

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ САМЦОВ И САМОК *APORIA CRATAEGI* L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВРЕМЕНИ ВЫЛЕТА ИМАГО

© 2018 г. А. О. Шкурихин¹, Е. Ю. Захарова^{1,2}, Т. С. Ослина¹, И. А. Солонкин^{1,2}

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН,
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

² Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,
620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19

e-mail: ashkurikhin@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.08.2017 г.

Проанализирована зависимость между временем вылета имаго и изменчивостью комплекса морфофизиологических признаков самцов и самок боярышницы *Aporia crataegi* L. В 2013–2015 гг. в течение всего периода лёта генерации боярышниц отлавливали в природной популяции на юге Свердловской области, параллельно выводили имаго из куколок в индивидуальных садках. Сопоставление полевых наблюдений в природе и результатов выращивания преимагинальных стадий показало, что первыми вылетают наиболее крупные имаго, последними – наиболее мелкие. Данная закономерность справедлива как при анализе изменчивых в течение жизни имаго признаков (масса тела и относительная масса брюшка), так и неизменной характеристики “структурного” размера (площадь крыла). Обсуждается влияние протандрии и доступности корма для гусениц на изменчивость размеров имаго в ходе лёта генерации у *A. crataegi*.

Ключевые слова: изменчивость, протандрия, продолжительность роста, масса тела, размеры крыла, *Aporia crataegi*.

DOI: 10.7868/S036705971804011X

Согласно теории жизненных циклов (life-history theory), между некоторыми параметрами жизненного цикла любого живого организма существуют фундаментальные обратные зависимости (trade-offs). Организм обладает ограниченным объемом ресурсов и энергии, которые он распределяет на рост, развитие, поддержание жизнедеятельности, размножение, защиту от хищников и другие процессы в целях максимизировать свой общий репродуктивный успех [1–3]. Одной из таких закономерностей является обратная зависимость между размерами взрослого животного и возрастом полового созревания: организм может либо начать размножаться раньше, либо продолжить рост и стать крупнее.

У большинства насекомых плодовитость напрямую зависит от размеров тела [1, 2, 4]. Как правило, более крупные самки способны откладывать большее количество яиц. Для самцов чешуекрылых достижение крупных размеров также выгодно, поскольку они при копуляции передают самкам вместе со сперматофором питательные вещества, в дальнейшем используемые при продуцировании яиц. Крупные самцы производят более крупные сперматофоры,

и тем самым их репродуктивный успех возрастает [5, 6]. Как правило, самцы развиваются быстрее самок и раньше вылетают, но имеют меньшие размеры. Явление более раннего вылета самцов по сравнению с самками (протандрия) характерно для насекомых с неперекрывающимися во времени генерациями в сезонном климате [7–9]. Для появляющихся раньше других самцов шансы встретить неоплодотворенную самку возрастают, а значит, их репродуктивный успех выше. Однако самец может продолжить период роста и достичь более крупных размеров, и тогда его репродуктивный успех также возрастет. Как правило, устанавливается баланс между степенью протандрии и размерами самцов [10].

Рост насекомых возможен только на личиночной стадии, поэтому размер имаго полностью зависит от конечного размера личинки. Более крупных размеров насекомое может достигнуть путем увеличения скорости роста или его продолжительности [3, 11–13]. Увеличение продолжительности периода роста связано с повышением риска гибели на преимагинальных стадиях, поэтому личинкам насекомых выгодно расти максимально быстро. Существование обратной

зависимости между длительностью роста и размерами имаго предполагает, что в течение вылета генерации с каждым днем должны появляться все более крупные имаго при условии, что все личинки растут с примерно одинаковой скоростью. Тем не менее накапливается все больше свидетельств в пользу того, что насекомые растут, скорее, с оптимальной, чем максимально возможной физиологической скоростью [12, 14, 15]. У некоторых видов чешуекрылых как в природных популяциях, так и в условиях эксперимента первыми вылетают наиболее крупные самки [16, 17]. Данное обстоятельство приводится в качестве одного из аргументов в пользу адаптивности протандрии как репродуктивной стратегии. Вылетевшие первыми самцы получают возможность оплодотворить наиболее крупных и плодовитых самок. Сведения о существовании обратной зависимости между длительностью развития и размерами самцов в природных популяциях чешуекрылых противоречивы и недостаточны [10, 18].

