ЗАХАРОВА ЕЛЕНА ЮРЬЕВНА

На правах рукописи

УДК 581:591.15:595.789

АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГЛАЗЧАТЫХ ПЯТЕН БАРХАТНИЦ

(*Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae*)

03.00.08 - зоология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург - 2002

Работа выполнена на кафедре зоологии Уральского государственного университета им. А.М. Горького и в лаборатории экспериментальной экологии Института экологии растений и животных Уральского Отделения Российской Академии Наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор Новоженов Ю.И.

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук Васильев А.Г.
кандидат биологических наук Лагунов А.В.

Ведущая организация:
Уральский государственный лесотехнический университет

Защита диссертации состоится "5" II 2002 г. в "13" часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 в Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу:
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

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

Автореферат разослан "27" XII 2001 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук Нифонтова М.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Изучение закономерностей фенотипической изменчивости необходимо для решения таких биологических проблем как эволюционное прогнозирование, экологический мониторинг и оценка устойчивости популяционной структуры вида. Методической основой таких исследований служит фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне [Васильев, 1996]. Бабочек бархатниц (*Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae*) отличает разнообразие видов, широта распространения и массовая встречаемость, что превращает их в удобный объект для решения указанных проблем.

Крыловой рисунок бархатниц состоит из различных типов элементов, один из которых – глазчатые пятна. Глазчатые пятна являются, с одной стороны, предметом популяционно-географических исследований [Dowdeswell, Ford, McWhirter, 1957; Ford, 1965; McWhirter, 1957 и др.], а с другой – объектом биологии развития, генетики и молекулярной биологии [Brakefield et al., 1996; Carroll et al., 1994; Paulsen, Nijhout, 1993 и др.], что создает предпосылки к возникновению "нового синтеза эволюционной биологии и биологии развития" [Гилберт и др., 1997]. В этой связи анализ закономерностей фенотипической изменчивости глазчатых пятен бархатниц приобретает особую актуальность.

Для анализа фенотипической изменчивости природных популяций ряда обитающих на Урале видов бархатниц мы использовали хроно-географический подход, который "предполагает синхронный сбор популяционных проб из разных участков ареала в течение нескольких лет для получения адекватного представления о масштабах хронографической изменчивости каждой популяционной группировки по сравнению с географической изменчивостью" [Васильев и др., 2000, с. 7]. В рамках этого подхода была изучена изменчивость размеров глазчатых пятен, проведена оценка стабильности их проявления в

крыловом рисунке, показана пороговость этого явления и составлен каталог фенов.

С точки зрения биологии развития глазчатое пятно представляет собой удобный модельный объект для анализа особенностей реализации генетической программы, морфогенеза пороговых признаков и путей возникновения фенотипического разнообразия. Одним из способов решения этих вопросов является конструирование эпигенетического ландшафта и изучение его свойств. Поэтому использование имеющихся моделей и разработка новых сохраняет свою актуальность.

Цель работы - изучение фенотипической изменчивости глазчатых пятен у различных видов бархатниц и реконструкция эпигенетического ландшафта этого признака на популяционном уровне.

Для достижения этой цели решали следующие **задачи**:

1. Выделение в крыловом рисунке бархатниц глазчатых пятен, отличающихся дискретностью проявления и каталогизация обнаруженных фенов. Определение пороговых величин имеющихся пятен рисунка, необходимых для появления новых пятен (фенов) на крыле.
2. Выявление структуры связей между глазчатыми пятнами крылового рисунка.
3. Построение модели эпигенетического ландшафта популяции и анализ ее свойств. Анализ пространственно-временного аспекта изменчивости глазчатых пятен в природных популяциях бархатниц с учетом влияния половых различий на размеры и частоту встречаемости глазчатых пятен.
4. Исследование особенностей половой структуры и влияния протандрии на фенооблик природных популяций.
5. Построение спектров изменчивости и прогнозирование потенциально возможных крыловых рисунков в пределах подсемейства *Satyrinae*.

Научная новизна и теоретическая значимость определяются во-первых, расширением круга объектов исследования. До настоящего времени особенности

фенотипической изменчивости глазчатых пятен бархатниц были изучены на следующих видах: *Maniola jurtina, Aphantopus hyperantus, Coenonympha tullia, Bicyclus anynana, Heteronympha merope merope* и некоторых других. Помимо вышеупомянутых трех первых видов мы исследовали еще восемь новых: *Coenonympha glycerion, C. arcania, C. pamphilus, Minois dryas, Lasiommata maera, L. petropolitana, Lopinga achine, Oeneis tarpeia.* Это существенно расширило имеющиеся представления об изменчивости крылового рисунка в пределах подсемейства *Satyrinae.*

Во-вторых, сборы материала проводили в новых, ранее не изученных в этом отношении районах (Средний и Южный Урал), что позволило сопоставить результаты с известными литературными данными. Например, вид *Maniola jurtina* отличает клинальная изменчивость по числу пятен в крыловом рисунке на территории Центральной и Западной Европы [Ford, 1965]. Полученные нами результаты показывают, что весьма удаленные в географическом отношении популяции могут иметь сходный фенооблик.

