

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

**БИОСФЕРА ЗЕМЛИ:
прошлое, настоящее
и будущее**

**МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ
МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ**

21–25 апреля 2008 г.

ЕКАТЕРИНБУРГ

ЮЩИКИ

УДК 574 (061.3) + 502.211
ББК 28.081
Б 637

**Материалы конференции изданы при финансовой поддержке
гранта РФФИ (проект № 08–04–06022)
и Президиума УрО РАН.**

Б 637

Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Материалы конф. молодых ученых, 21 – 25 апреля 2008 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2008. — 348 с.

ISBN 978 – 5 – 98829 – 017 – 9

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее», проходившей с 21 по 25 апреля 2008 г. в Институте экологии растений и животных УрО РАН. Работы посвящены исследованиям в области популяционной генетики и эволюции, экологии и радиобиологии, функциональной экологии и экологического прогнозирования. Обсуждаются вопросы биологического разнообразия и механизмы устойчивости биоты, проблемы биометрии и анализа данных.

ISBN 978 – 5 – 98829 – 017 – 9

© Коллектив авторов, 2008
© Оформление. Издательство
«Гощицкий», 2008

длину черепа. Сеголетки из зверохозяйства отличаются от сеголеток диких животных по размерам черепа, причем сеголетки из клеточной популяции меньше сеголеток диких песцов по признакам, характеризующим ширину и высоту черепа.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (проект № 07 – 05 – 00298).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ КРЫЛЬЕВ ОГОРОДНЫХ БЕЛЯНОК *PIERIS NAPI* И *P. RAPAE* И ЕЕ СВЯЗЬ С МЕЛАНИНОВЫМИ ЭЛЕМЕНТАМИ РИСУНКА

А.О. Шкурихин*, Т.С. Ослина*, А.Г. Васильев**

*Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

**Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Крылья бабочек и развивающийся на них рисунок представляют собой удобную модель для генетических, морфологических и эволюционных исследований. Большое количество работ посвящено проблемам становления и эволюции крылового рисунка, в частности, ставшие классическими труды Б. Шванвича (Schwanwitsch, 1956) и Х. Ничаута (Nijhout, 1991). Значение крылового рисунка в терморегуляции широко обсуждается в работах Д. Кингсолвера с соавторами (Kingsolver, Wiernasz, 1985; 1986), а механизм генетической детерминации элементов рисунка на крыле разработан школой П. Брэкфилда (Brakefield, French, 1995).

Форма крыла бабочки во многом определяет механику полета и учитывается систематиками. Анализ изменчивости формы крыла и развивающегося на нем рисунка играет важную роль для оценки таксономических отношений в группе близких видов. Разрабатываемые в последние десятилетия методы геометрической морфометрии (Павлинов и др., 1994; Павлинов, Микешина, 2002; Bookstein, 1991; Rohlf, 2000) позволяют отделить размерную компоненту изменчивости от изменчивости формы в чистом виде. В связи с этим возникает вопрос о взаимосвязи изменчивости формы крыла и структуры крылового рисунка. Неясно также, в какой мере совпадает направленность изменений формы крыла и гомологичных элементов его рисунка у родственных видов, обитающих в одних и тех же биотопах.

В этой связи в качестве модельных объектов для изучения сочетанной изменчивости формы крыла и структуры крылового рисунка были выбраны два вида белянок, обитающих на территории Среднего и Южного Урала: брюквенница *Pieris napi* (Linnaeus,

1758) и репница *P. rapae* (Linnaeus, 1758). Брюквенница отличается темным напылением вдоль жилок, которое иногда слабо или совсем не развито на крыле. Анализ изменчивости меланиновых элементов крылового рисунка данных видов приведен в работе Т.С. Ослиной с соавторами, опубликованной в данном сборнике. Оба вида, в ряде случаев обладающие сходным крыловым рисунком, могут, тем не менее, быть с достаточной точностью определены по особенностям строения генитальных структур.