Данная статья посвящена изучению закономерностей хронографической изменчивости имаго в ходе лёта генерации дневных чешуекрылых. В качестве модельного вида была выбрана боярышница *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) – массовый и широко распространенный транспалеарктический температурный вид, обычный на Среднем Урале. Мы предполагаем, что существует обратная зависимость между временем вылета и размерами имаго. Изменчивость размеров имаго оценивали по комплексу морфофизиологических признаков. Хорошо известно, что вышедшие из куколки имаго по абсолютным и относительным показателям массы отделов тела сильно отличаются от участвовавших в размножении [19], в то время как площадь крыла в течение жизни насекомого остается неизменной и характеризует его “структурный” размер.

Цель нашей работы – проанализировать зависимость между временем вылета имаго и изменчивостью морфофизиологических признаков самцов и самок боярышницы, сопоставив полевые наблюдения в природе и результаты выращивания преимагинальных стадий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Боярышница *A. crataegi* на большей части своего ареала является моновольгинным видом [20, 21], однако на Европейском Севере России способна переходить в отдельные годы к бицикличности [22]. Самки данного вида полиандричны, для вида в целом характерна протандрия [23].

Сборы *A. crataegi* осуществляли в окрестностях биологической станции Уральского федерального университета (д. Фомино, Сысертский р-н Свердловской обл., 56°36' с.ш., 61°03' в.д.). Имаго отлавливали в природной популяции на протяжении всего периода лёта в 2013, 2014 и 2015 гг. Отловы проводили ежедневно, за исключением прохладных пасмурных и дождливых дней, когда имаго были неактивны. Непосредственно в день поимки у имаго измеряли массу тела с крыльями и массу брюшка на электронных весах Kern 440-w21N с точностью до 1 мг. Ежедневно взвешивали не более 15 самцов и 15 самок, остальных пойманных в данный день особей в анализ массы не включали.

В конце мая 2014 и 2015 гг. с черемухи собирали гусениц V возраста, а затем содержали их индивидуально в 0.5 л пластиковых контейнерах, закрытых хлопчатобумажной тканью. Гусениц вплоть до момента окукливания выкармливали свежей листвой черемухи. Контейнеры находились на открытом стеллаже под кронами деревьев при неконтролируемых погодных условиях. Каждый контейнер с гусеницей или куколкой проверяли ежедневно до момента ее гибели либо вылета имаго. В день вылета у имаго измеряли массу тела с крыльями и массу брюшка на электронных весах с точностью до 1 мг. В 2016 г. с черемухи собирали куколок, чтобы исключить влияние стресса при выращивании в пластиковых контейнерах на эффективность утилизации корма гусеницами и конечные размеры имаго. Объем проанализированного материала приведен в табл. 1.

Отпрепарированные крылья имаго фотографировали с помощью цифрового фотоаппарата. Фотографии крыльев обработали в пакете программ

Таблица 1. Объем выборок *A. crataegi* (указано количество взвешенных имаго, в скобках количество измеренных крыльев)

Вариант	2013 г.		2014 г.		2015 г.		2016 г.	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Эксперимент	–	–	48 (63)	155 (184)	76 (103)	100 (132)	43 (57)	45 (46)
Природная популяция	291 (315)	277 (294)	286 (302)	231 (233)	359 (306)	360 (305)	–	–

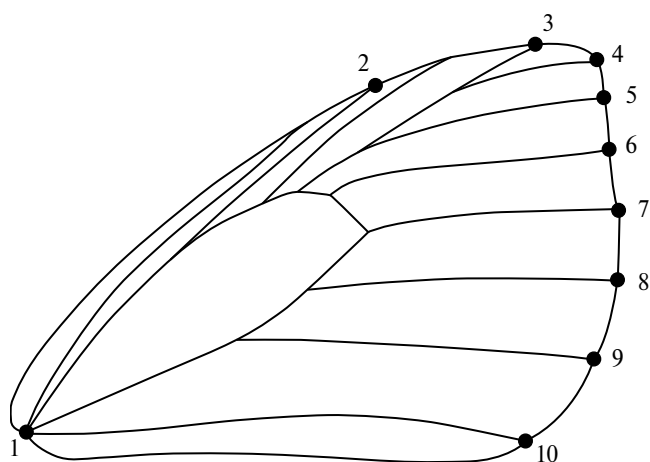


Рис. 1. Схема расстановки меток 1–10 на переднем крыле *A. crataegi*.

