществ. Их названия и описания были любезно выполнены 29 июня 2011 г. к.б.н. Н.В. Золотаревой.

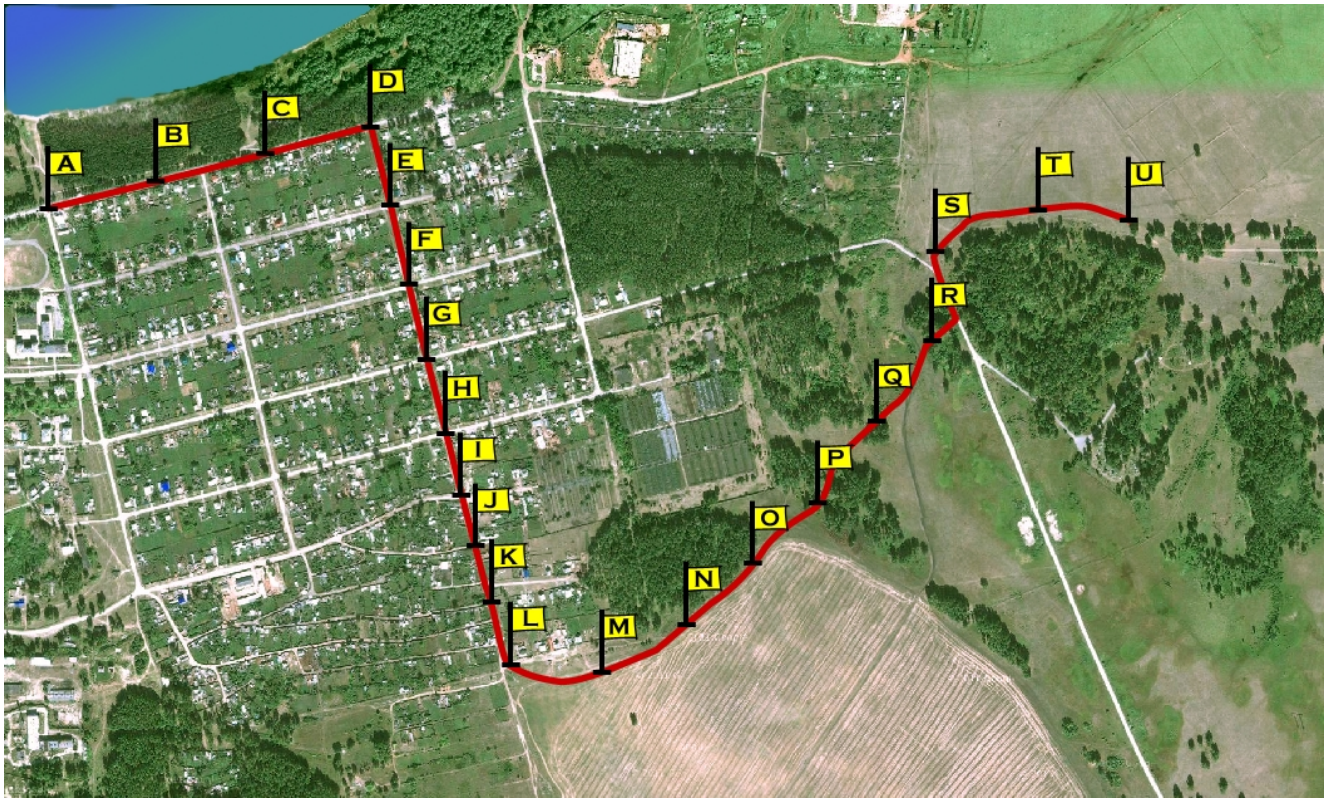
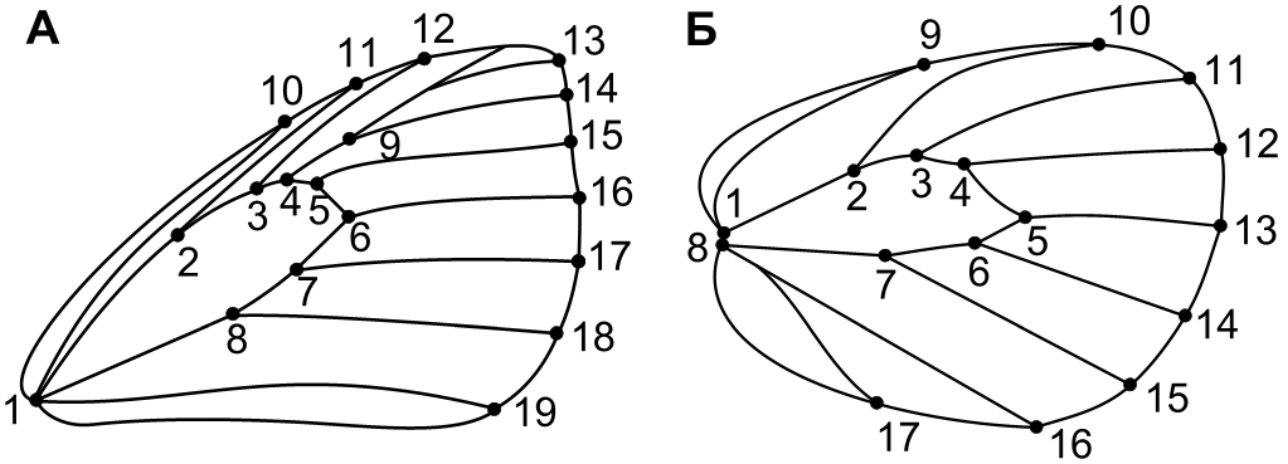