Цель данного исследования состояла в изучении межвидовой, половой и географической изменчивости близких видов рода *Pieris* по комплексу признаков: форме и размерам крыла, а также экспрессии меланиновых элементов рисунка на крыле. В связи с этим были поставлены две основные задачи: 1) Изучить проявление межвидовой, половой и географической компонент изменчивости формы крыльев двух видов огородных белянок *P. napi* и *P. rapae*. 2) Установить зависимость изменчивости формы крыла от изменчивости размеров крыла и степени экспрессии меланиновых элементов рисунка на крыле.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор энтомологического материала проводили летом 2007 г. в период с 27 июня по 4 сентября на биостанции УрГУ (Свердловская обл., Сысертский р-н, окрестности д. Фомино), а также в окрестностях г. Кувандык (Оренбургская обл.) и на территории Восточно-Уральского государственного заповедника (Челябинская область, Каслинский район, окрестности пос. Метлино). Объемы выборок и сроки отлова представлены в табл. 1. Выборки первой генерации обоих видов, а также репницы из местообитаний «берег оз. Бердяниш», «берег оз. Кожаккуль» и «ЛЭП у пос. Метлино», в статистический анализ не включали из-за недостаточного объема выборок.

Определение видовой и половой принадлежности особей проводили по генитальным структурам. Последние сегменты брюшка отделяли и помещали в раствор щелочи калия с концентрацией 10 – 15% на одни сутки. Затем извлекали копулятивные аппараты из брюшных сегментов и помещали их в глицерин. Всего изготовлено 445 препаратов генитальных структур двух видов белянок.

Анализ изменчивости формы крыльев проводили с помощью методов геометрической морфометрии. Для этого крылья были предварительно отпрепарированы и оцифрованы с верхней и нижней стороны на сканере Epson Perfection 2480 PHOTO при разрешении 2400 dpi. В данной работе мы использовали только передние

Таблица 1. Объем выборок *P. pari* и *P. garae* в 2007 г.

Вид	Место сбора	Дата сбора	Пол	№, экз.
<i>Pieris pari</i>	Свердловская обл., окр. д. Фомино	29.07–02.09	самцы самки	26 31
	Оренбургская обл., окр. г. Кувандык	15.07–23.07	самцы самки	28 15
	Челябинская обл., Восточно-Уральский государственный заповедник			
	Берег оз. Бердяниш	21.08–28.08	самцы самки	28 30
	Берег оз. Кожакуль	20.08–29.08	самцы самки	30 27
	Пос. Метлино		самцы самки	32 31
	ЛЭП у пос. Метлино		самцы самки	21 15
<i>Pieris garae</i>	Свердловская обл., окр. д. Фомино	27.07–04.09	самцы самки	30 31
	Оренбургская обл., окр. г. Кувандык	15.07–23.07	самцы самки	21 11
	Челябинская обл., Восточно-Уральский государственный заповедник			
	пос. Метлино	27.06–25.08 20.08–29.08	самцы самки	28 10

левые крылья. Полученные изображения обрабатывали в пакетах программ TPS и IMP (Zelditch et al., 2004). В программе tpsDig провели расстановку 19 меток (landmarks), взаимное расположение которых описывает форму крыла (рис. 1). Методом Прокрустова анализа обобщенных наименьших квадратов (GLS) было проведено выравнивание (alignment) конфигураций крыльев и затем вычислены значения относительных деформаций (relative warps). Межгрупповые различия, связанные с полом и видовой принадлежностью, оценивали с помощью канонического анализа в пакете программ IMP. При оценке соотношений межвидовой, половой и географической изменчивости по большому числу элементарных выборок использовали дискриминантный анализ относительных деформаций (RW) в пакете программ Statistica 5.5. Значения уравнений регрессии и коэффициентов корреляции между формой крыла и его размерами, а также между формой крыла и метрическими характеристиками меланиновых элементов крылового рисунка были рассчитаны в tpsReg и tpsPLS. В качестве характеристики размеров крыла использовали размер его центроида (centroid size), вычисляемый как квадратный корень из суммы квадратов расстояний от каждой метки до «центра тяжести» крыла.