В-третьих, при анализе изменчивости глазчатых пятен одновременно учитывали как метрические, так и неметрические признаки. Это позволило связать размерные характеристики пятен с дискретностью проявления их в фенотипе.

В-четвертых, модифицирован метод отображения фенотипического признака “глазчатое пятно” в виде эпигенетического ландшафта и разработана новая методика визуализации этого ландшафта.

В-пятых, доказана пороговость проявления отдельных пятен крылового рисунка, что позволяет рассматривать их как фены и служит причиной ограниченного числа потенциально возможных фенетических комбинаций.

Практическая ценность работы определяется возможностью использования выделенных фенов крылового рисунка для оценки степени устойчивости популяционной структуры вида, экологического мониторинга природных популяций бархатниц. Визуализация эпигенетического ландшафта

позволяет исследовать особенности реализации генетической программы развития по метрическим характеристикам морфологических признаков.

Положения, выносимые на защиту.

1. Глазчатые пятна бархатниц проявляются в крыловом рисунке как фены. Развитие этих пятен имеет пороговый характер, поэтому их фенотипическую изменчивость определяют эпигенетические механизмы.

2. Фенотипическую изменчивость глазчатого пятна в пределах одной выборки можно представить как единичный "срез" эпигенетического ландшафта. Предлагается методика, позволяющая по серии "срезов" визуализировать эпигенетический ландшафт популяции.

3. Анализ эпигенетических ландшафтов в сочетании с построением спектров изменчивости позволяет представить потенциально возможные фенетические комбинации крыловых рисунков.

Апробация диссертации. Результаты работы были доложены и представлены на конференциях молодых ученых Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, 1995, 1998, 1999, 2000, 2001), на XXXIV Международной научной студенческой конференции "Студент и научно-технический прогресс" (Новосибирск, 1996), на Всероссийской конференции "Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий" (Курган, 1998), на региональной конференции молодых ученых "Современные проблемы экологии, микробиологии и иммунологии" (Пермь, 1999), на международной конференции "Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере" (Сыктывкар, 1999), на международной конференции "Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии" (Новосибирск, 2000).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 20 работ.

Структура и объем работы. Рукопись состоит из введения, 6 глав, выводов, списка цитированной литературы и приложения. Диссертация изложена на 110 страницах машинописного текста, содержит 15 таблиц, 54

рисунка (из них 16 в приложении). Список литературы включает 140 работ, в том числе 54 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы.

1.1. Проблема изучения фенотипической изменчивости в природных популяциях животных.

В данном разделе главы рассмотрена проблема изучения фенотипической изменчивости в природных популяциях животных с точки зрения эпигенетической теории Уоддингтона-Шмальгаузена, которая в последнее время рассматривается как возможная основа нового эволюционного синтеза [Гродницкий, 2001].

1.2. Фенотипическая изменчивость глазчатых пятен чешуекрылых.

Приведены данные об изучении общих закономерностей изменчивости окраски насекомых (жесткокрылых и чешуекрылых). Рассмотрена схематизация крылового рисунка чешуекрылых Шванвича (1924, 1949, 1955, 1956) и нимфалоидный прототип рисунка, предложенный Ничаутом [Nijhout, 1990]. "Глазчатые пятна" или "глазки", представляют собой концентрические структуры в крыловом рисунке чешуекрылых. Они напоминают глаза крупных животных и отличаются значительной внутри- и межвидовой изменчивостью числа и размера. Разработаны два подхода к изучению изменчивости глазчатых пятен: популяционно-географический [Dowdeswell et al., 1957; Ford, 1965; McWhirter, 1957 и др.] и генетический, касающийся механизма детерминации глазчатого пятна в онтогенезе и процесса его формирования [Brakefield et al., 1996; Carroll et al., 1994; Paulsen, Nijhout, 1993 и др.].

1.2. Экология и географическое распространение бархатниц (*Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae*)

Приведена информация о систематическом положении, экологии и географическом распространении 11 видов бархатниц, изученных в данной работе: *Lasiommata petropolitana* (Fabricius,1787), *L. maera* (Linnaeus, 1758),

Lopinga achine (Scopoli, 1763), *Coenonympha tullia* (Müller,1764), *C. arcania* (Linnaeus, 1761), *C. glycerion* (Borkhausen, 1788), *C. pamphilus* (Linnaeus, 1758), *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758), *Maniola jurtina* (Linnaeus,1758), *Minois dryas* (Scopoli,1763), *Oeneis tarpeia* (Pallas, 1771).

Глава 2. Материал и методы

Сборы энтомологического материала проводили в природных популяциях бархатниц на территории Среднего и Южного Урала. Бабочки отлавливались автором в Свердловской области с 1993 по 1995 г, в Челябинской области с 1995 по 1999 г. Материал в д. Фомино Свердловской области был собран студентами и сотрудниками кафедры зоологии Уральского госуниверситета (УрГУ) в периоды с 1991 по 1993 г. и с 1996 по 1999 гг., а в Ильменском заповеднике (ИГЗ) – в период с 1992 по 1995 гг. Выборки *C. tullia* из коллекции чешуекрылых Института экологии растений и животных (ИЭРиЖ) УрО РАН были использованы с любезного разрешения к.б.н. с.н.с. В.Н. Ольшванга. Выборка *C. pamphilus* из Курганской области была предоставлена в распоряжение автора доцентом Курганского госпедуниверситета Н.А. Уткиным. Определение материала проводили с использованием специальной литературы [Ольшванг, Баранчиков 1982, Некрутенко, 1985, 1990; Татаринов, Долгин, 1999; Higgins, Riley, 1994].

