

Институт экологии растений и животных УрО РАН

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых,
посвященной 170-летию В.В. Докучаева
11–15 апреля 2016 г.



Екатеринбург

ЮШККИ

2016

УДК 574 (061.3)

Э 40

*Материалы конференции изданы при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (№ 16-34-10069).*



Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 11–15 апреля 2016 г. / ИЭРиЖ УрО РАН – Екатеринбург: Гощицкий, 2016 – 160 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 170-летию В.В. Докучаева «Экология: факты, гипотезы, модели». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 11 по 15 апреля 2016 г. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, этологии, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

В оформлении обложки использована фотография победителя фотоконкурса конференции С.Г. Мещерягиной «Приморские саванны».

ISBN 978-5-98829-051-3

© Авторы, 2016

© ИЭРиЖ УрО РАН, 2016

© Оформление. Издательство «Гощицкий», 2016

Межгодовой и сезонный аспекты проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae) в природной популяции из Свердловской области

И.А. Солонкин¹, А.О. Шкурихин², Т.С. Ослина², Е.Ю. Захарова²

¹Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: стабильность развития, нарушение жилкования, хронографическая изменчивость, Aporia crataegi, боярышница.

ВВЕДЕНИЕ

Устойчивость индивидуального развития — важнейшее свойство живых систем, обеспечивающее формирование адаптивной нормы в онтогенезе и филогенезе (Шмальгаузен, 1968). Известно, что стабильность развития может быть маркером уровня стресса, который испытывают особи в популяции (Захаров, 1987; Møller, 1997). В популяционной экологии предполагается, что плотностно-обусловленный стресс является важным внутривидовым механизмом, регулирующим численность популяции (Роговин, Мошкин, 2007). Например, у насекомых, личинки которых развивались в условиях повышенной плотности, наблюдается дестабилизация развития, проявляющаяся в повышенном уровне флуктуирующей асимметрии (Gibbs, Breuker, 2006). В настоящее время роль плотностно-обусловленного стресса в регуляции динамики численности насекомых-фитофагов остаётся слабо изученной (Исаев и др., 2001).

В качестве показателя стабильности развития, наряду с флуктуирующей асимметрией используется частота встречаемости неустойчивых, асимметричных в своём проявлении нарушений развития (Zakharov et al., 1991; Møller, 1997). На настоящий момент данные о взаимосвязи динамики численности природных популяций и стабильности развития малочисленны и противоречивы (Васильев и др., 2003; Zakharov et al., 1991).

Взаимоотношения между такими характеристиками, как размер взрослой особи, продолжительность развития и скорость роста рассматриваются в рамках теории жизненных циклов. Известно, что репродуктивный успех насекомых повышается с увеличением размера имаго. Более крупных размеров можно достичь за счёт увеличения

длительности или скорости роста, однако и то, и другое может быть сопряжено с негативными последствиями для организма (Gotthard et al., 1994; Nylin, Gotthard, 1998). Так, к последствиям быстрого роста относят дестабилизацию развития (Arendt, 1997). В связи с этим, можно предположить, что у особей, достигших стадии имаго раньше других, вероятность проявления нарушений развития выше.

У некоторых видов чешуекрылых, как в природных популяциях (Захарова, 2004), так и в экспериментальных условиях (Андреева и др., 2012) наблюдается ранний вылет более крупных имаго. Та же закономерность обнаружена нами и у боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae). По-видимому, для имаго данного вида, вылетающих раньше, характерна более высокая скорость роста. Кроме того, боярышница — вид с эруптивным типом динамики численности (Исаев и др., 2001). По нашим наблюдениям, на юге Свердловской области с 2009 по 2013 гг. продолжалась вспышка массового размножения боярышницы, в 2014 г. популяция вступила в фазу разреживания. Таким образом, боярышница — удобный объект для изучения взаимосвязи стабильности развития с различными характеристиками жизненного цикла.

Цель работы — исследовать взаимосвязь встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы с параметрами ее жизненного цикла. Для достижения поставленной цели были поставлены следующие задачи: 1) изучить связь между частотой встречаемости нарушений жилкования крыльев и временем вылета имаго боярышницы; 2) оценить связь проявлений нарушений жилкования с размерами имаго; 3) сравнить частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы на разных фазах популяционного цикла.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе проанализированы выборки боярышницы, собранные в окрестностях биостанции Уральского федерального университета (УрФУ) в Сысертском районе Свердловской области в 2012–2015 гг. Имаго отлавливали на протяжении всего периода лета. Параллельно с двух кормовых пород боярышницы — рябины и черемухи — в 2013–2015 гг. были собраны гусеницы V возраста и куколки. Из них в ходе индивидуального выращивания в пластиковых садках в природных условиях были получены имаго. Объем проанализированного материала приведен в таблице. Всего собрано и обработано 2857 имаго.