Предварительно провели специальную проверку на возможное смещение оценок при повторной расстановке меток. Анализ

показал, что величина смещения крайне мала, на нее приходится 1% дисперсии. Поскольку эти различия были незначимы, данный фактор не может повлиять на полученный результат.

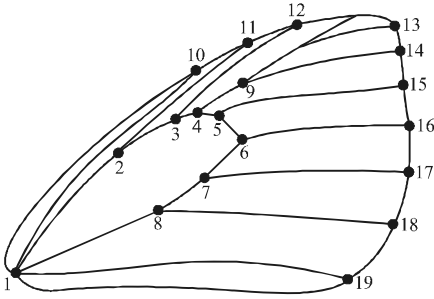


Рис. 1. Схема расстановки меток (landmarks) на переднем крыле *P. pari* и *P. rapae*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Межвидовая изменчивость. Результаты канонического анализа по значениям относительных деформаций формы крыла представлены на рис. 2. Вдоль первой канонической переменной, на которую приходится около 64% межгрупповой дисперсии, проявились различия между сравниваемыми видами. Вдоль второй оси, на которую приходится 32% дисперсии, отчетливо проявились различия между полами. Корректность процедуры классификации объектов при дискриминации составила 100% во всех 4 группах.

Крыло брюквенницы отличается от крыла репницы главным образом относительными размерами медиальной ячейки (рис. 3). У *P. pari* эта ячейка относительно длиннее и шире, а постдискальная и маргинальная области крыла наоборот уже, чем у *P. rapae*. Внешний край крыла у брюквенницы сильнее изогнут, имеет полукруглую форму. У репницы, напротив, внешний край крыла почти прямой, только с легким изгибом у апекса и анального угла. Таким образом, крыло брюквенницы выглядит более округлым, чем у репницы.

Межполовые различия. Форма крыла самцов обоих видов сходным образом отличается от таковой у самок (рис. 4). Относительные размеры медиальной ячейки сходны у обоих полов, однако срединная линия медиальной ячейки у самцов проходит через корень второй медиальной жилки, а у самок — через корень третьей медиальной жилки. При этом крылья самцов имеют более вытянутую форму за счет удлинённого, заостренного апикального края и относительного укорочения кубитальных и анальной жилок. Крылья самок, напротив, значительно более округлы, т.к. в данном слу-

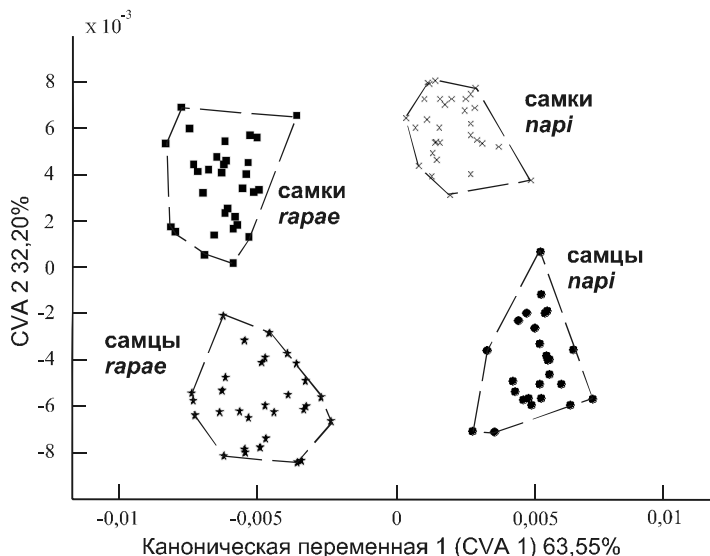


Рис. 2. Распределение формы крыльев *P. pari* и *P. гарае* в пространстве первых двух канонических переменных.

чае апикальный край укорочен и сильно притуплен, и в то же время кубитальные и анальная жилки относительно удлинены.