Было проанализировано 42 выборки (всего 7734 экземпляра) одиннадцати видов бархатниц (*Lasiommata petropolitana*, *L. maera*, *Lopinga achine*, *Coenonympha tullia*, *C. arcania*, *C. glycerion*, *C. pamphilus*, *Aphantopus hyperantus*, *Maniola jurtina*, *Minois dryas*, *Oeneis tarpeia*). Выбор объектов исследования обусловлен массовой встречаемостью этих видов (кроме *C. tullia*) на Среднем и Южном Урале, что позволяет получить репрезентативные выборки в течение полевого сезона. Бабочек отлавливали регулярно на протяжении всего срока лета имаго, что позволило проследить динамику соотношения полов. Половая структура популяции оценивалась в целом как процентное соотношение полов в выборке.

Камеральная обработка материала (за исключением выборок *A. hyperantus* 1991-1995 гг.) включала в себя определение пола особи, измерения размеров крыльев и глазчатых пятен на нижней стороне крыльев с использованием окулярного микрометра на бинокулярном микроскопе МБС-10 при увеличении 8×0,6.

Длину переднего крыла измеряли от основания жилки Sc до вершины крыла, а длину заднего крыла – от основания жилки Rc до вершины жилки Cu1. Диаметр пятна измеряли вдоль срединной линии той ячейки крыла, в которой оно расположено. В случае, если пятно не имело правильной сферической формы, всегда измеряли его максимальный диаметр.

Пятна, частота встречаемости которых была меньше 100 %, мы рассматривали в качестве фенов. Такие пятна обязательно должны присутствовать на обеих сторонах особи одновременно. Редкие асимметричные случаи проявления пятен не вносили в общий каталог.

Статистическую обработку результатов осуществляли методами корреляционного, многофакторного дисперсионного, кластерного, факторного, дискриминантного анализов с использованием статистических пакетов программ Statistica Version 5.0 и Systat Version 3.0. Фенетические дистанции по Хартману вычисляли с использованием статистического пакета программ «ФЕН 3.0», разработанного А.Г. Васильевым в ИЭРиЖ УрО РАН.

Глава 3. Пороговая изменчивость фенов - глазчатых пятен крылового рисунка

3.1. Описание и каталогизация фенов.

В данном разделе приведено описание разнообразия форм пятен крылового рисунка, обнаруженного в выборках. Составлен католог фенов и указаны частоты их встречаемости для каждого вида с учетом пола.

3.2. Пороговое проявление фенов.

Методом многофакторного дисперсионного анализа показано, что фены развиваются на крыльях с крупными пятнами, достигшими определенного

(порогового) размера. Если размеры пятен рисунка не достигают критической величины, то данный фен не проявляется. Это наблюдается у обоих полов для всех изученных видов, если анализ проводится на пятнах рисунка одного крыла.

Полученные результаты доказывают пороговый характер проявления фенов крылового рисунка, что служит дополнительным свидетельством эпигенетического характера фенотипической изменчивости.

3.3. Структура фенотипических корреляций.

Исследования коррелятивных связей между элементами крылового рисунка бабочек немногочисленны. Примером может служить работа Паулсен и Ничаута [Paulsen, Nijhout, 1993], в которой была подробно описана структура фенотипических корреляций между всеми элементами крылового рисунка нимфалиды *Precis coenia*. Авторы не обнаружили значительной связи между элементами рисунка, принадлежащими к различным сериям гомологов, в частности, между парафокусными элементами и глазчатыми пятнами.

Нами изучена структура коррелятивных связей между глазчатыми пятнами у *Lasiommata petropolitana*, *Lopinga achine*, *C. arcania*, *C. glycerion*, *C. pamphilus*, *Aphantopus hyperantus*, *Maniola jurtina*, *Minois dryas*.

Результаты кластерного и факторного анализов показывают следующую структуру фенотипических корреляций.

1) Наиболее тесно связаны пятна рисунка одного крыла, расположенные в соседних крыловых ячейках.

2) Значительные корреляции имеются между пятнами, расположенными в гомологичных ячейках переднего и заднего крыльев.

3) Общий паттерн корреляций определяют стабильные пятна (частота встречаемости в крыловом рисунке – 100 %). Фены, редкие по частоте встречаемости, практически независимы от других пятен крылового рисунка.

4) Структура фенотипических корреляций качественно подобна у обоих полов.