TPS [24, 25]. В программе tpsDig 2.10 на изображениях крыльев провели расстановку меток по контуру крыла (рис. 1). В программе tpsUtil 1.40 рассчитывали площадь крыла, ограниченную метками. В работе использовали только левые передние крылья.

Изменчивость размеров имаго в ходе лёта генерации оценили с помощью регрессионного анализа в программе PAST 2.17 [26]. Анализ проводили независимо для каждой выборки с учетом пола и года отлова. День поимки первого имаго считали первым днем наблюдений. В эксперименте первым

днем наблюдений считали дату вылета первого имаго. Данные по массе тела и размерам крыла усредняли для каждого дня наблюдения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В 2013 г. лёт имаго боярышницы продолжался с 12.06 по 16.07, в 2014 г. – с 4.06 по 8.07, в 2015 г. – с 5.06 по 10.07. В 2013 г. первую самку поймали через три дня, а в 2014 и 2015 гг. – на следующий день после поимки первого самца. Таким образом, динамика соотношения полов в ходе лёта генерации у *A. crataegi* характеризуется протандрией. В 2013–2015 гг. на протяжении периода лёта происходило постепенное уменьшение массы тела, размеров крыла и относительной массы брюшка имаго (табл. 2). Во всех проанализированных случаях выявлена статистически значимая регрессионная зависимость между датой отлова и анализируемым параметром. В течение жизни имаго чешуекрылых интенсивно расходуют запасенные гусеницей вещества на обеспечение метаболизма и размножение, в результате чего масса тела и, особенно, масса брюшка постепенно уменьшаются [19]. С помощью анализа массы тела особей, отловленных в природе, сложно определить, вылетают ли к концу периода лёта все более мелкие имаго. В отличие от массы тела и его частей размеры крыла не изменяются в течение жизни имаго, так как сформировавшаяся кутикула насекомых не способна к растяжению. Учитывая, что площадь крыла самцов и самок боярышницы уменьшается в ходе лёта

Таблица 2. Результаты регрессионного анализа морфофизиологических признаков имаго *A. crataegi* из окрестностей д. Фомино

Год	Признак	Самцы			Самки		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²
2013	Площадь крыла	–0.82	296.06	0.38	–1.96	337.48	0.59
	Масса тела	–2.12	148.99	0.73	–4.48	246.17	0.88
	Относительная масса брюшка	–0.004	0.392	0.48	–0.004	0.576	0.57
2014	Площадь крыла	–0.50	300.52	0.25	–1.22	347.41	0.74
	Масса тела	–1.90	155.25	0.81	–4.63	289.60	0.89
	Относительная масса брюшка	–0.004	0.419	0.83	–0.004	0.602	0.74
2015	Площадь крыла	–0.35	301.25	0.09	–0.86	340.85	0.37
	Масса тела	–2.21	165.85	0.88	–5.34	312.30	0.94
	Относительная масса брюшка	–0.005	0.455	0.82	–0.006	0.656	0.86

Примечание: *a* и *b* – коэффициенты уравнения регрессии, *R*² – коэффициент детерминации.

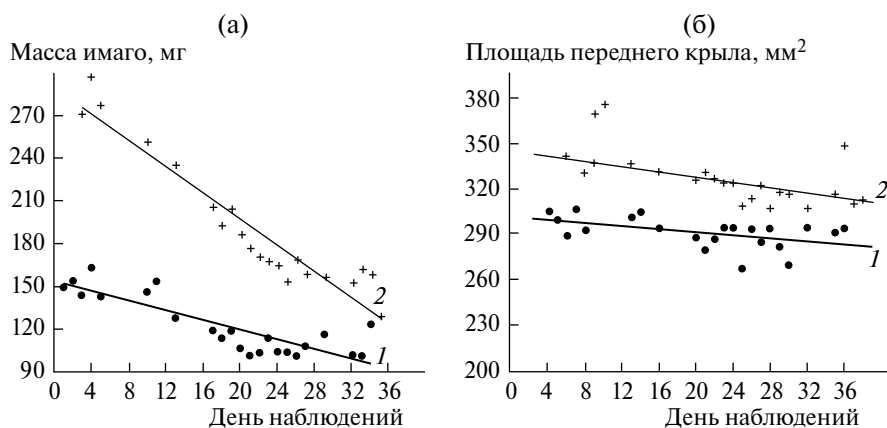


Рис. 2. Изменчивость массы тела (а) и площади крыла (б) самцов (1) и самок (2) *A. crataegi* в ходе лёта генерации в 2015 г.

