

Е. В. Цветков
г. Санкт-Петербург, Русское Энтомологическое общество

Об изменчивости строения копулятивного аппарата *Leptidea reali* Reissinger, 1989 (Lepidoptera: Pieridae) в Ленинградской и Воронежской областях

Е. В. Tsvetkov. On *Leptidea reali* Reissinger, 1989 (Lepidoptera: Pieridae) genitalia structure variability in Leningrad and Voronezh Areas.

SUMMARY. Sympatric races of *Leptidea reali* Reissinger, 1989 were found during the material examination (740 ♂♂, 77 ♀♀ from Leningrad and Voronezh Areas). It is supposed, that habitat ecology peculiarities stimulate the appearance of behavior types (with different inclination to migration) and the races connected with them. Mechanism of adhesion of morphological indication (short length of aedeagus and ductus) with behavior is probably based on undeflecting phenotypes «flying off» under the pressure of strong migrant's (with elongated genitalia) genes inflow. In other words, it is thought, that accidental deflections in genitalia structure (aedeagus and ductus length reducing) are selective with low migration ability (in some habitats), as it leads to more adapted individuals number increasing because of the isolation.

New direction in geographical variability of *L. reali* was also found. This variability is not taken into account in *L. reali* intraspecific taxonomy. It can be observed during the transition from forest-steppe zone and deciduous forests (Voronezh Area) to taiga zone (Leningrad Area) and it affects morphological (genitalia), ecological and behavior peculiarities. The results of the investigation allow to suppose that *L. sinapis* (Linnaeus, 1758) and *L. reali* are closely related.

Введение

В настоящее время видовая самостоятельность таксона *Leptidea reali* Reissinger, 1989 не вызывает сомнений. Изучаются как географическая, так и индивидуальная изменчивости видов-двойников *L. sinapis* (Linnaeus, 1758) и *L. reali*. Описан ряд форм каждого из этих видов, а также несколько подвидов *L. reali* из разных частей ареала, протянувшегося по умеренному поясу от Западной Европы до Забайкалья [Большаков, 2005].

Выделенные подвиды *L. reali* различают лишь по окраске крыльев (причем не во всех случаях), тогда как надёжные различия в гениталиях подвидов практически не установлены [Большаков, 2005]. Географическая и внутривидовая изменчивости строения копулятивного аппарата этого вида остаются недостаточно изученными.

Для выявления изменчивости строения гениталий *L. reali* и *L. sinapis* и получения возможных выводов по биологии видов-двойников нами было предпринято настоящее исследование.

Сбор материала проводился в Ленинградской (включая территорию Санкт-Петербурга) и Воронежской областях. Кроме того, использованы материалы по Ленинградской области, предоставленные А. А. Киселёвым, Б. А. Храмовым, а также имеющиеся в коллекции Зоологического института РАН, включающие и единичные экземпляры *L. sinapis* с приграничных территорий (Псковская, Новгородская области, Карелия).

Материал и методы

Исследованный материал хранится в коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) (принятое ниже сокращение: ЗИН), в личной коллекции автора (место хранения не указано), в коллекциях А. А. Киселёва и Б. А. Храмова (К и Х соответственно).

Материал. *Leptidea reali* Reissinger (740 ♂♂, 77 ♀♀).