Представленные выводы (первые два) не только согласуются с литературными данными [Paulsen, Nijhout, 1993], но и существенно дополняют

их. Между стабильными пятнами рисунка и наиболее часто встречающимися фенами обнаружены высокие достоверные коэффициенты корреляции. Самые редкие фены менее всего коррелируют по размеру как между собой, так и со всеми остальными пятнами рисунка. Полученный нами материал не подтвердил влияния половых различий на структуру корреляций.

Глава 4. Популяционная изменчивость глазчатых пятен бархатниц

4.1. Изменчивость глазчатых пятен в качестве неметрических признаков.

4.1.1. Изменчивость числа пятен.

Изучение природных популяций насекомых направлено на определение а) их границ [Новоженов и др., 1973], б) степени разнообразия центральных и периферических областей [Новоженов, Михайлов, 1997], в) географической и временной изменчивости [Новоженов, 1989; 1997а, 1997б].

Для сравнения природных популяций бабочек мы использовали метод оценки числа пятен, разработанный на модельном объекте *Maniola jurtina*. Анализ выборок из четырех местообитаний *Aphantopus hyperantus* в Свердловской и Челябинской областях был проведен по такому признаку как количество пятен на левом переднем крыле. Ранее было показано, что в популяциях этого вида встречаются особи с одним, двумя и тремя пятнами на передних крыльях [Новоженов, 1989]. Мы обнаружили бабочек *A. hyperantus* без глазчатых пятен в рисунке передних крыльев. Их доля в выборке невелика и не превышает 2 % [Захарова, 1997].

Форма распределения частот встречаемости бабочек по числу пятен имеет сходный вид для всех выборок: большинство составляют особи с двумя или тремя пятнами (модальные классы), реже встречаются особи без пятен и с одним пятном. Различия между обобщенными по ряду лет выборкам из всех местообитаний Свердловской (д. Фомино, г. Екатеринбург) и Челябинской (ИГЗ и д. Серпиевка) областей оказались статистически недостоверны по критерию χ^2. Следовательно, по количеству пятен свердловские и челябинские популяции *A. hyperantus* неотличимы друг от друга. На основании указанного признака

изученные популяции можно представить как единую группировку на данном участке ареала.

Подобное сходство популяций наблюдается и при значительной географической изоляции. В нашем распоряжении имеются репрезентативные выборки самцов *Maniola jurtina,* а в литературе опубликованы данные об изменчивости числа пятен у самцов этого же вида, полученные с территории небольшого изолированного островка Great Ganilly [Ford, 1965]. Это позволяет, используя результаты Форда, провести сравнительный анализ изменчивости *M. jurtina* по двум регионам - Южному Уралу и Англии. Соотношение самцов *M. jurtina* с различным числом пятен из выборок английской и уральских популяций показывает, что диапазон варьирования от года к году сопоставим с диапазоном изменчивости в пространстве.

Достоверно значимые различия обнаружены между генерациями самцов из Great Ganilly за 1956 – 1958 гг. и самцами из популяций Южного Урала за 1996 г., в то время как остальные выборки достоверно не различаются. Таким образом, весьма удаленные в пространственном и временном отношении популяции, имеют сходный фенооблик. Географическая изменчивость оказывается сопоставима с временной.

4.1.2. Фенетические дистанции.

Изучение пространственной и временной компонент изменчивости природных популяций связано с оценкой диверсификации популяций в пределах ареала. Под популяционной диверсификацией понимается процесс, направленный на наибольшее приспособление популяций к местным условиям, сопровождающийся возникновением устойчивых генетических, фенотипических и экологических (в самом широком смысле, включая поведение) различий между ними, по которым и возможно оценить уровень внутривидовой дифференциации [Васильев, 1983].

В связи с тем, что изучаемый нами морфологический признак является пороговым и дискретным в своем проявлении, анализ изменений фенооблика

природных популяций в пространстве и времени возможно вести методами фенетики популяций, например, путем вычисления фенетических дистанций.

Для девяти выборок из трех популяций *Aphantopus hyperantus* были рассчитаны фенетические дистанции по Хартману и построен граф минимальных дистанций (рис. 1). Фенетические различия между выборками из разных местообитаний превышают различия, полученные для этих же выборок в разные годы. Дистанции между выборками из одной популяции за ряд лет крайне малы и в большинстве случаев статистически недостоверны. Тем не менее, нам не приходится говорить о четкой феногенетической обособленности данных популяций, поскольку иногда величина различий по годам оказывается сопоставима с величиной географических различий. Например, значение фенетической дистанции (MMD) для выборок ИГЗ – 96 и ИГЗ – 97 равно 2,695, что сопоставимо с величиной MMD между выборками из разных популяций (ИГЗ – 96 и Екатеринбург – 96 MMD = 2,706).

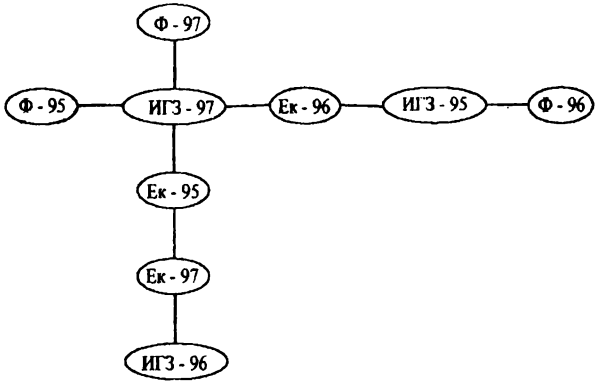

Рис. 1. Граф минимальных фенетических дистанций между выборками *Aphantopus hyperantus*. (Ф - д. Фомино, Ек – окр. г. Екатеринбурга, ИГЗ – Ильменский госзаповедник.)