Рисунок 1 – Карта-схема учетного маршрута на территории пос. Метлино и в его окрестностях

В работе проанализирован материал по следующим пяти модельным видам семейства Pieridae: брюквеннице *Pieris napi* (Linnaeus, 1758), репнице *Pieris rapae* (Linnaeus, 1758), белянке рапсовой *Pontia edusa* (Fabricius, 1777), боярышнице *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758) и желтушке луговой *Colias hyale* (Linnaeus, 1758). Всего за два года исследования было поймано 3848 имаго белянок.

Измерения массы тела проводили для бабочек видов *Pieris napi* и *P. rapae* непосредственно после проведения маршрутного учета на электронных весах с точностью до 1 мг. Измеряли 3 параметра: массу тела с крыльями, массу груди, массу брюшка насекомого. Для всех видов измеряли площадь передних и задних крыльев в программе tpsUtil (Rohlf, 2008).

Морфологическую изменчивость крыльев белянок анализировали с помощью методов геометрической морфометрии (Павлинов, Микешина, 2002; Geometric morphometrics…, 2004). Для ее описания разработали схему расстановки меток (landmarks), очерчивающих общую форму крыла и структуру его жилкования (Шкурихин, Ослина, 2010в). Всего для переднего крыла использовали 19 меток, для заднего – 17 (рис. 2).



1-19 – номера меток

Рисунок 2 – Схема расстановки меток (landmarks) на переднем (А) и заднем (Б) крыле бабочек семейства Pieridae

Сезонную динамику относительного обилия вида в сообществе оценивали по изменению его доли в сборах за декаду. Достоверность изменения доли вида оценивали с помощью критерия t Стьюдента (Песенко, 1982). Сезонную динамику соотношения полов каждого из модельных видов проанализировали с помощью критерия λ Колмогорова-Смирнова

Для анализа сезонной изменчивости абсолютных и относительных показателей массы тела и его отделов (груди, брюшка), а также площади передних и задних крыльев использовали дисперсионный анализ. Множественные сравнения проводили с использованием критерия Тьюки. При попарных сравнениях применяли критерий Манна-Уитни. Межгрупповые сравнения формы крыла проводили методами канонического анализа и главных координат. Сопряженную изменчивость размеров и формы крыла у поливольтинных видов белянок изучали с помощью корреляционного анализа. Для целей межгрупповой классификации применяли кластерный анализ (UPGMA). Общее (MD) и частное (PD) морфоразнообразие видов и внутривидовых структурно-функциональных групп определяли по формулам Фута (Foote, 1993), модифицируя их для целей геометрической морфометрии (Chakraborty, 2005). Расчеты провели с использованием пакетов прикладных программ TPS (Rohlf, 2006, 2008), IMP (Geometric morphometrics …, 2004), MorphoJ (Klingenberg, 2011), PAST (Hammer et al., 2001) и Statistica 8.0 (StatSoft., Inc.).

Глава 3. ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЁТА И ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ МОДЕЛЬНОЙ ГРУППЫ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ БЕЛЯНОК

3.1 Фенологические особенности популяционной динамики видов модельной группы

Для боярышницы *Aporia crataegi* характерен моновольтинный жизненный цикл. На основе данных по маршрутным учетам за двухлетний период показано, что общее обилие имаго *A. crataegi* в 2011 году было существенно выше, чем в 2010. По нашим наблюдениям на Южном Урале продолжается вспышка численности данного вида. Массовый вылет имаго боярышницы в 2011 году начался позже и продолжался дольше на две декады, чем в 2010 году. Описанная в литературных источниках протандрия проявляется у *A. crataegi* как более ранний массовый вылет самцов по сравнению с массовым вылетом самок (рис. 3).

Для поливольтинного вида *Pieris napi* на территории Южного Урала характерен лёт в двух или трех генерациях в зависимости от погодных условий лета (Чешуекрылые…, 2004). По результатам учетов можно заключить, что на протяжении двух лет в окрестностях пос. Метлино происходит вылет бабочек трех поколений. Сроки лёта весенней и летней генераций не перекрываются: на протяжении июня большая часть весенних бабочек погибает, в то время как летние особи находятся на стадии гусеницы. Сроки лёта второй и третьей генерации в значи-

тельной степени перекрываются. Резкого снижения обилия бабочек, как при смене весеннего и летнего поколения, не наблюдается.