Ленинградская область (195 ♂♂, 27 ♀♀). Лужский р-н: близ пл. 131 км, 23.VII.1998, 1 ♀, Б. А. Храмов [X]; окр. пос. Тарковичи, 22-23.VII.2006, 54 ♂♂, 7 ♀♀; Чолово, 23.VII.2006, 5 ♂♂. Гатчинский р-н: Новинка, 23.VII.2006, 12 ♂♂, 4 ♀♀; бер. р. Суйды между Красницами и Горками, 25.VII.2003, 2 ♂♂; 24.VII.2006, 13 ♂♂, 2 ♀♀; 29.VII.2006, 11 ♂♂; близ д. Слудицы, 7 ♂♂, 1 ♀, 23.VII.2006; Чаша, 27.V.1995, 1 ♂, leg. А. А. Киселёв [К]; 24.V.1999, 1 ♂, leg. А. А. Киселёв [К]; Семрино, 24.VII.2006, 10 ♂♂; 29.VII.2006, 5 ♂♂, 1 ♀; Введенское, 24.VII.2006, 1 ♂; 1 км W д. Клетно, 24.VII.2006, 1 ♂; Вырица, 24.VII.2006, 1 ♀. Кировский р-н: окр. Малуксы, 12.V.2003, 1 ♂; 26.VII.2006, 3 ♂♂. Тосненский р-н: Саблино, 6.VI.1922, 1 ♂, leg. В. Кузнецов [ЗИН]. Волосовский р-н: окр. пос. Молосковицы, 10.VI.2005, 1 ♂. Выборгский р-н: 3 км N пос. Ольшаник, 1.VI.2002, 1 ♂. Приозерский р-н: NE окр. Ягодного, 01.VIII.2006, 2 ♂♂, 2 ♀♀; SE окр. пос. Варшко, 01.VIII.2006, 3 ♂♂, 1 ♀. Санкт-Петербург: между ст. Обухово и ст. Рыбацкое, 26.VII.2006, 12 ♂♂, 1 ♀; Пискаревка, 12.V.2006, 12 ♂♂, 3 ♀♀; 21-26.VII.2006, 36 ♂♂, 3 ♀♀.

Воронежская область (545 ♂♂, 50 ♀♀). Лискинский р-н: окр. х. Шепелев (близ Пухово), 6.V.2006, 109 ♂♂, 16 ♀♀. Острогожский р-н: между с. Рыбное и с. Успенское, пойма р. Тихая Сосна, 1-5.V.2006, 327 ♂♂, 23 ♀♀; 3 км SW с. Успенское, 1-5.V.2006, 109 ♂♂, 11 ♀♀.

Сравнительный материал. *Leptidea sinapis* (L.) (82 ♂♂, 31 ♀♀).

Ленинградская область и прилегающие регионы (35 ♂♂, 23 ♀♀). Лужский р-н: Низовская, 26.V.1989, 1 ♀, leg. А. А. Киселёв [К]. Выборгский р-н: Лейпясую, 24.V.1989, 1 ♂, 1 ♀, leg. А. А. Киселёв [К]; 3 км N пос. Ольшаник, 11.VI.2006, 11 ♂♂, 3 ♀♀; 1.VI.2002, 1 ♀; Горьковское, 6.VI.1970, 1 ♂, leg. С. Ю. Синёв [ЗИН]; 8.VI.1972, 1 ♀, leg. С. Ю. Синёв [ЗИН]. Всеволожский р-н: Токсово, 1993 г., 1 ♀, leg. С. И. Мельницкий. Гатчинский р-н: Посёлок, 5.VI.1987, 1 ♂, leg. А. В. Безбородкин; Чаша, 27.V.1995, 2 ♂♂, leg. А. А. Киселёв [К]; Красницы, 12.VI.1987, 1 ♂, leg. Г. А. Григорьев [X]; Вырица, 15.VI.1974, 1 ♂, leg. Прасолов [ЗИН]. Волосовский р-н: Келози, 10.VI.1987, 1 ♂, leg. А. А. Киселёв [К]. Тосненский р-н: Саблино, 27.V.1928, 1 ♂, leg. Родионов [ЗИН]. Ломоносовский р-н: Лебяжье, 14.VI.1977, 1 ♀, leg. Б. А. Храмов [X]; Чёрная Лахта, 29.V.1901, 2 ♂♂, leg. Бианки [ЗИН]; Красная Горка, 13.V.1897, 1 ♀, leg. Бианки [ЗИН]. Волховский р-н: Зеленец, 29.V.1988, 1 ♀, leg. Храмов Б. А. [X]. Санкт-Петербург: Зеленогорск, 27.V.2000, 1 ♂, 1 ♀, leg. Б. А. Храмов [X]; Лигово, 19.V.1897, 1 ♂, leg. Л. Бианки [ЗИН]; Белоостров, 13.VI.1970, 1 ♂, leg. Прасолов [ЗИН]; 10.VI.1973, 1 ♀, leg. Прасолов [ЗИН]; 2 ♂♂, 1 ♀ (без указания даты сбора) [ЗИН]. Псковская область: окр. д. Паниковец, 6.V.2001, 1 ♂, leg. А. А. Киселёв [К]. Псковская, Новгородская области, Карелия: 7 ♂♂, 9 ♀♀ (без указания точного места и даты сбора) [ЗИН].