4.2. Изменчивость глазчатых пятен в качестве метрических признаков.

Дальнейший анализ хроно-географической изменчивости природных популяций бархатниц мы проводили по признакам “длина крыла” и “размер глазчатых пятен”. В качестве модельных было выбрано три наиболее массовых

(*Coenonympha arcania, C. glycerion* и *Aphantopus hyperantus*), метрическая изменчивость которых была исследована с помощью дискриминантного анализа. Для всех трех видов обнаружены достоверные половые различия в значениях метрических признаков. Оценка размеров пятен показала, что полигоны изменчивости самцов и самок не перекрываются в пространстве первых двух канонических осей. Самцы мельче и имеют более мелкие пятна крылового рисунка, чем самки.

Достоверные различия были обнаружены между полами и поколениями в пределах одной популяции и между выборками из разных популяций. Например, сенницы *C. arcania* и *C. glycerion* из д. Фомино достоверно крупнее по общему размеру и размеру пятен, чем бабочки тех же видов из Ильменского заповедника. Достоверно различаются особи *A. hyperantus,* отловленные в разных местообитаниях. Бабочки этого вида из д. Фомино крупнее, чем из окрестностей г. Екатеринбурга, но и те, и другие мельче, чем ильменские.

Таким образом, используя хроно-географический подход, был проведен анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости глазчатых пятен крылового рисунка нескольких видов бархатниц Среднего и Южного Урала. Три модельных вида (*C. arcania, C. glycerion* и *A. hyperantus*) по частотам встречаемости фенов имеют сходный фенооблик популяций и их географическая изменчивость сопоставима с изменениями в ряду поколений (во времени). Однако, своеобразие популяционных группировок оказывается возможным описать по тем же самым глазчатым пятнам, используя их в качестве метрических признаков. Исходное предположение о том, что свердловские и челябинские группировки являются разными популяциями, подтверждается существованием достоверных различий по размерам пятен рисунка и длинам крыльев.

4.3. Влияние протандрии на фенооблик природных популяций

В изученных нами выборках бархатниц доля самцов варьирует от 60 % до 90 %. Нередко помимо неравновесного соотношения полов в популяциях бабочек существует асинхронность в появлении имаго разных полов. Явление

более раннего вылета самцов по сравнению с вылетом самок, известное как протандрия, неоднократно обсуждалось в литературе [Wiklund, Fagerstrom, 1977; Wiklund, Solbreck, 1982; Wiklund et al, 1991; Leimar, 1996 и др.]. В результате проведенных исследований нами было установлено, что во всех рассматриваемых популяциях бархатниц лет у самцов начинается и заканчивается раньше, чем у самок. При сравнении природных популяций бабочек по частотам встречаемости фенов оказывается необходимым параллельное сравнение их половой структуры и учет существующей протандрии на протяжении всего срока лета. В противном случае, фенооблик популяции будет отражать определенный временной срез, а не фенотипическую структуру в целом.

Глава 5. Эпигенетическая изменчивость глазчатых пятен в популяциях бархатниц

5.1. Моделирование эпигенетического ландшафта популяции.

Глазчатые пятна крылового рисунка бархатниц проявляются дискретно, что указывает на существование пороговых ограничений в процессе их развития. Это позволяет представить их в виде фенов – устойчивых состояний дискретных неметрических признаков [Васильев, 1996], а наблюдаемую изменчивость рассматривать как эпигенетическую. “Эпигенетическая изменчивость представляет собой вероятностное осуществление имеющегося в пределах групповой нормы реакции популяции набора устойчивых онтогенетических (эпигенетических) траекторий” [Васильев, 1992, с. 12]. Эпигенетическую изменчивость популяции удобнее всего описывать в виде эпигенетического ландшафта.

Одно из модельных отображений эпигенетического ландшафта популяции предложил А.Г. Васильев (1988). Изучая формирование рисунка надкрылий жуков *Brachyta interrogationis*, он показал, что порядок образования пигментных пятен и перемычек напоминает процесс заполнения грунтовыми водами русла высохшей реки. При повышении уровня грунтовых вод первыми

заполняются наиболее глубокие ямы и протоки между ними, потом все русло, и, наконец, образуется озеро. Наблюдаемая ландшафтная картина напоминает порядок формирования структуры рисунка надкрылий усача. Эту модель мы использовали для объяснения порядка формирования глазчатых пятен в крыловом рисунка бархатниц.