Анализ сезонной динамики соотношения полов в популяции *P. napi* не подтверждает существование описанной для данного вида в литературе протандрии (Wiklund et al, 1991). Снижение степени протандрии у недиапаузирующего поколения *P. napi*, по-видимому, связано с высокой степенью полигамии самок и с большим репродуктивным успехом крупных самцов.

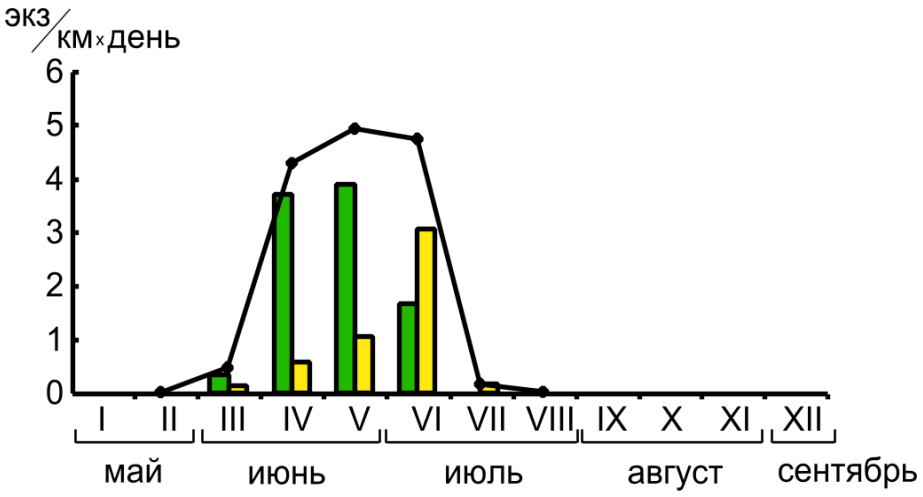


Рисунок 3 – Сезонная динамика обилия имаго самцов и самок *A. crataegi* по декадам учетов (I-XII) в 2011 г.

Северная граница ареала рапсовой белянки *Pontia edusa* проходит по границе зоны широколиственных лесов. В окрестностях пос. Метлино вид не образует устойчивых популяционных группировок, т.к. зимующие куколки вымерзают. В обычных климатических условиях на данной территории *P. edusa* проявляет себя как вид-субдоминант с невысокой численностью. Нами изучена сезонная динамика обилия имаго рапсовой белянки на протяжении 2010 и 2011 года. Во второй половине лета 2010 года обилие имаго *P. edusa* было существенно выше, чем в 2011 году, что мы связываем с более засушливыми погодными условиями первой половины лета 2010 года, которые благоприятны для данного вида. В оптимальных для развития гусениц эколого-климатических условиях у рапсовой белянки развивается три генерации, в то время как в обычный год наблюдается лёт двух.

3.2 Анализ сезонной динамики относительного обилия модельной группы видов белянок

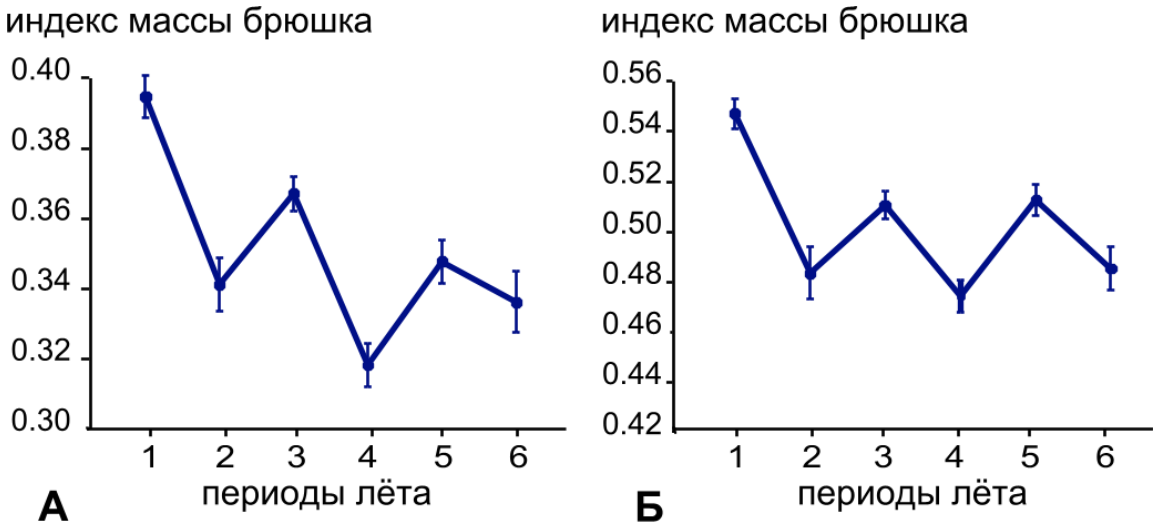
На основании проведенных учетов мы разделили летний сезон на несколько фенологических периодов в соответствии с активностью имаго модельных видов. Названия фенологических периодов мы приводим по работе Л.Е. Сасовой и А.Б. Мартыненко (2007). В поздневесеннем периоде в сообществе численно домини-

