

ВНУТРИСЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ И КОНФИГУРАЦИИ КРЫЛА СЕННИЦЫ *COENONYMPHA PAMPHILUS* L. (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) В ПРЕДГОРЬЯХ АЛТАЯ

Копылов М.А.

В представленной работе дается оценка внутрисезонной изменчивости морфологии сенницы *C. pamphilus* в предгорьях Алтая. Выявлен вектор изменения линейных величин крыла имаго, совпадающий с динамикой соотношения полов. Отражены половые различия в размерах и форме крыла насекомого.

Крылья бабочек – это удобная модель для разного рода морфологических и эволюционных исследований. Японский лепидептеролог Танака [Tanaka, 1987] на белянке *Pieris rapae crucivora* (Boisduval, 1836) показал, что конфигурация крыла бабочек обладает высокой наследуемостью. Не менее информативен и крыловой рисунок, степень вариации которого подробно освещена в фенетических работах [Татаринов, Долгин, 1999; Артемьева, 2005; Захарова, 2008 и мн. др.]. Механизм его генетической детерминации разработан школой Брэкфильда [цит. по: Шкурихин и др., 2008]. Таким образом, форма крыла и его рисунок могут служить надежным маркером целостности и внутрисезонной стабильности популяций дневных бабочек. Цель данной работы – дать описание внутрисезонной изменчивости размеров и конфигурации крыла *C. pamphilus* в предгорьях Алтая.

Материал и методы

Основой для проведения исследования послужили сборы модельного объекта в окрестностях села Быстрый Исток (Предалтайская физико-географическая провинция). Объем фактического материала составил: 95♂, 14♀ (30.06-08.07.); 11♂ 8♀ (10-14.07); 27♂, 7♀ (15-19.08); 21♂, 5♀ (26-28.08). Материал был собран летом 2009 г. Исследованы следующие признаки (рис. 1):

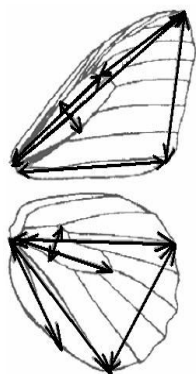


Рис. 1. Схема промеров крыла

- 1) расстояние от корня до апикального угла переднего крыла (далее п. к.);
- 2) расстояние от корня до анального угла п. к.;
- 3) расстояние от апикального до анального угла п. к.;
- 4) максимальная ширина центральной ячейки п. к.;
- 5) максимальная длина центральной ячейки п. к.;
- 6) расстояние от конца центральной ячейки до апикального угла п. к.;
- 7) расстояние от корня до апикального угла заднего крыла (далее з. к.);
- 8) расстояние от апикального до анального угла з. к.;
- 9) расстояние от корня до конца второй анальной жилки з. к.;
- 10) расстояние от корня до конца третьей анальной жилки з. к.;
- 11) максимальная ширина центральной ячейки з. к.;
- 12) максимальная длина центральной ячейки з. к.

Замеряли правое крыло. На начальном этапе измерение проводили с помощью окуляр-микрометра. Позднее применен более продуктивный метод. Крыло бабочки сканировали планшетным сканером и обрабатывали цифровое изображение с помощью программы tpsDig 2.12 [Rohlf, 2008]. Основная функция дигитайзера tpsDig – расстановка меток на объекте с целью последующей их обработки методами геометрической морфометрии [Павлинов, 2001]. Одной из возможностей программы является измерение линейных размеров, которая и использована в

работе. Дисперсионный анализ для методологических целей не выявил различий между двумя способами измерения.

Для статистической обработки использовали метод главных компонент [Ефимов, Ковалева, 2007], которые рассматривались как интегральные характеристики, на основе которых для каждой выборки рассчитывались средние, их ошибки и достоверность различий [Васильев и др., 2004].

Результаты и обсуждение

Экологические особенности *C. pamphilus* в предгорьях Алтая.