Обсуждаемая ниже модель была разработана в соавторстве с научными сотрудниками ИЭРиЖ УрО РАН к.б.н. В.В. Короной и к.б.н. М.В. Чибиряком. Эпигенетический ландшафт популяции можно представить, по аналогии, как плоский участок земной поверхности, на котором имеются ямы различной глубины, напоминающие карстовые воронки. Срезая почву на разных глубинах параллельно поверхности, мы получим серию плоскостей с отверстиями, диаметры которых будут соответствовать диаметрам воронок на этих глубинах. Если уровень "подземного среза" пройдет ниже воронки, то на плоскости не будет соответствующего отверстия. Отдельному срезу в нашей ландшафтной модели соответствует плоскость поверхности крыла с набором пятен рисунка. Диаметры отверстий, оставленных в почве воронками, отображают диаметры глазчатых пятен.

Построение ландшафтной модели включает следующие шаги:

1). Определение радиуса пятна в одной определенной крыловой ячейке и построение распределения значений этого признака по материалу всей выборки в виде гистограммы. В большинстве случаев распределение признака "размер пятна" приближается к нормальному. В случае если пятно является феном, то величина радиуса для первого класса распределения равна нулю. Если наличие пятна – стабильный признак (все особи в выборке имеют его в своем рисунке), то первый класс распределения включает минимальное значение его радиуса, обнаруженное в выборке (рис. 2А).

2). Преобразование гистограммы распределения размеров глазчатого пятна в кумуляту (рис. 2Б). Полученная кривая представляет собой новую форму

прежнего распределения. По оси абсцисс отложены размеры радиусов пятен для каждого класса, а по оси ординат, на этот раз, значения кумулятивного процента.

3). Конструирование общей конфигурации глазчатого пятна. Поскольку кумулята отображает изменения размеров радиуса пятна в выборке, то, удвоив имеющиеся величины, мы получим значения диаметров. Осуществим удвоение значений следующим образом: зеркально отобразим кумуляту в вертикальной плоскости. В результате получаем две кривых, расстояние между ветвями которых соответствует диаметру глазчатого пятна (рис. 2В).

4). Переход от плоской к трехмерной конфигурации (рис. 2Г). Представим себе, что обе кумуляты описывают контуры одного объекта. Назовем этот объект воронкой. Нижний и верхний срезы воронки соответсвуют минимальному и максимальному значениям диаметра пятна в выборке, а ее форма отображает характер изменения этого показателя в выборке. Максимальная глубина воронки соответствует значению кумулятивного процента особей, в рисунке которых обнаружено данное пятно.

"Нижний" диаметр и глубина воронки отображают особенности проявления пятна в крыловом рисунке. Если пятно является феном, то его "нижний" диаметр равен нулю. Глубина воронки в этом случае менее 100 %. Иными словами, такая форма воронки предполагает наличие в популяции особей, лишенных этого фена в рисунке. О доле этих особей можно судить по величине кумулятивного процента. Она определяется как разность между величиной, соответствующей дну воронки и ее верхним уровнем.

5.2. Сравнение популяций на основе модели эпигенетического ландшафта

Эпигенетический ландшафт популяции уникален и единичен, поскольку отражает общие черты развития каждой особи. "Разные популяции вида в силу уникальности их исторического взаимодействия с конкретной локальной экологической обстановкой будут эпигенетически различными. Смежные,

соседние популяции, поэтому будут обладать сходным, но всегда нетождественным эпигенетическим ландшафтом" [Васильев, 1992, с. 12].

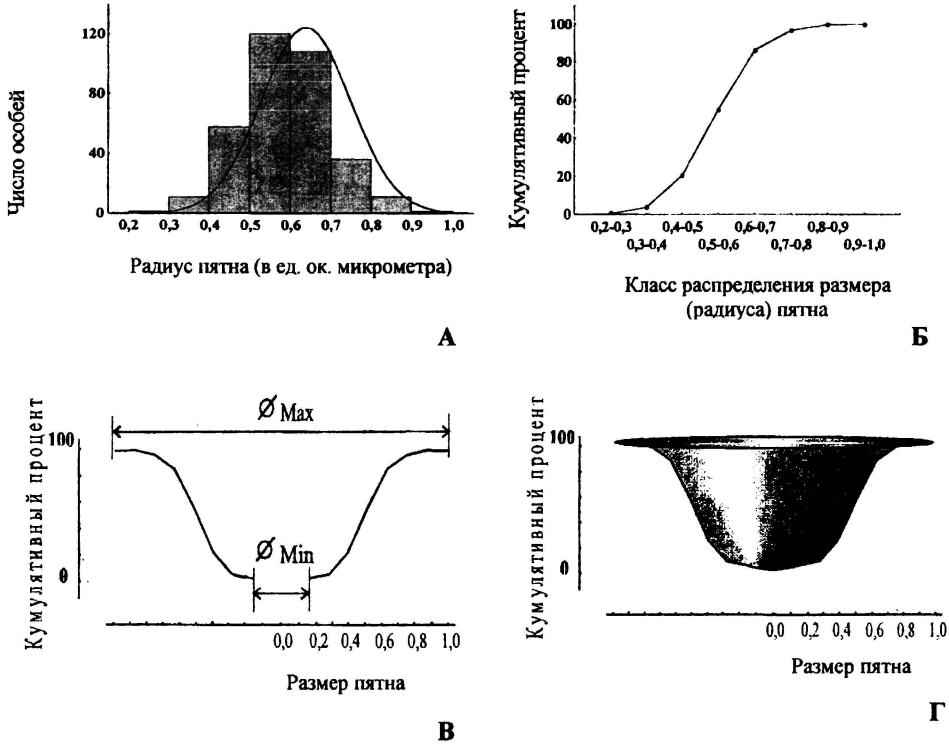

Рис. 2. Построение трехмерной модели эпигенетического ландшафта глазчатого пятна. Пояснения в тексте.