Поиск нарушений жилкования осуществляли, просматривая отпрепарированные крылья с вентральной стороны с использованием микроскопа МБС-10 (увеличение 8×1). К нарушениям жилкования мы относили случаи редукции жилок, присутствующих в норме (рис. 1, А), а также появления дополнительных жилок, отсутствующих в

Таблица. Объёмы проанализированных выборок боярышницы

Год	Пол	Кормовая порода, на которой выращивались гусеницы		Имаго, отловленные в природе
		черемуха	рябина	
2012	Самцы	-	-	66
	Самки	-	-	68
2013	Самцы	54	8	316
	Самки	47	4	292
2014	Самцы	64	52	302
	Самки	186	73	233
2015	Самцы	103	55	374
	Самки	131	55	374

схеме нормального жилкования (рис. 1, Б). В качестве редукции мы рассматривали только полное исчезновение жилки на каком-либо её участке с вентральной стороны крыла, а в качестве дополнительных жилок — только вытянутые структуры, имеющие тёмную пигментацию. Мы не учитывали нарушения, расположенные на дискальных жилках обоих крыльев, на жилке $M_1+R_{(4+5)}$ переднего крыла и жилке 2А заднего крыла, а также на участках жилкования, соединяющих жилку M_2 и ветви радиального ствола (см. рис. 2). Также не учитывали замкнутые разветвления (рис. 1, В). Кроме того, на жилках R_1 обоих крыльев и жилке R_2 заднего крыла не учитывали случаи редукции жилок.

Связь между временем вылета и проявлением нарушений жилкования крыльев имаго анализировали с помощью биномиальной логистической регрессии и статистики χ^2 Пирсона. В качестве характеристики размеров имаго использовали площадь левого переднего крыла, рассчитанную в программе tpsUtil 1.40 (Rohlf, 2008) как площадь поверхности, ограниченной метками (см. рис. 2, А). Статистическую значимость взаимосвязи размера особи и проявления у нее нарушений жилкования крыльев оценивали с помощью дисперсионного анализа. Взаимосвязь между встречаемостью имаго с нарушениями жилкования крыльев и годом исследования проанализировали с помощью статистики максимума отношения правдоподобия χ^2 (G-тест) по критерию частных связей. Значимость отличий между разными годами исследования по встречаемости имаго с на-

рушениями жилкования крыльев оценили с помощью отклонений Фримана-Тьюки, рассчитанным для модели, в которой отсутствовала зависимость встречаемости нарушений от года исследования. Расчёты осуществляли в программах Statistica 6.0 (StatSoft Inc.) и Past 2.17 (Hammer et al., 2001).

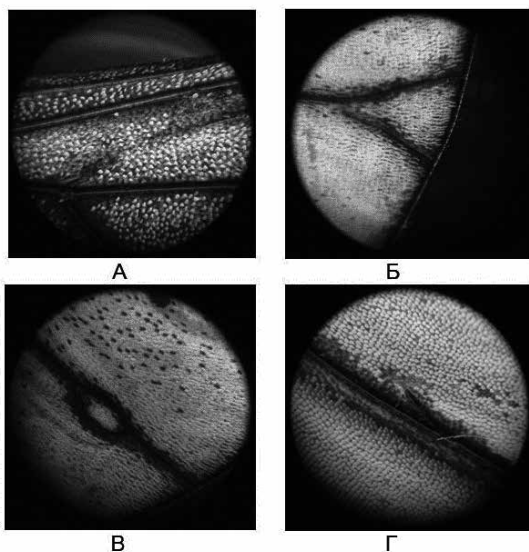


Рис. 1. Примеры нарушений жилкования крыльев боярышницы. А — редукция жилки $R_{(2+3)}$, Б — дополнительная жилка на жилке M_2 заднего крыла, В — замкнутое разветвление M_2 , Г — дополнительная жилка на жилке 2А переднего крыла.