Сенница *C. pamphilus* L. – широко распространенный трансевроазиатский вид, на всем протяжении ареала, как правило, имеющий два поколения. Гусеницы питаются на злаках (*Poa annua*, *Anthoxanthum*, *Cynosurus* и др.) [Коршунов, 2000, 2002]. В течение летнего сезона 2009 г. в предгорьях Алтая (окрестности с. Быстрый Исток) нами проводились учеты численности булавоусых чешуекрылых. Рассматриваемый объект оказался достаточно типичным представителем местной фауны. Бабочки часто встречались на суходольных лугах, представленных разнотравно-злаковыми сообществами (29,9 особей/га), и пойменных лугах (24,4 особей/га). Первых насекомых отмечали 30 июня (рис. 2), собранная в этот период выборка преимущественно включала самцов. Лёт имаго продолжался примерно две недели, за это время доля самок в популяции постепенно увеличивалась. Затем наступила пауза и лишь в середине августа появились бабочки второго поколения. В свете этого, мы можем судить о достаточно четкой временной изоляции насекомых первого и второго поколений. Наши данные демонстрируют асинхронность вылета самцов и самок *C. pamphilus* (рис. 2), так как самцы всегда появляются раньше самок. Это явление подробно описано в литературе под названием "протандрия" [Захарова, 2004]. Оно было выявлено у многих видов дневных бабочек, а также некоторых жуков [Лобанова, Захарова, 2003; Захарова, 2004; Шкурихин, Захарова, 2006; Копылов, Малков, 2009]. Протандрия прослеживается как у моно-, так и бивольтинных видов насекомых [Захарова, 2004]. Ее адаптивная значимость, несмотря на массив имеющихся сведений, остается до конца не выясненной. Считается, что она отражает репродуктивную стратегию самцов и имеет эпигенетические корни [Захарова, 2004; Копылов, Малков, 2009].

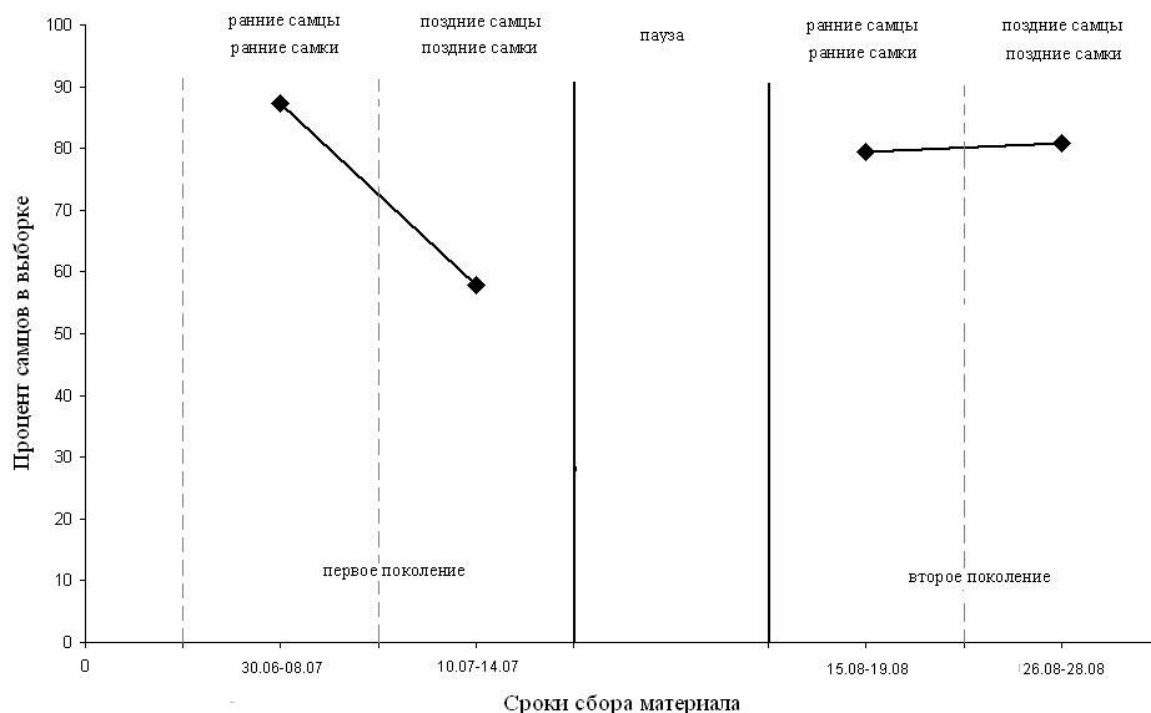


Рис. 2. Динамика соотношения полов в популяции сенницы *C. pamphilus*.