генерации (рис. 2, табл. 2), можно предположить, что постепенно доля крупных, вылетевших первыми особей снижается и возрастает доля вылетевших позднее мелких особей.

При непосредственном наблюдении за выходом имаго из куколок становится возможным определить дату появления каждой особи. В 2014 г. первые самец и самка вылетели в один день – 14.06; в 2015 г. первый самец появился 14.06, самка – через два дня; в 2016 г. первый самец вылетел 8.06, а самка – на следующий день. По результатам регрессионного анализа выявлена статистически значимая зависимость массы

тела самцов и самок от даты вылета: сначала вылетают наиболее крупные имаго, последними появляются наиболее мелкие. Зависимость значима как для особей, собранных на стадии гусеницы V возраста, так и на стадии куколки (табл. 3, рис. 3а). Следовательно, эффективность усвоения корма гусеницами в условиях эксперимента не влияет на проявление наблюдаемой закономерности. У самцов не выявлено изменений относительной массы брюшка, у самок она значимо уменьшается только в 2015 г. Площадь крыла статистически значимо снижается в течение периода вылета экспериментальных имаго во всех

Таблица 3. Результаты регрессионного анализа морфофизиологических признаков имаго *A. crataegi* при выращивании из гусениц и куколок в условиях эксперимента

Год	Признак	Самцы			Самки		
		<i>a</i>	<i>b</i>	R^2	<i>a</i>	<i>b</i>	R^2
2014	Площадь крыла	-7.09	291.87	0.61	-5.10	336.23	0.75
	Масса тела	-15.84	278.51	0.81	-18.68	382.77	0.88
	Относительная масса брюшка	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
2015	Площадь крыла	-15.65	321.74	0.74	-29.22	408.67	0.91
	Масса тела	-18.21	224.58	0.84	-23.51	299.28	0.98
	Относительная масса брюшка	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.008	0.54	0.87
2016	Площадь крыла	-5.70	306.53	0.84	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	Масса тела	-13.02	241.93	0.84	-15.13	366.28	0.88
	Относительная масса брюшка	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

Примечание: *a* и *b* – коэффициенты уравнения регрессии, R^2 – коэффициент детерминации, *ns* – результаты статистически незначимы.

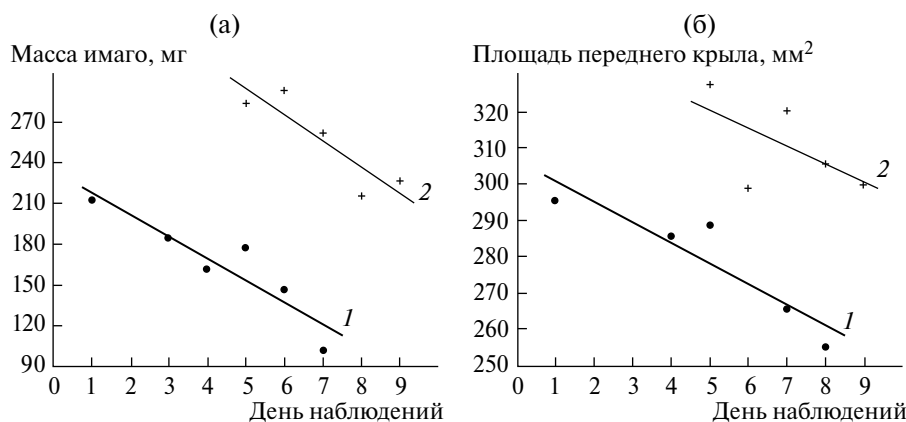


Рис. 3. Изменчивость массы тела (а) и площади крыла (б) в ходе вылета самцов (1) и самок (2) *A. crataegi*, собранных на стадии куколки с черемухи в 2016 г.