Воронежская область (47 ♂♂, 8 ♀♀). Лискинский р-н: окр. х. Шепелев (близ Пухово), 6.V.2006, 21 ♂♂, 5 ♀♀. Острогожский р-н: между с. Рыбное и с. Успенское, пойма р. Тихая Сосна, 1-5.V.2006, 9 ♂♂, 1 ♀; 3 км SW с. Успенское, 1-5.V.2006, 17 ♂♂, 2 ♀♀.

В Воронежской области все экземпляры *L. reali* были взяты на границе степной и лесостепной зон из близко расположенных популяций. Собранные бабочки были разделены на две группы по типу населяемого биотопа: лугово-степную и лугово-лесную.

К лугово-степной группе отнесены особи, пойманные между с. Рыбное и с. Успенское в пойме р. Тихая Сосна (обширные луговины с обеднённой растительностью, травянистые склоны вдоль поймы, окраины полей, степные участки по склонам балок).

Бабочки лугово-лесной группы были собраны в окрестностях х. Шепелев и в 3 км к юго-западу от с. Успенское (широколиственный лес на склонах оврагов и балок, небольшие поляны и опушки на дне лесистой балки, травянистые склоны балок).

Особи различных популяций из Ленинградской области и Санкт-Петербурга были объединены в группы также по сходству в условиях обитания. В процессе анализа данных возникла необходимость «перегруппировки», и из общей выборки были выделены обособленные микропопуляции лесной зоны, занимающие относительно небольшую территорию (Семрино, Слудицы).

С помощью бинокля и цифровой камеры были получены снимки гениталий, по которым в дальнейшем проводились измерения длины эдегуса, саккуса, вальвы с винкулумом, расстояния от вершины саккуса до вершины ункуса у самцов, а также измерение длины дуктуса у самок.

Определённые закономерности были выявлены при анализе диаграмм распределения длины эдеагуса и дуктуса. Остальные построенные диаграммы не дали результатов.

Интерпретация

Распределение длины эдеагуса самцов *L. reali* из Ленинградской области существенно отклоняется от нормального (рис. 4). Длина эдеагуса самцов из Воронежской области изменяется в более широком диапазоне, кривая её распределения имеет три характерных точки максимума (рис. 1). Длина дуктуса самок *L. reali* изменяется в соответствии с длиной эдеагуса самцов (рис. 2, 5).

Самцы *L. reali* с длиной эдеагуса менее 1,9 мм встречались в 1,76 раз чаще в лугово-лесных условиях (28,4 %), чем в лугово-степных (16,2 %) (рис. 7, 8). При этом самки с «коротким» (0,8–0,9 мм) дуктусом встречались в семь раз чаще в лугово-лесных условиях (30 %), чем в лугово-степных (4,3 %) (рис. 6, 9).

Эти данные позволяют предположить существование симпатричных экотипов (экологических рас), между которыми ослаблен обмен генетическим материалом. Различия в соотношении фенотипов самок и самцов лугово-лесной и лугово-степной групп и при этом морфологическое соответствие самцов самкам указывают на относительную изоляцию между этими расами.