На основе анализа динамики соотношения полов в популяции исходная совокупность объектов разграничена на категории в зависимости от сроков лёта. В первом поколении к ранним самцам и самкам отнесены особи, собранные в период 30.06-08.07, к поздним – 10.07-14.07; во втором поколении к ранним - 15.08-19.08, к поздним - 26.08-28.08.

Динамика морфологических отличий *C. pamphilus*.

С помощью метода главных компонент выявлены различия между выборками. Достаточно иллюстративным является расположение центроидов *C. pamphilus* в пространстве первой компоненты, снимающей большую часть исходной дисперсии (54,55%). Ее можно интерпретировать в качестве переменной, отражающей размерный аспект изменчивости. Распределение выборок в вдоль оси первой переменной достаточно четко демонстрируют половые различия в абсолютных размерах крыла, самки заметно крупнее самцов (рис. 3). Полученные данные согласуются с литературными сведениями [Захарова, 2004, 2008; Копылов, Малков, 2009 и мн. др.]. Селективное преимущество крупных самок может быть обусловлено положительной корреляцией между размерами и потенциальной плодовитостью, отмеченной у дневных бабочек как на внутривидовом [Kimura, Tsubaki, 1986], так и на межвидовом уровне [García-Barros, 2000].

Кроме того, на рисунке 3 отчетливо прослеживаются отличия между выборками в линейных размерах имаго в зависимости от сроков их лёта. Ранние самцы, как у первого, так и второго поколения заметно крупнее последующих, что вероятно следует относить к прямому влиянию протандрии на изменчивость крыла.

Несколько по иному можно интерпретировать распределение центроидов вдоль оси второй переменной. Вторая главная компонента, главным образом указывает на специфику пропорциональной зависимости элементов крыла, отражая тем самым особенности его конфигурации. Принимая во внимание, высокую наследуемость формы крыла [Tanaka, 1987] мы можем трактовать вторую компоненту как генетически детерминированную переменную.

Опираясь на распределение центров облаков объектов вдоль вектора второй главной компоненты (рис. 3), снимающей 8,93% межгрупповой дисперсии, мы можем достаточно четко судить о половой специфике конфигурации крыла бабочек. Крыло самки, как показывает анализ вкладов признаков во вторую переменную (табл. 1), имеет удлиненное, но несколько суженное в поперечном направлении крыло. Крыло самца наоборот более широкое и укороченное по абсолютной длине. Кроме того, самцы имеют большую согласованность в вариации структурных элементов (среднее значение коэффициента детерминации, вычисленного на основании корреляционной матрицы признаков, выше у самцов (самцы: $0,24 \pm 0,02$, самки: $0,14 \pm 0,14$)). Выявленная неоднородность конфигурации крыла у разных групп, вероятно, связана со спецификой полета насекомых.