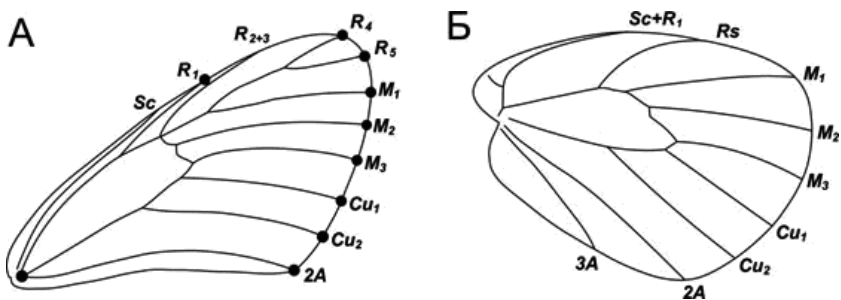


Рис. 2. Номенклатура жилок переднего (А) и заднего (Б) крыла боярышницы и схема расстановки меток (landmarks) на переднем крыле.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате регрессионного анализа зависимости между частотой встречаемости нарушений жилкования крыльев и временем вылета имаго боярышницы, статистически значимое увеличение встречаемости имаго с нарушениями жилкования в ходе лёта генерации было обнаружено только в двух выборках: у самцов, отловленных в природе в 2015 г. ($G=6.2$, $df=1$, $p=0.013$), и у самцов, выращенных на рябине в 2014 г. ($G=8.2$, $df=1$, $p=0.004$). Однако сравнение частот встречаемости имаго самцов с нарушениями жилкования крыльев в разные периоды лёта в данных выборках с помощью χ^2 Пирсона не выявило значимых различий. Это позволяет заключить, что обнаруженные закономерности скорее носят случайный характер.

Для изучения связи проявлений нарушений жилкования с размерами имаго мы провели однофакторный дисперсионный анализ. В выборках самцов 2013–2014 гг. и самок 2014 г. статистически значимых различий обнаружено не было. Напротив, у имаго самцов и самок 2015 г. с нарушениями жилкования площадь крыла была больше, чем у имаго без нарушений ($F=7.8$, $df=1$, $p=0.005$ и $F=7.6$, $df=1$, $p=0.006$ соответственно). Поскольку крупные имаго боярышницы вылетают раньше других, для них, по-видимому, характерна высокая скорость преимагинального роста. Таким образом, полученный нами результат может свидетельствовать в пользу предположения о том, что быстрый рост приводит к дестабилизации развития.

С целью изучения проявлений нарушений жилкования крыльев боярышницы на разных фазах популяционного цикла, мы провели логлинейный анализ частоты встречаемости имаго с нарушениями жилкования в зависимости от года исследования, пола имаго, способа сбора имаго, а также кормовой породы, на которой питались гусеницы. По результатам анализа, нарушения жилкования крыльев у самцов встречаются чаще, чем у самок ($G=9.52$, $df=1$, $p=0.002$). Частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев не различаются у имаго, выращенных на разных кормовых породах, а также у пойманных в природе. В разные годы частоты встречаемости нарушений жилкования статистически значимо различались ($G=298.24$, $df=2$, $p<0.001$). В 2012–2013 гг., то есть во время вспышки массового размножения, количество имаго с нарушениями жилкования крыльев было высоким (рис. 3, 4). В 2014 г., в первый год спада численности популяции, имаго с нарушениями жилкования встречались очень редко, а в 2015 г. — снова часто, причём значимо чаще, чем в 2012–2013 гг. (отклонения Фримана-Тьюки > 1.96 , $p<0.05$). Как в 2014 г., так и в 2015 г. численность исследуемой популяции оставалась низкой, следовательно, наблюдаемые различия в частоте встречаемости нарушений жилкования не могут быть связаны с плотностью популяции.

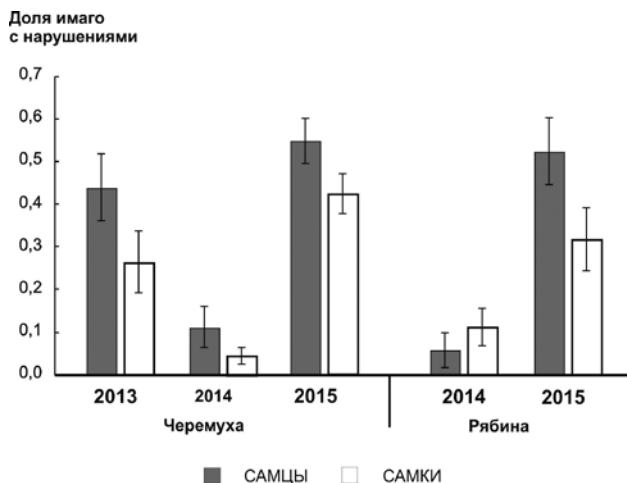


Рис. 3. Встречаемость имаго с нарушениями жилкования крыльев при выращивании гусениц боярышницы на разных кормовых породах.