Географическая изменчивость. Результаты дискриминантного анализа численных значений относительных деформаций формы крыльев изучаемых видов белянок представлены на рис. 5. В анализе использованы выборки двух видов обоих полов из разных географических точек. Расстояние Махаланобиса (D^2) между выборками из разных географических точек на порядок величин меньше, чем между видами или полами. Таким образом, очевидно, что величина географической изменчивости формы крыльев существенно меньше по сравнению с величиной половой изменчивости и, тем более, межвидовыми различиями. Географические различия по форме крыльев, хотя и значимы, но из-за своей малой величины трудно интерпретируемы.

Зависимость формы крыла и крылового рисунка. Провели регрессионный анализ зависимости формы крыла изучаемых видов белянок от метрических характеристик крылового рисунка, которые отражают степень экспрессии меланинового рисунка на крыле. Зависимой переменной являлась форма крыла, а в качестве независимой выбрали первую главную компоненту, которая отражает изменчивость метрических характеристик крылового рисунка.

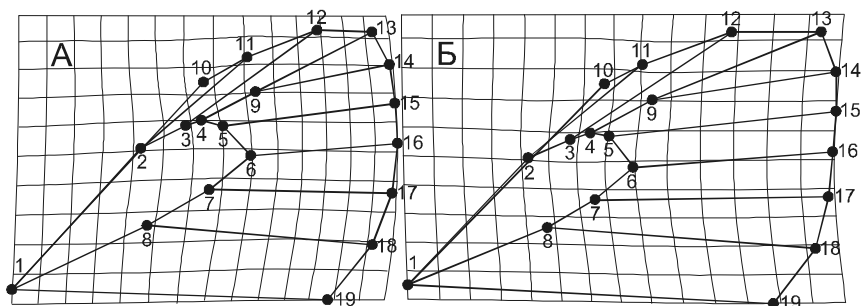


Рис. 3. Конфигурации, соответствующие крайним значениям первой главной компоненты формы крыла, связанные с межвидовыми различиями:
А — брюквенница, Б — репница.

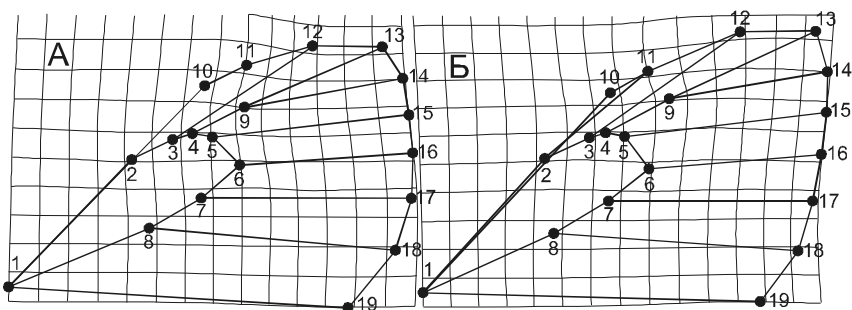


Рис. 4. Конфигурации, соответствующие крайним значениям второй главной компоненты формы крыла, связанные с половыми различиями:
А — самка, Б — самец.

ка, на которую приходится у брюквенницы 33% общей дисперсии, а у репницы — около 45%.

Для самцов *P. pari* не обнаружено значимой зависимости между формой и экспрессией крылового рисунка. Линейной регрессией объясняется меньше одного процента дисперсии, а коэффициент корреляции формы крыла и характеристик рисунка недостоверно отличается от нуля (табл. 2). У самок *P. pari* зависимость между формой крыла и экспрессией рисунка выражена сильнее. Регрессия объясняет 1.6% дисперсии. В соответствии с обобщенным тестом Гудолла регрессионная зависимость значима, однако перестановочный тест (permutation test) не подтверждает этот вывод, поэтому можно считать, что для брюквенницы не характерна связь между формой крыла и экспрессией крылового рисунка.