рует *P. napi*. В раннелетнем периоде происходит смена вида-доминанта: заканчивается лёт весенней генерации *P. napi* и одновременно массово вылетает имаго *A. crataegi*. В первом среднелетнем периоде в сообществе вновь доминирует *P. napi*. В аномально сухой 2010 год вместе с видом-доминантом брюквенницей массово летает *P. edusa*. На момент окончания наших учетов в раннеосеннем периоде в сообществе представлены имаго всех поливольтинных видов белянок модельной группы. При сопоставлении динамики относительного обилия изучаемых видов между двумя смежными годами исследования обнаружен фенологический сдвиг по времени вылета у всех видов с отставанием на одну декаду в 2011 году по сравнению с 2010 годом.

ГЛАВА 4. СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОМПЛЕКСА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У МОДЕЛЬНОЙ ГРУППЫ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

4.1. Анализ сезонной изменчивости *Pieris napi*

Сезонную изменчивость брюквенницы *P. napi* анализировали по комплексу морфофизиологических признаков: абсолютной и относительной массы тела и его отделов (груди и брюшка), а также площади и форме крыльев. В соответствии с динамикой обилия самцов и самок *P. napi* мы разделили весь период лета данного вида на шесть периодов. В периоды 1, 3, 5 происходит массовый вылет имаго сезонных генераций, а в периоды 2, 4, 6 – окончание лёта соответствующих генераций (рис. 4). Показано, что в течение летнего сезона абсолютные и относительные показатели массы статистически значимо изменяются. Обнаружены различия, как между генерациями, так и в пределах одной генерации между разными стадиями вылета в пределах популяционного цикла. В течение лёта одного поколения у имаго уменьшается масса тела, в основном за счет снижения массы брюшка. В брюшке насекомого расположены жировое тело и генеративная система, функционирование которых в течение жизни имаго приводит к снижению массы брюшка. В тораксе насекомого расположена крыловая мускулатура, в течение жизни имаго масса данных органов практически не изменяется. Следовательно, в течение лёта одной генерации относительная масса брюшка в среднем уменьшается, а с массовым вылетом бабочек следующего поколения вновь увеличивается. По индексу массы брюшка удается обнаружить начало вылета осенней генерации брюквенницы, что затруднительно сделать при непосредственных учетах обилия или анализе абсолютных значений массы тела или размера крыльев.



Периоды лёта: 1, 3, 5 – начало лёта генерации; 2, 4, 6 – окончание лёта генерации

Рисунок 4 – Сезонная динамика индекса брюшка выборок самцов (А) и самок (Б) *P. napi* в 2011 году

4.2 Анализ сезонной изменчивости *Pieris rapae*

При анализе сезонной изменчивости систематически близкого для брюквенницы вида – репницы *P. rapae* – получены сходные данные. В течение лёта одной генерации изменяются абсолютные и относительные показатели массы тела и его отделов. По площади крыла обнаружены достоверные различия между генерациями: наиболее крупных бабочек отлавливали в середине лета, наиболее мелких – весной. Размеры крыла не изменяются в течение лёта одной генерации, так как крыло имаго не способно к росту и растяжению. Площадь крыла напрямую связана с массой, которой достигла гусеница. Обнаруженные различия по размерам крыла между генерациями свидетельствуют о различиях размеров гусениц каждого из поколений.

4.3 Анализ сезонной изменчивости *Pontia edusa*

Анализ различий размеров крыльев имаго разных генераций *P. edusa* выявил сходные с видами рода *Pieris* тенденции в сезонной изменчивости. Весенние бабочки данного вида являются мигрантами из более южных областей, они отличаются наиболее мелкими размерами крыльев. Различия по форме крыла *P. edusa* между полами, генерациями и годами оценили с помощью канонического анализа. Статистически значимые сезонные различия проявились по третьей канонической оси, вдоль которой по форме крыла различаются выборки имаго диапаузирующей и недиапаузирующих генераций. Крылья бабочек диапаузирующего поколения более вытянутые и узкие по сравнению с крыльями особей недиапаузирующих поколений.

4.4 Анализ сезонной изменчивости *Colias hyale*

На основе анализа сезонной изменчивости размеров и формы крыла у поливольтинной белянки *C. hyale* обнаружены статистически значимые различия между генерациями. Самки весеннего поколения крупнее самок осенней генерации, генерации самцов по размерам крыла не различаются. Различия по форме крыла между первой и второй генерациями сходны у самцов и самок. Для имаго первой генерации характерны крылья с дугообразно выгнутым краем крыла, в целом такое крыло имеет округлую форму. Межгодовые различия обнаружены по площади крыла, но не по его форме.