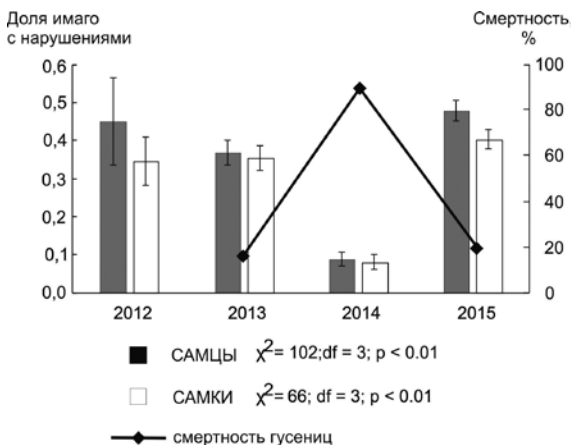


Рис. 4. Встречаемость имаго боярышницы с нарушениями жилкования крыльев в природной популяции на разных фазах популяционного цикла и смертность гусениц боярышницы во время диапаузы.

В исследуемой популяции боярышницы изучена успешность зимовки гусениц боярышницы II – III возрастов в 2013–2015 гг. (Захарова и др., 2015). Согласно этим данным, низкая частота встречаемости имаго с нарушениями жилкования крыльев в 2014 г. совпала с годом исключительно высокой (89%) смертности гусениц во

время зимовки (см. рис. 4). Возможно, в условиях высокой зимней смертности избирательно элиминируются особи — потенциальные носители нарушений жилкования. Считается, что вероятность гибели личинок насекомых во время зимовки связана с успешностью подготовки к диапаузе, которая зависит от эффективности питания, сбалансированности гормональных и других физиологических процессов (Миндер и др., 1984). Таким образом, вероятность проявления нарушений жилкования крыльев у боярышницы может определяться аспектами стабильности развития, связанными с общей жизнеспособностью особи.

ВЫВОДЫ

1. Связь между встречаемостью нарушений жилкования и временем вылета имаго в ходе лёта генерации не обнаружена.

2. Для боярышницы из окрестностей биостанции УрФУ, в целом, не характерна зависимость между размерами имаго и частотой нарушений жилкования крыльев.

3. Межгодовая динамика частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы не может быть объяснена изменением плотности популяции при смене фазы популяционного цикла.

4. Совпадение высокой смертности гусениц при зимовке 2013–2014 г. и низкой частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев у имаго летом 2014 г. может быть объяснено избирательной элиминацией в зимний период особей с низкой общей жизнеспособностью.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 15–12–4–25) и РФФИ (проект № 16–04–01831а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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 // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. Вып. 200. С. 4–15.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2003. 232 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М: Наука, 1987. 214 с
- Захарова Е.Ю. Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Т. 3, № 1. С. 59–65.
- Захарова Е.Ю., Шкурихин А.О., Ослина Т.С., Ключерева И.Д. Успешность зимовки гусениц разных возрастов боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Среднем Урале // Евразийский энтомологический журнал. 2015. Т. 14, № 2. С. 144–148.

- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. и др. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
- Миндер И.Ф., Дудащ А.В., Чеснек С.И. Сезонные изменения холодоустойчивости и содержания гликогена, глицерина и редуцирующих сахаров в теле зимующих гусениц яблонной плодовой гусеницы (*Laspeyresia pomonella*) // Зоологический журнал. 1984. Т. 53, № 9. С. 1355–1361.
- Роговин К.А., Мошкин М.П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 4. С. 244–267.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 452 с.
- Arendt J. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa // The Quarterly Review of Biology. 1997. V. 72. № 2. P. 149–176.
- Gibbs M., Breuker C.J. Effect of larval – rearing density on adult life – history traits and developmental stability of the dorsal eyespot pattern in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* // Entomologia experimentalis et applicata. 2006. V. 118. № 1. P. 41–47.
- Gotthard K., Nylin S., Wiklund C. Adaptive variation in growth rate: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* // Oecologia. 1994. V. 99. № 3–4. P. 281–289.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST version 2.17. Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica. 2001. 4 (1). 9 p.
- Møller A.P. Developmental stability and fitness: a review // The American Naturalist. 1997. V. 149. № 5. P. 916–932.
- Nylin S., Gotthard K. Plasticity in life-history traits // Annual review of entomology. 1998. V. 43. № 1. P. 63–83.
- Rohlf F.J. TpsUtil version 1.40. Ecology & Evolution: (program). New York: Stony Brook, 2008.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B., Hanski I. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // American Naturalist. 1991. V. 138. № 4. P. 797–810.