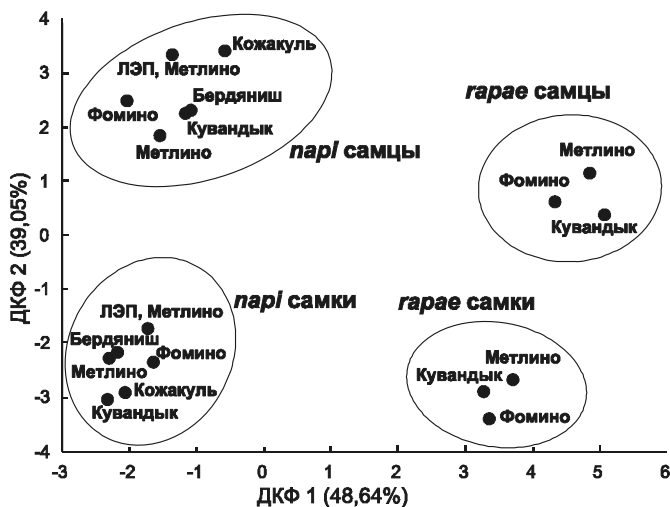


Рис. 5. Результаты дискриминантного анализа относительных деформаций (RW) формы крыльев *P. pari* и *P. garsae*.

В случае *P. garsae* результаты регрессионного анализа оказались иными. Для обоих полов обнаружена значимая связь между формой крыла и метрическими характеристиками рисунка. Регрессия объясняет 6.6 – 7.5% общей дисперсии формы. Коэффициент корреляции между указанными признаками составил $r = 0.58$ для самцов ($p = 0.03$) и 0.69 для самок ($p = 0.01$). Таким образом, для репницы характерна взаимосвязь формы крыла и метрических характеристик рисунка, а для брюквенницы — не характерна.

Помимо связи формы крыла и крылового рисунка нами была оценена зависимость формы от размеров крыла. В качестве характеристики размеров выбрали размер центра тяжести крыла. Зависимость формы крыла от его размеров оказалась значимой для всех изученных выборок. Однако в случае *P. pari* связь оказалась слабее, чем у *P. garsae* (табл. 3). Доля объясненной дисперсии при оценке регрессии также оказалась ниже у брюквенницы, чем у репницы, хотя во всех случаях по величине F -критерия обобщенного теста Гудолла и результатам перестановочного теста регрессия значима.

Для всех изученных выборок увеличение размеров крыла связано с относительным смещением корня четвертой и пятой радиальной жилок к вершине крыла, медиальная ячейка становится при этом более округлой, и наоборот уменьшение размеров крыла приводит к относительному смещению корня этих жилок базипетально, при этом медиальная ячейка становится несколько более угловатой.

Таблица 2. Результаты регрессионного анализа формы крыла и элементов крылового рисунка

Статистика	<i>Pieris napi</i>		<i>Pieris rapae</i>	
	самцы	самки	самцы	самки
Объясненная дисперсия, %	0.74	1.60	7.45	6.55
Обобщенный <i>F</i> -тест Гудолла	$F = 1.05,$ $df = 34.5;$ $p = 0.39$	$F = 1.85,$ $df = 34.4;$ $p = 0.002$	$F = 4.84,$ $df = 34.2;$ $p = 0.001$	$F = 2.53,$ $df = 34.1;$ $p = 0.001$
Перестановочный тест	$p=0.38$	$p=0.057$	$p=0.001$	$p=0.008$
Коэффициент корреляции формы и рисунка	0.29 ($p=0.35$)	0.40 ($p=0.05$)	0.58 ($p=0.03$)	0.69 ($p=0.01$)