4.5 Анализ сезонной изменчивости моновольтинного вида *Aporia crataegi*

На протяжении периода наблюдений на Южном Урале продолжается вспышка численности моновольтинного вида *Aporia crataegi*. Известно, что при повышении плотности популяции у боярышницы достоверно снижалась потенциальная и фактическая плодовитость имаго и масса куколок (Кузнецова, 2004). Наши результаты подтверждают эти наблюдения: обилие имаго боярышницы выше в 2011 году по сравнению с 2010 г., а размеры крыла боярышницы меньше в 2011 г. по сравнению с 2010 г. Межгодовые различия формы крыла также могут отражать морфогенетическую реакцию на развитие при различной плотности популяции. В течение лёта генерации моновольтинного вида размеры и форма крыла не изменяются. Гусеницы боярышницы продолжают развитие после зимней диапаузы весной во 2-3 личиночном возрасте, скорость роста у разных особей не одинакова. Быстрее растущие особи окукливались и вылетали раньше, в то время как другие гусеницы продолжали свое развитие, достигая тех же размеров за более длительный период.

ГЛАВА 5. ИЗУЧЕНИЕ СОПРЯЖЕННОЙ СЕЗОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И СТРУКТУРЫ МОРФОРАЗНООБРАЗИЯ У МОДЕЛЬНОЙ ГРУППЫ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ БЕЛЯНОК

5.1 Анализ сопряженной сезонной изменчивости размеров и формы крыла у поливольтинных видов белянок

Согласованность сезонной изменчивости размеров крыла у модельной группы поливольтинных видов оценили с помощью корреляционного анализа (таблица).

По результатам корреляционного анализа статистически значимая связь обнаружена между тремя видами подсемейства Pierinae, их сезонная изменчивость оказалась в значительной степени сонаправленной. Сезонная динамика размеров крыла у вида другого подсемейства – луговой желтушки *C. hyale* в целом не совпадает с динамикой трех других видов.

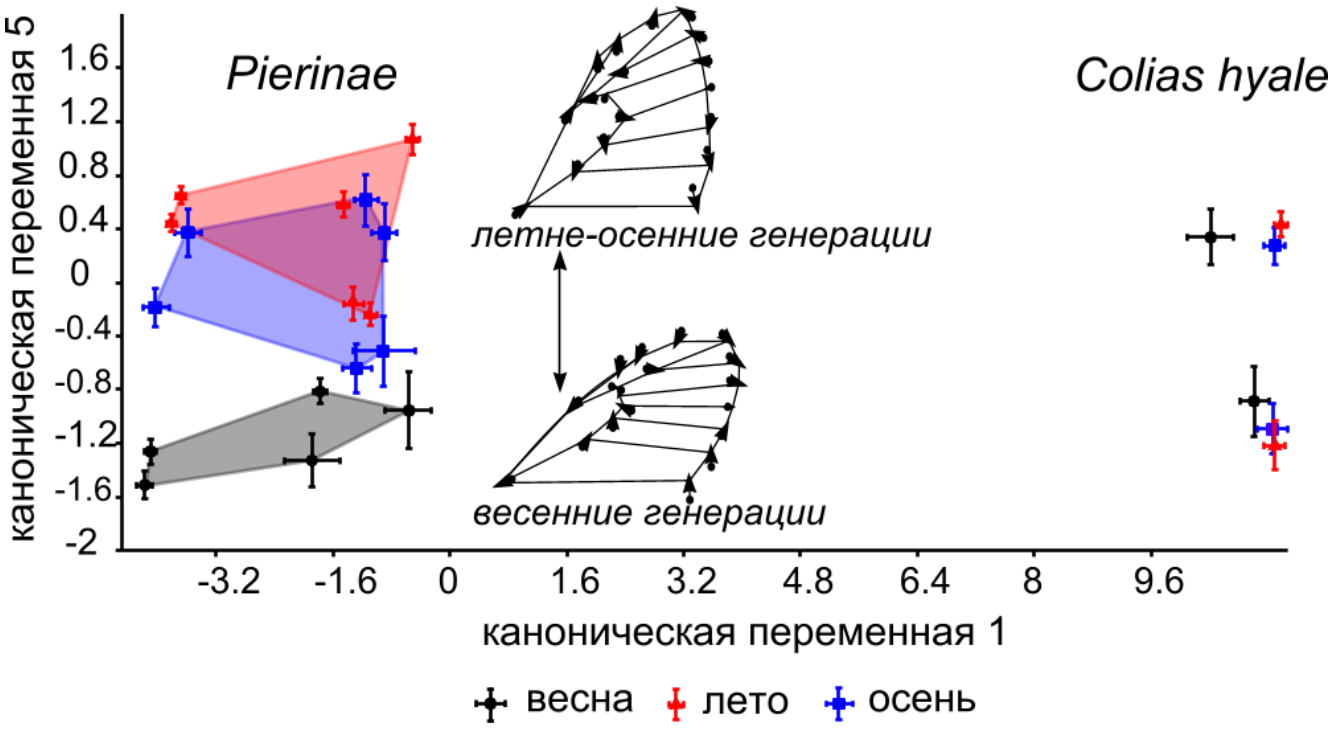
Сопряженную изменчивость формы переднего и заднего крыла четырех поливольтинных видов белянок оценили с помощью методов геометрической морфометрии. В качестве модели выбрали летний сезон 2011 года. Из рисунка 5 видно, что центроиды весенних выборок видов *Pieris napi*, *P. rapae* и *Pontia edusa* достаточно согласованно удалены от центроидов летних и осенних выборок тех же видов.