проанализированных случаях, за исключением выборки самок 2016 г. (см. табл. 3, рис. 3б).

Полученные в ходе выращивания преимагинальных стадий боярышницы результаты согласуются с данными отловов имаго в природной популяции. Размеры вновь появляющихся особей постепенно в ходе лёта генерации становятся меньше, причем уменьшаются как площадь крыла, так и масса тела. Площадь крыла и масса тела являются двумя различными характеристиками размера имаго. Площадь крыла характеризуют собой так называемый “структурный” размер и показывает, каких размеров достиг экзоскелет насекомого [12]. В процессе роста насекомого при различных условиях (температура, питание, доступность кислорода) и на разных личиночных возрастах могут быстрее происходить структурный рост или накопление массы тела. При одних и тех же размерах крыла масса имаго может существенно отличаться [3, 27].

Поскольку у экспериментальных особей массу тела и брюшка измеряли в день появления имаго, то постепенное уменьшение данных показателей не может быть вызвано потерей запасенных резервов и половых продуктов в результате обмена веществ и размножения. Несмотря на уменьшение размеров тела в ходе вылета имаго, относительные размеры брюшка не изменяются. Оказалось, что относительные размеры брюшка у самцов и самок не зависят от размеров тела, тогда как по литературным данным [28] более крупные имаго должны обладать более крупным брюшком. Мы предполагали, что более мелкие особи *A. crataegi* могут быть способны к компенсации мелких размеров путем увеличения относительных размеров брюшка благодаря феномену пластичности развития. Однако полученные результаты не подтвердили данное предположение.

Мы не обнаружили существования обратной зависимости между временем вылета и размером имаго *A. crataegi*. И в природной популяции, и в условиях эксперимента первыми появляются наиболее крупные особи, мелкие вылетают последними. Данная тенденция характерна для обоих полов и, по-видимому, не связана с протандрией. Ранние самцы оказываются более плодовитыми, получают возможность спариваться с наиболее крупными и плодовитыми ранними самками. При этом для ранних имаго уменьшается риск погибнуть на предрепродуктивном периоде жизненного цикла. Поздние имаго не получают ни одного из этих преимуществ. Обнаруженные нами закономерности не объясняются с точки зрения теории жизненных циклов и адаптивности протандрии [3, 10, 11, 15 и др.].

Мы считаем, что обратная зависимость должна проявляться при росте всех гусениц в одинаковых условиях, однако в природе наблюдается высокая степень мозаичности условий. Можно предположить, что наши результаты объясняются различием в доступности корма для гусениц. У большинства животных недостаток пищи на стадии роста приводит к уменьшению размеров взрослой стадии. Для чешуекрылых достаточно подробно описаны физиологические механизмы влияния голода на размеры имаго: прежде всего уменьшается скорость роста гусеницы, также снижается величина критической массы [3, 13]. Гусеница достигает критической массы к середине последнего возраста, без ее достижения метаморфоз невозможен. После набора критической массы гусеница еще способна расти (скорость роста также зависит от доступности и качества корма), однако даже полное отсутствие питания в данный период не предотвращает окукливание. Таким образом, нехватка корма на любом из личиночных возрастов приводит к уменьшению размеров имаго и увеличению периода роста.