Таблица 3. Результаты регрессионного анализа формы и размеров крыла

Показатель	<i>Pieris napi</i>		<i>Pieris rapae</i>	
	самцы	самки	самцы	самки
Доля объясненной дисперсии, %	3.73	2.85	7.14	5.73
Обобщенный <i>F</i> -тест Гудолла	$F = 6.3,$ $df = 34.6;$ $p = 0.001$	$F = 4.3,$ $df = 34.5;$ $p = 0.001$	$F = 5.9,$ $df = 34.3;$ $p = 0.001$	$F = 2.6,$ $df = 34.2;$ $p = 0.001$
Перестановочный тест	$p=0.001$	$p=0.001$	$p=0.001$	$p=0.008$
Коэффициент корреляции формы крыла и его размеров	0.46 ($p=0.01$)	0.48 ($p=0.01$)	0.60 ($p=0.01$)	0.64 ($p=0.02$)

ВЫВОДЫ

1) На основе методов геометрической морфометрии обнаружены значимые различия по форме крыльев как между видами брюквенницей (*P. napi*) и репницей (*P. rapae*), так и между самцами и самками. Крыло брюквенницы характеризуется относительно более крупной медиальной ячейкой и более округлым внешним краем, чем крыло репницы. Установлено, что крыло самца сильнее вытянуто и заострено, чем крыло самки. Величина дисперсии, обусловленная межпопуляционными географическими различиями, существенно меньше размаха половых и видовых различий. В этой связи можно заключить, что на всем пространстве изученных областей Среднего и Южного Урала оба вида бабочек представлены морфологически однородными популяциями номинативных подвидов.

2) Для обоих изученных видов выявлена значимая зависимость между изменчивостью формы крыла и его размерами. В случае репницы данная тенденция несколько сильнее, чем в случае брюквенницы. Значимая взаимосвязь формы крыла и экспрессии крылового рисунка обнаружена только у репницы.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (проект № 07 – 04 – 96096) и программы поддержки ведущих научных школ РФ (НШ-1022.2008.4).

ЛИТЕРАТУРА

- Павлинов И.Я., Волцит О.В., Россолимо О.Л. Анализ изменчивости формы методики «геометрической морфометрии»: демонстрация некоторых возможностей на примере гнатосомы клещей (*Acari: Ixodes*) и коренного зуба полевок (*Mammalia: Alticola*) // Журнал общей биологии, 1994. Т. 55. № 1. С. 110 – 118.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии, 2002. Т. 63. № 6. С. 473 – 493.
- Bookstein F.L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge Univ. Press, 1991. 198 p.
- Brakefield P.M., French V. Eyespot development on the butterfly wing: the epidermal response to damage // Dev. Biol. 1995. Vol. 168. P. 98 – 111.
- Kingsolver J.G. Thermal ecology of Pieris butterflies: A new mechanism of behavioral thermoregulation // Oecologia. 1985. Vol. 66. P. 540 – 545.
- Kingsolver J.G., Wiernasz D.C. Dissecting correlated characters: adaptive aspect of phenotypic covariation in melanization pattern of *Pieris* butterflies // Evolution. 1986. Vol. 43. № 3. P. 491 – 503.
- Nijhout H.F. The development and evolution of butterfly wing patterns // Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1991.
- Rohlf F.J. On the use of shape spaces to compare morphometric methods // Hystrix (n.s.). 2000. Vol. 11. № 1. P. 9 – 25.
- Schwanwitsch B.N. Color-pattern in Lepidoptera // Revue d'Entomologie de l'URSS. 1956. XXXV, № 3. P. 530 – 546.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometrics for biologist: a primer. New York: ELSEVIER. Acad. Press, 2004. 443 p.

ОСОБЕННОСТИ ГОРОДСКИХ ПОЧВ ОРБИТОЦЕНОЗОВ Г. ИЖЕВСКА

В.А. Шувалова, В.А. Шадрин

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Целью исследования было выявление особенностей городских почв орбитоценозов (на примере г. Ижевска) путем определения *pH* и содержания в почве тяжелых металлов (Cu, Zn). Сбор материала осуществлен на улице Удмуртской г. Ижевска, переходящей в улицу Воткинское Шоссе. Выделено три участка, соответствующих функциональным зонам города (Ильминских, 1993): центр, окраина и окрестности. В каждой зоне отобрано и проанализировано по пять