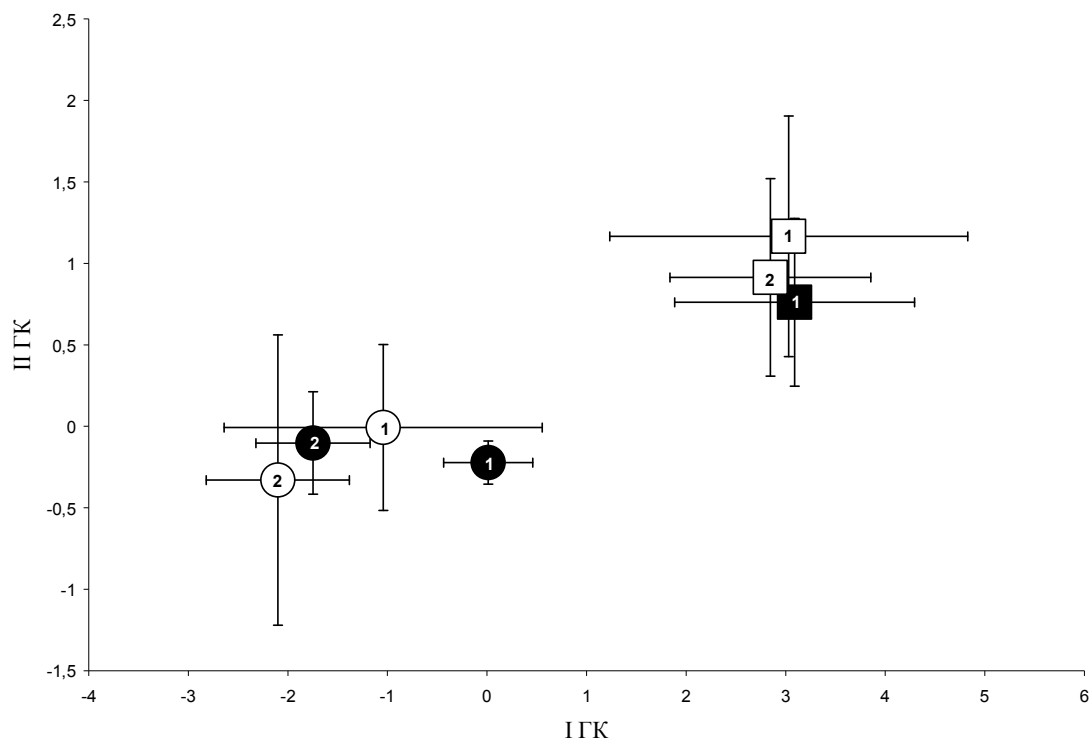


Рис. 3. Распределение центроидов *C. pamphilus* в пространстве первой и второй главных компонент. Выборки самцов обозначены кругом, самок – квадратом. «Ранние» и «поздние» бабочки показаны черным и белым цветом соответственно. Цифрой указаны представители первого и второго поколения.

Таблица 1

Вклады признаков в главные компоненты (*1000)

Признак	I ГК	II ГК	Признак	I ГК	II ГК
1	906,7	-163,8	7	674,9	285,0
2	803,9	-399,3	8	832,8	-244,5
3	536,3	549,3	9	790,7	-272,4
4	493,5	482,9	10	565,1	-174,6
5	664,9	204,7	11	504,8	477,9
6	584,5	-320,6	12	599,1	120,2

Результаты

Проведенные исследования показали, что у сенниц *C. pamphilus* достаточно четко прослеживается протандрия, то есть несовпадение сроков лётной активности самцов и самок. В тоже время необходимо заметить, что в зависимости от динамики соотношения полов в популяции меняются абсолютные размеры бабочек, самцы становятся мельче, самки – более стабильны во времени.

Вероятно механизм и стабильность проявления протандрии в природных популяциях, прежде всего, обусловлен высокой степенью моногамности самок [Захарова, 2004], на фоне сравнительно постоянных сроков преимагинального развития. Скорее всего, направленная изменчивость абсолютной величины крыла самцов является результатом действия отбора, направленного на селективный успех в конкуренции за самку.

Автор выражает слова искренней благодарности П.Ю. Малкову за оказанную всестороннюю помощь на всех этапах исследования.