Сбор полевого материала и выполнение экспериментов проведены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, камеральная обработка, анализ и интерпретация результатов – при частичной поддержке гранта РФФИ № 16-04-01831а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Stearns S.C.* The evolution of life histories. Oxford: Oxford Univ. Press., 1992. 264 p.
2. *Roff D.A.* Life history evolution. Sunderland: Sinauer, 2002. 465 p.
3. *Flatt T., Heyland A.* Mechanisms of life history evolution: the genetics and physiology of life history traits and trade-offs. Oxford: Oxford Univ. Press., 2011. 512 p.
4. *Blanckenhorn W.U.* The evolution of body size: what keeps organisms small? // Quarterly review of biology. 2000. V. 75. P. 385–407.
5. *Wiklund C., Kaitala A., Lindfors V., Abenius J.* Polyandry and its effect on female reproduction in the greenveined white butterfly (*Pieris napi* L.) // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1993. V. 33. P. 25–33.
6. *Stjernholm F., Karlsson B.* Nuptial gifts and the use of body resources for reproduction in the greenveined white butterfly *Pieris napi* // Proc. R. Soc. 2000. V. 267. P. 807–811.
7. *Wiklund C., Fagerstrom T.* Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies // Oecologia. 1977. V. 31. P. 153–158.
8. *Nylin S., Wiklund C., Wickman P.O., Garcia-Barros E.* Absence of trade-offs between sexual size dimorphism and early male emergence in a butterfly // Ecology. 1993. V. 74. P. 1414–1427.
9. *Morbey Y.E., Ydenberg R.C.* Protandrous arrival timing to breeding areas: A review // Ecology Letters. 2001. V. 4. P. 663–673.
10. *Zonneveld C.* Being big or emerging early? Polyandry and the trade-off between size and emergence in male butterflies // The American Naturalist. 1996. V. 147. № 6. P. 946–965.
11. *Blanckenhorn W.U., Dixon A.F.G., Fairbairn D.J.* et al. Proximate causes of Rensch's rule: Does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? // Amer. Naturalist. 2007. V. 169. P. 245–257.
12. *Dmitriew C.M.* The evolution of growth trajectories: what limits growth rate? // Biological reviews. 2011. V. 86. № 1. P. 97–116.
13. *Nijhout H.F., Riddiford L.M., Mirth C.* et al. The developmental control of size in insects // WIREs developmental biology. 2014. V. 3. № 1. P. 113–134.
14. *Arendt J.D.* Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa // Quarterly review of biology. 1997. V. 72. № 2. P. 149–177.
15. *Gotthard K.* Adaptive growth decisions in butterflies // BioScience. 2008. V. 58. № 3. P. 222–230.
16. *Carvalho M.C., Queiroz P.C.D., Ruzsycyk A.* Protandry and female size-fecundity variation in the tropical butterfly *Brassolis sophorae* // Oecologia. 1998. V. 116. P. 98–102.
17. *Андреева Е.М., Жердева П.Д., Захарова Е.Ю., Шкурихин А.О.* Протандрия и изменчивость некоторых признаков непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в зависимости от времени вылета имаго в ходе лабораторного эксперимента // Изв. СПбЛА. СПб.: СПбГЛТУ, 2012. Вып. 200. С. 4–15.
18. *Захарова Е.Ю.* Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) // Евразийский энтомолог. журн. 2004. Т. 3. № 1. С. 59–65.
19. *Шкурихин А.О., Ослина Т.С.* Сезонная фенотипическая пластичность поливольтинной белянки *Pieris napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Южном Урале // Экология. 2015. № 1. С. 64–70. DOI: 10.7868/S0367059715010175 [Shkurikhin A.O., Osolina T.S. Seasonal phenotypic plasticity of the polyvoltine white butterfly *Pieris napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) in the Southern Urals // Rus. J. of Ecology. 2015. V. 46, № 1. P. 96–102.] DOI: 10.1134/S1067413615010178
20. *Краснюк П.И.* Боярышница (*Aporia crataegi* L.) // Труды Млеевской садово-огородной опытной станции. Энтомологический отдел. Млеев, 1928. Вып. 12. 44 с.
21. *Аммосов Ю.Н.* Боярышница (*Aporia crataegi* L.) в Центральной Якутии // Вредные насекомые лесов Советского Дальнего Востока. Владивосток: Дальиздат, 1966. С. 169–172.
22. *Татаринов А.Г., Долгин М.М.* Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на Европейском Северо-Востоке России. СПб.: Наука, 2001. 244 с.
23. *Wiklund C., Forsberg J.* Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae // Oikos. 1991. V. 60. P. 373–381.
24. *Rohlf F.J.* TpsDig version 2.10. Ecology & Evolution: (program). N. Y.: Suny at Stony Brook, 2006.
25. *Rohlf F.J.* TpsUtil version 1.40. Ecology & Evolution: (program). N. Y.: Suny at Stony Brook, 2008.
26. *Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. № 1. 9 p.
27. *Shingleton A.W., Frankino W., Flatt T.* et al. Size and shape: The developmental regulation of static allometry in insects // BioEssays. 2007. V. 29. P. 536–548.
28. *Karlsson B., Wickman P.-O.* Increase in reproductive effort as explained by body size and resource allocation in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (L.) // Functional Ecology. 1990. V. 4. P. 609–617.