Таблица – Коэффициенты корреляции Пирсона *r* (нижняя треугольная матрица, под диагональю) между выборками самцов четырех видов белянок по площади переднего крыла и уровень их значимости *p* (верхняя треугольная матрица)

Вид	*Pieris napi*	*Pieris rapae*	*Pontia edusa*	*Colias hyale*
Pieris napi	-	$p<0.01$	$p<0.01$	$p = 0.65$
Pieris rapae	0.79	-	$p<0.01$	$p = 0.14$
Pontia edusa	0.83	0.67	-	$p = 0.11$
Colias hyale	0.12	0.39	0.42	-

Для выборок *C. hyale* подобная закономерность не наблюдается. Имаго весенних генераций *Pieris napi, P. rapae* и *P. edusa* характеризуются более узкими вытянутыми крыльями по сравнению с бабочками летне-осенних генераций.

Данная форма крыльев способствуют непродолжительному и энергетически затратному, но стремительному и маневренному полету, что позволяет перезимовавшим бабочкам эффективнее уклоняться от атак воздушных хищников. У недиапаузирующих генераций крылья широкие и округлые, что позволяет совершать длительные перелеты без существенных энергозатрат. Такой тип полета способствует расселению имаго во второй половине лета, когда общая плотность популяции и, следовательно, конкуренция за ресурсы возрастает.



Конфигурации переднего крыла соответствуют направлению сезонной изменчивости

Рисунок 5 – Размещение центроидов сезонных генераций четырех поливольтинных видов семейства Pieridae (с учетом стандартных ошибок) в плоскости первой и пятой канонических осей, характеризующих межгрупповую изменчивость формы переднего крыла

5.2 Изучение морфоразнообразия по форме крыльев у сравниваемых модельных видов симпатрических видов белянок Южного Урала

По изменчивости формы крыльев проведена ординация изученных видов белянок в общем морфопространстве как на индивидуальном уровне, когда каждый вид представлен ординатами отдельных особей, так и на уровне групп, когда ордината для внутривидовой группы получена на основе консенсусных, усредненных для каждой такой группы конфигураций меток-ландмарок. Оказалось, что облака рассеивания ординат особей для видов-субдоминантов в трехмерном морфопространстве (вдоль первых трех канонических переменных) заметно больше по величине, чем у видов-доминантов (*A. crataegi*, *P. napi*).

Уровни морфоразнообразия видов-доминантов и субдоминантов оценили по декадным консенсусным (усредненным) конфигурациям меток (n = 81). Расчеты провели по модифицированным формулам Фута (Foote, 1993), используя для оценки величин общего и частного морфоразнообразия прокрустовы дистанции (Geometric morphometrics..., 2004; Chakrabarty, 2005).

Установлено, что виды-субдоминанты характеризуются достоверно более высоким показателем частного морфоразнообразия (partial disparity – PD) и значимо большим уровнем внутригруппового морфоразнообразия (PDW) по сравнению с видами-доминантами по изменчивости формы как переднего, так и заднего крыльев (рис. 6), что прослеживается как в целом, для видовой выборки, так и для соответствующих групп самцов и самок.

Полученные данные указывают на меньшую экологическую толерантность субдоминантов к межгодовым и сезонным колебаниям условий региона, поэтому показатель частного внутригруппового морфоразнообразия (PDW) может служить косвенным индикатором их морфогенетической нестабильности.