Для выяснения степени сходства были исследованы три популяции *Aphantopus hyperantus* и построены их эпигенетические ландшафты.

Наряду с методикой построения эпигенетических ланшафтов для сопоставления этих же популяций был применен метод оценки фенетических дистанций и дискриминантный анализ размеров пятен. Вычисление

фенетических дистанций не показало наличия достоверных различий между этими популяциями по частотам встречаемости фенов, но были обнаружены достоверные различия по размерам пятен методом дискриминантного анализа. Самыми крупными пятнами рисунка обладают ильменские бабочки, самыми мелкими – бабочки из окрестностей г. Екатеринбурга. В подавляющем большинстве различия в размерах между пятнами рисунка в исследованных популяциях достоверны.

Ранее мы показали, что половые различия глазчатых пятен в значительной степени перекрывают георафические и временные. Использование методики конструирования эпигенетического ландшафта не только это подтверждает, но и позволяет наглядно представить характер этих различий.

На примере *Coenonympha glycerion* хорошо заметно, что размеры пятен у самок крупнее и частота встречаемости фенов выше, чем у самцов. Поэтому если провести поперечный срез на одном и том же уровне отдельно для выборок самцов и самок, то окажется, что не все фены, присутствующие в рисунке самок, будут обнаружены у самцов. Методика построения эпигенетического ландшафта позволяет внести существенные уточнения в результаты, получаемые традиционными методами фенетики.

Глава 6. Анализ фенотипической изменчивости пятен крылового рисунка в подсемействе *Satyrinae* на популяционном, видовом и родовом уровнях. Иерархический подход

По методу, предложенному Е.Е. Коваленко и И.Ю. Поповым (1997), последовательно построены спектры изменчивости глазчатых пятен крылового рисунка для популяции, вида, рода и всей группы изученных видов и родов.

Показано, что существует прямо пропорциональная зависимость между числом пятен в рисунке переднего крыла и в рисунке заднего. Форма реального и возможного спектров изменчивости в пределах теоретического объясняется существующей структурой фенотипических корреляций и пороговым механизмом развития пятен в крыловом рисунке. Увеличение размера какого-

либо пятна коррелирует с увеличением размеров других пятен. Наиболее тесная корреляция существует между пятнами, расположенными в гомологичных ячейках переднего и заднего крыльев и пятнами рисунка одного крыла, расположенными в соседних крыловых ячейках. Когда размеры пятен достигают пороговой величины, в рисунке появляются фены – пятна с дискретным характером проявления. В результате общее число пятен в крыловом рисунке увеличивается.

Выводы

1. Обнаружено, что в крыловом рисунке бархатниц имеются глазчатые пятна, отличающиеся дискретностью проявления. Это позволяет рассматривать данную категорию пятен в качестве фенов. Наличие или отсутствие фена связано с определенным значением размера остальных пятен рисунка, что доказывает пороговый механизм его проявления и эпигенетическую природу фенотипической изменчивости.

2. Изучение структуры фенотипических корреляций показало, что наиболее тесно связаны между собой: а) пятна рисунка одного крыла из соседних ячеек; б) пятна, расположенные в гомологичных ячейках переднего и заднего крыльев. Общий паттерн корреляций определяют стабильные пятна (частота встречаемости в крыловом рисунке – 100%). Размеры редких фенов независимы от размеров других пятен крылового рисунка. Структура фенотипических корреляций качественно подобна у обоих полов.

3. Применение методики визуализации эпигенетического ландшафта глазчатых пятен показало, что в популяциях бархатниц одного вида существуют половые различия по размерам пятен и частотам встречаемости фенов, а между популяциями - хроно-географические, что не обнаруживалось при использовании традиционных фенетических методов.

4. Половую структуру популяций бархатниц отличает численное преобладание имаго самцов, а также их более ранний вылет. Протандрия и

неравное соотношение полов определяют фенооблик природных популяций изученных видов.

5 Изучение спектров изменчивости глазчатых пятен показывает наличие устойчивого набора фенетических комбинаций. Это позволяет прогнозировать потенциально возможные варианты комбинаций, поскольку их появление подчиняется определенной закономерности: изменение числа пятен рисунка (увеличение или уменьшение их количества) происходит, как правило, одновременно на переднем и заднем крыльях.

Список работ, опубликованных по теме диссертации.

1 Захарова Е.Ю. Хорологическая и хронографическая изменчивость полиморфизма в популяциях краеглазки (*Aphantopus hyperantus* L.) // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Матер. конф. Екатеринбург, 1995, 57-58 с.