Литература

1. *Артемова Е.А.* Клиальная изменчивость крылового рисунка в популяциях голубянки *Polyommatus icarus* Rott (Lepidoptera, Lycaenidae) // Генетика. Т.41, № 8. 2005. - С. 1055-1067.
2. *Бродский А.К.* Механика полета насекомых и эволюция их крылового аппарата. - Л.: ЛГУ, 1988. - 208 с.
3. *Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Епифанцева Л.Ю., Поздняков А.А., Дунал Т.А., Абрамов С.А.* Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. – Новосибирск: Изд-во СОРАН, 2004. – 232 с.
4. *Ефимов В.М., Ковалева В.Ю.* Многомерный анализ биологических данных: учебное пособие. – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2007. - 75 с.
5. *Захарова Е.Ю.* Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) // Евразийский энтомологический журнал. 2004. – №3, вып. 1. - С. 59-65.
6. *Захарова Е.Ю.* Фенотипическая изменчивость глазчатых пятен в природных популяциях *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera, Satyridae) // Энтомологическое обозрение, LXXXVII, 4, 2008. - С. 741-755.
7. *Копылов М.А., Малков П.Ю.* Внутривидовая изменчивость размеров и конфигурации структурных элементов крыла бархатницы *Satyrus dryas* (Lepidoptera, Satyridae) // Алтайский зоологический журнал. Вып. 3. 2009. - С. 44-48.
8. *Кориунов Ю.П.* Булавоусые чешуекрылые Урала, Сибири и Дальнего Востока (определитель и аннотации). – Новосибирск, 2000. – 227с.
9. *Кориунов Ю.П.* Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. – Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2002. – 424с.
10. *Лобанова Н.Л., Захарова Е.Ю.* Протандрия и фенотипическая изменчивость популяций гоплии золотистой *Hoplia aureola* Pall (Coleoptera: Scarabaeidae) // Проблемы глобальной и региональной экологии: Материалы молодых ученых, 31 марта - 4 апреля 2003г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2003. - С. 122-133.
11. *Павлинов И.Я.* Геометрическая морфометрия – новый аналитический подход к сравнению компьютерных образов // Информационные и телекоммуникационные ресурсы в зоологии и ботанике. - СПб, 2001. - С. 65–90
12. *Татаринев А.Г., Долгин М.М.* К познанию внутривидовой изменчивости бархатницы *Erebia euryale* Esp. (Lepidoptera, Satyridae) на Европейском Северо-Востоке России // Энтомологическое обозрение, LXXVIII. 1, - С. 155-162.
13. *Шкурихин А.О., Захарова Е.Ю.* Динамика соотношения полов и изменчивость размеров *Pieris rapae* Linnaeus, 1758 и *P. napi* Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Pieridae) в Свердловской области // Экология в меняющемся мире: Мат. конф. молод. уч., 24-28 апреля 2006г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2006. - С. 296-298.
14. *Шкурихин А.О., Ослина Т.С., Васильев А.Г.* Изменчивость формы крыльев огородных белянок *P. napi* и *P. rapae* и ее связь с меланиновыми элементами рисунка // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Материалы конф. молодых ученых, 21 – 25 апреля 2008 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Изд-во «Гошицкий», 2008. - С. 318-326.
15. *Garcia-Barros E.* Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) // Biological Journal of the Linnean Society. 2000. Vol.70. P. 251–284.
16. *Kimura K., Tsubaki Y.* Female size and age-specific-fecundity in the small white butterfly *Pieris rapae crucivora* Boisduval (Lepidoptera: Pieridae) // Research Population Ecology. 1986. Vol.28. P. 295–304.
17. *Rohlf F.J.* tpsDig 2.12 (program). Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. 2008.
18. *Tanaka Y.* Polygenic analyses on morphological characters of *Pieris rapae crucivora* (Pieridae: Lepidoptera). II. Phenotypic, genetic and environmental correlations // Jpn. J. Genet. Vol. 62. 1987. – P. 59-67.

INTRASEASONAL VARIABILITY THE SIZE AND THE CONFIGURATION OF THE OF WING OF COENONYMPHA PAMPHILUS L. (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) IN THE FOOTHILLS OF ALTAI

Kopilov M.A.

In the presented work the estimation of intraseasonal variability of morphology *C. pamphilus* in foothills of Altai is given. The vector of change of linear sizes of the wing, conterminous with dynamics of a parity of floors is revealed. Sexual distinctions in sizes and the form of a wing of an insect are reflected.