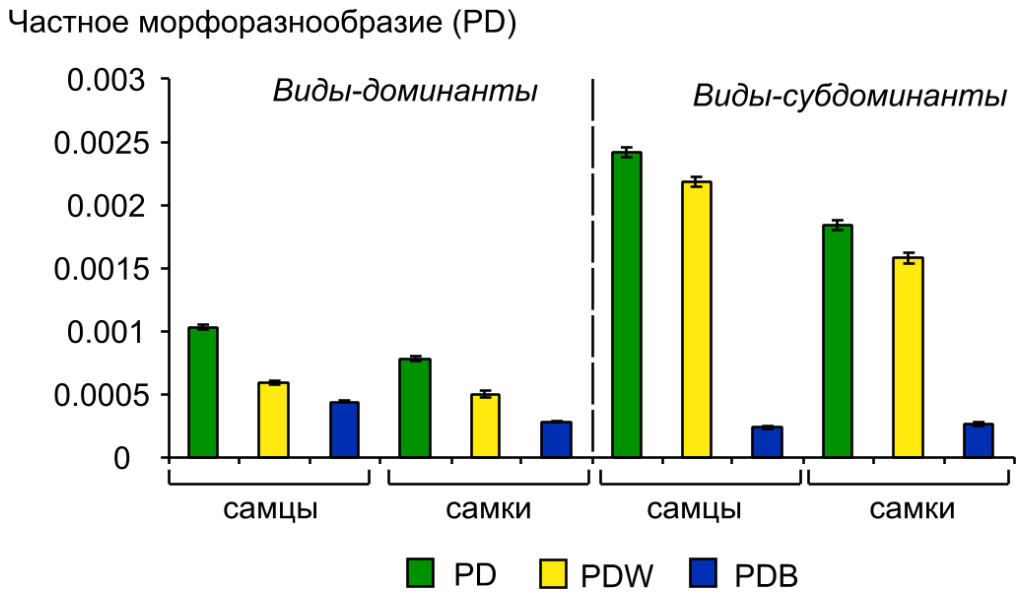


Рисунок 6 – Соотношение иерархической структуры частного морфоразнообразия (PD ± ст. ошибка) формы заднего крыла у самцов и самок видов-доминантов и субдоминантов с учетом его внутригрупповой (PDW) и межгрупповой (PDB) компонент

Таким образом, появляется возможность оценить по показателям морфоразнообразия степень фенотипической пластичности и стабильности развития чешуекрылых в годы и сезоны с разными экологическими сценариями.

ВЫВОДЫ

1. Анализ популяционной динамики и относительного обилия имаго пяти симпатрических видов белянок (Pieridae) выявил закономерное чередование вылета и смену видов-доминантов в сообществе чешуекрылых. Показано, что в условиях агроландшафтов лесостепной зоны Южного Урала в период резкого сни-

жения обилия *Pieris napi* происходит массовый вылет имаго *Aporia crataegi*, а при снижении встречаемости последнего, вновь наблюдается вылет очередной генерации первого.

2. Установлено, что в более засушливый год в сообществе белянок наблюдался фенологический сдвиг по времени вылета у всех видов с опережением на одну декаду. В более засушливом 2010 году к концу лета в сообществе численно доминировал вид-субдоминант *Pontia edusa*, который в обычных климатических условиях не является многочисленным, не перезимовывает и является мигрирующим видом, формирующим временные краевые популяции.

3. Показано, что протандрия как опережающий массовый вылет самцов, в популяциях симпатрических видов белянок в лесостепной зоне Южного Урала отчетливо проявилась у моновольтинного вида – *A. crataegi*, а также у поливольтинного вида – *Colias hyale* с неперекрывающимися во времени генерациями.

4. Установлено, что абсолютные и относительные показатели массы тела и его отделов (груди, брюшка), а также площадь и форма передних и задних крыльев у белянок подвержены сезонной изменчивости и могут рассматриваться в качестве морфофизиологических индикаторов состояния структурно-функциональных групп (самцы и самки разных генераций) в популяциях. Это позволяет надежно различать особей не только разных сезонных генераций, но и представителей одной и той же генерации в течение периода лёта. Показано, что относительная масса брюшка чешуекрылых является эффективным маркером для выявления числа генераций и продолжительности их лёта у поливольтинных видов с перекрывающимися во времени генерациями.

5. Выявлены характерные сезонные различия формы и размеров крыла между генерациями у поливольтинных видов белянок, связанные с разными адаптивными стратегиями полета. Обнаружено, что в течение лёта одной генерации форма крыла не изменяется.

6. Установлен сопряженный характер сезонной изменчивости размеров и формы передних и задних крыльев у близких в таксономическом отношении поливольтинных симпатрических видов *P. napi, P. rapae* и *P. edusa*, выборки которых собраны одновременно в одном и том же локалитете на Южном Урале. Таксономически удаленный вид – *C. hyale* – не проявил с ними сопряженной сезонной морфологической изменчивости в разные годы.

7. Выявлены различия в иерархии форм межгрупповой изменчивости для передних и задних крыльев белянок. Для передних крыльев изменчивость убывает в направлении: межвидовая > половая > межгодовая > сезонная, а для задних

крыльев: межвидовая > сезонная > половая > межгодовая, что можно связать с разными поведенческими стратегиями полета сезонных генераций.