2 Захарова Е.Ю. Изучение внутривидовой изменчивости и мониторинг состояния природных популяций по гомеостазу развития на примере вида *Aphantopus hyperantus* L. (*Lepidoptera, Satyridae*) // Студент и научно-технический прогресс (Биология): Матер. 34 Межд. научн. студ. конф. / Новосбирск, 1996, 49-50 с.

3 Захарова Е.Ю. Половые различия изменчивости рисунка крыльев бабочек семейства *Satyridae* // там же, 1997, 133 с.

4 Захарова Е.Ю. Изменчивость рисунка крыльев в семействе *Satyridae* (*Lepidoptera*) //Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Матер. конф. Екатеринбург, 1997, 80-82 с.

5 Захарова Е.Ю. Половые различия изменчивости крылового рисунка *Aphantopus hyperantus* L. (*Lepidoptera, Satyridae*) // Успехи энтомологии на Урале: Сб. науч. тр. Екатеринбург, 1997, 176-177 с.

6 Захарова Е.Ю. Опыт использования спектров изменчивости для анализа гетерогенности природных популяций на примере *Aphantopus hyperantus* L. (Lepidoptera, Satyridae) // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Матер. Всероссийск. конф. Курган, 1998, 146-148 с.

7. Захарова Е.Ю. Изменчивость крылового рисунка сенниц *Coenonympha glycerion* Bork. и *Coenonympha arcania* L. (*Lepidoptera, Satyridae*) Южного и Среднего Урала // Актуальные проблемы биологии: Тез. докл. V молодежн. научн. конф. Сыктывкар, 1998, С. 71.

8. Захарова Е.Ю. К изменчивости элементов крылового рисунка бархатниц (*Lepidoptera, Satyridae*) из популяций Южного и Среднего Урала // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Матер. конф. Екатеринбург, 1998, 158-162 с.

9. Захарова Е.Ю. Дискретные вариации крылового рисунка и стабильность их проявления у *Satyrus dryas* Sc. (*Lepidoptera, Satyridae*) на Южном Урале // Биологическое разнообразие животных Сибири: Матер. научн. конф. Томск, 1998, 60-61 с.

10. Захарова Е.Ю. К анализу морфологической изменчивости пятен крылового рисунка *Lopinga achine* Sc. (*Lepidoptera, Satyridae*) // Современные проблемы экологии, микробиологии и иммунологии: Матер. рег. конф. молодых ученых, Пермь, 1999, 29-31 с.

11. Захарова Е.Ю. Опыт выделения фенов и их композиций при анализе изменчивости крылового рисунка бархатниц (*Lepidoptera, Satyridae*) // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: Матер. конф. Екатеринбург, 1999, 73-74 с.

12. Захарова Е.Ю. К анализу изменчивости числа и размеров глазчатых пятен в крыловом рисунке сатирид (*Lepidoptera, Satyridae*) // Актуальные проблемы биологии и экологии: тез. докл. 6 молодежн. научн. конф. – Сыктывкар, 1999, С. 79.

13. Захарова Е.Ю. К изучению стабильности проявления фенетических признаков крылового рисунка бархатниц (*Lepidoptera, Satyridae*) на Среднем и Южном Урале // Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере. Матер. межд. конф. Сыктывкар, 1999, 79-81 с.

14. Захарова Е.Ю. К изменчивости пятен крылового рисунка и стабильности их проявления у бархатниц (*Lepidoptera, Satyridae*) // Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области. Матер. конф. Челябинск, 1999, 74-75 с.

15. Новоженов Ю.И., Захарова Е.Ю. Стационарное изучение и эколого-генетический мониторинг популяций некоторых видов бархатниц (*Lepidoptera, Satyridae*) на территории Ильменского заповедника // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала: Тез. докл. научно-практич. конф. Сыктывкар, 2000, 120-121 с.

16. Захарова Е.Ю. Эпигенетическая изменчивость некоторых элементов крылового рисунка бархатниц (*Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae*) // Проблема вида и видообразования: тез. докл. I межд. конф. Томск, 2000, 58-59 с.

17. Захарова Е.Ю. Глазчатые пятна как пороговые фенетические признаки рисунка крыльев бабочек. На примере бархатниц (*Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae*) // Биосфера и человечество: Матер. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2000, 112-120 с.

18. Zakharova E.Yu. Phenotypic variability of eyespots as homologous wing pattern elements in satyrs (*Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae*) // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Vol. 3, part 1. IC&G, Novosibirsk, 2000, 113-115 p.

19. Захарова Е.Ю. Феногенетические аспекты популяционной изменчивости глазчатых пятен бархатниц (*Lepidoptera: Satyridae*) // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Вып. 2: Матер. конф. молодых ученых Екатеринбург, 2001, 88-97 с.

20. Захарова Е.Ю Хроно-географический анализ популяционной изменчивости глазчатых пятен бархатниц (*Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae*) на Южном и Среднем Урале // Популяция, сообщество, эволюция: тез. докл. 5 всеросс. популяц. семинара Казань, 2001, 144-146 с.