8. Виды-субдоминанты характеризуются достоверно более высоким морфологическим разнообразием (partial disparity – PD) и значимо большим уровнем внутригруппового морфоразнообразия (PDW) по сравнению с видами-доминантами, что указывает на меньшую экологическую толерантность субдоминантов к межгодовым и сезонным колебаниям условий региона, отражает высокую степень их фенотипической пластичности и позволяет рассматривать показатель PDW в качестве косвенного индикатора морфогенетической нестабильности.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В издании, рекомендованном ВАК РФ:

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

В других изданиях:

2. **Шкурихин А.О**., Захарова Е.Ю. Динамика соотношения полов и изменчивость размеров *Pieris napi* L. и *P. rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae) в Свердловской области // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых ученых, 24-28 апреля 2006 г. Екатеринбург, 2006. С. 296-298.

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

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

5. Ослина Т.С. **Шкурихин**, **А.О.**. Захарова Е.Ю. Дискретная и непрерывная изменчивость меланиновых элементов крылового рисунка двух видов огородных белянок *Pieris napi* и *P. rapae* (Lepidoptera: Pieridae) // Биосфера Земли: прошлое, настоящее, будущее: материалы конф. молодых ученых, 21-25 апр. 2008 г. Екатеринбург, 2008. С. 181-190.

6. **Шкурихин А.О**., Ослина Т.С. Межвидовая и внутривидовая изменчивость

комплекса морфологических признаков крыла видов рода *Pieris* Shrank, 1801 (Lepidoptera: Pieridae), обитающих на территории Ставропольского края // Экология: назад в будущее: материалы конф. молодых ученых, 30 марта – 3 апреля 2009 г. Екатеринбург, 2009. С. 266-275.

7. **Шкурихин А.О.**, Ослина Т.С. Изменчивость формы крыла некоторых видов рода *Pieris* Schranck, 1801 (Lepidoptera: Pieridae) на Дальнем Востоке // Энтомологические исследования в Северной Азии: сб. докладов VIII Межрегион. совещ. энтомологов Сибири и Дал. Востока. Новосибирск, 2010а. С. 224-226.

8. **Шкурихин А.О.**, Ослина Т.С. Анализ морфологической гетерогенности *Pieris napi* (L.) (Lepidoptera: Pieridae) с Северного Кавказа // Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова: материалы междунар. конф., 20-25 сент. 2010 г. Иркутск, 2010б. С. 268.

9. **Шкурихин А.О.**, Ослина Т.С. Сезонная изменчивость параметров крыла и массы тела поливольтинной белянки Pieris napi (Lepidoptera: Pieridae) // Экология от южных гор до северных морей: материалы всерос. конф. молодых ученых, 19 – 23 апр. 2010 г. Екатеринбург, 2010в. С. 213-219.

10**. Шкурихин А.О.**, Ослина Т.С. Анализ полового диморфизма размеров и формы крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L., 1758 (Lepidoptera: Pieridae) в Челябинской области // Современные проблемы эволюции. XXV Любищевские чтения. Ульяновск, 2011. С. 463-467.

11. Захарова Е.Ю., Андреева Е.М., Тунева Т.К., **Шкурихин А.О.** Морфологическая изменчивость популяций *Coenonympha pamphilus* L. с территории России, Казахстана и Кыргызстана по числу и размерам глазчатых пятен крылового рисунка // Современные проблемы эволюции. XXV Любищевские чтения. Ульяновск, 2011. С. 128-132.

12. Захарова Е.Ю., Андреева Е.М., Жердева П.Д., **Шкурихин А.О.** Анализ изменчивости морфофизиологических признаков самок непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в условиях лабораторного эксперимента в связи с протандрией // Болезни и вредители в лесах России: век XXI: материалы Всерос. конф. с междунар. участием и V ежегодных чтений памяти О.А. Катаева, Екатеринбург. Красноярск, 2011. С. 110-112.

13. Жердева П.Д., **Шкурихин А.О.** Протандрия и половой диморфизм формы переднего крыла непарного шелкопряда в условиях лабораторного эксперимента // Экология: сквозь время и расстояние: материалы всерос. конф. молодых ученых, 11 – 15 апр. 2011 г. Екатеринбург, 2011. С. 69-72

14. Ослина Т.С., **Шкурихин А.О.** Сезонная изменчивость крылового рисунка некоторых видов белянок (Lepidoptera: Pieridae) в лесостепной зоне Южного Урала // Экология: сквозь время и расстояние: материалы всерос. конф. молодых ученых, 11 – 15 апр. 2011 г. Екатеринбург, 2011. С. 143-152

Подписано в печать 06.02.2012. Формат 60x84 1/16
Бумага офсетная. Усл. печ. л. 1,0
Тираж 100 экз. Заказ № _____

Отпечатано в типографии АМБ
620026, Екатеринбург, ул. Розы Люксембург, 59, тел. +7 (343) 251-65-91