Появление внутривидовой сопряжённости длины эдеагуса и дуктуса, на наш взгляд, может быть вызвано неоднородностью условий обитания и необходимостью приспособления к ним. Мы предполагаем, что важную роль играют особенности полового поведения вида *L. reali* и связанное с ними явление протандрии.

По нашим наблюдениям в Воронежской области, репродуктивное поведение самок пассивно: после выхода из куколки они малоподвижны и часто не совершают перелётов до копуляции. Самцы *L. reali* выходят раньше самок и приступают к «патрулированию» участков. Таким образом, в лугово-лесных микропопуляциях самцы с невысокой склонностью к миграции при поиске самки наиболее вероятно первыми находят самок своей микропопуляции (другие самцы покидают участок). Среди самок также оказываются более или менее слабые мигранты, и таким образом, локальность оказывается селективной (относительно лугово-лесной микропопуляции). Мы предполагаем, что приток генов от особей-мигрантов приводит к разлёту характерных неотклоняющихся фенотипов, и сцепленными (наследуемыми совместно) оказываются поведенческий и морфологический признаки. Другими словами, случайные отклонения в строении гениталий могут закрепляться вместе с локальностью, поскольку это, в силу возникновения изоляции, ведёт к увеличению численности поведенчески более приспособленных особей.

Табл. 1. Изменчивость строения гениталий *L. reali* Reiss. в Воронежской и Ленинградской областях

	ср. длина эдеагуса (мм)	ср. длина вальвы с вишкулумом (мм)	ср. длина дуктуса (мм)	самцы с длиной эдеагуса менее 1,84 мм (%)	самцы с длиной эдеагуса более 2 мм (%)
Воронежская обл.	1,97	0,78	0,95	5,7	38,2
Ленинградская обл.	1,86	0,77	0,89	33,6	3,1

Географическая изменчивость длины эдеагуса и дуктуса (Ленинградская область по сравнению с Воронежской) заметно превышает внутривидовую (рис. 10).

Местообитания Воронежской области, в отличие от Ленинградской, обеспечивают богатую и почти непрерывную кормовую базу на многочисленных открытых и лесных биотопах (кроме сильно антропогенизированных), благоприятные условия для миграции и почти повсеместного обитания *L. reali*. Получают распространение самцы с эдеагусом 2–2,2 мм (38,2 %), численность которых в Ленинградской области очень невысокая (3,1 %).

В таёжной зоне вид *L. reali* гораздо более редок и локален. Особи приспособлены к менее благоприятным условиям существования в небольших, достаточно отдалённых друг от друга микропопуляциях. Массовый лёт обычно наблюдается на лугах вблизи антропогенных зон. Нередки самцы с сильно укороченным эдеагусом до 1,7–1,84 мм (33,6%). В местообитаниях, характерных для *L. sinapis* (опушки, обочины лесных дорог в Семрино и Слудицах), найдены обособленные популяции *L. reali* с преобладанием таких самцов (рис. 3).

Можно сделать вывод, что два «крайних» фенотипа *L. reali* (с длиной эдеагуса 1,7–1,84 мм и 2–2,2 мм) свойственны разным природным зонам. Второй из них, как мы полагаем, является индикатором миграционной благоприятности и в таёжной зоне имеет низкую частоту.

Известно, что к северу уменьшаются размеры копулятивного аппарата у целого ряда видов насекомых. Это связано с уменьшением размеров самих имаго, которое обусловлено особенностями температурно-климатического фактора. Поэтому можно было бы объяснить выявленную географическую изменчивость эдеагуса *L. reali* различием температурных режимов в Ленинградской и Воронежской областях. Однако наряду с уменьшением эдеагуса, остальные генитальные структуры, например, длина вальвы с винкулумом (см. табл. 1), сохраняют постоянный размер. Не отмечена и существенная разница в размерах бабочек *L. reali*, собранных в разных регионах.

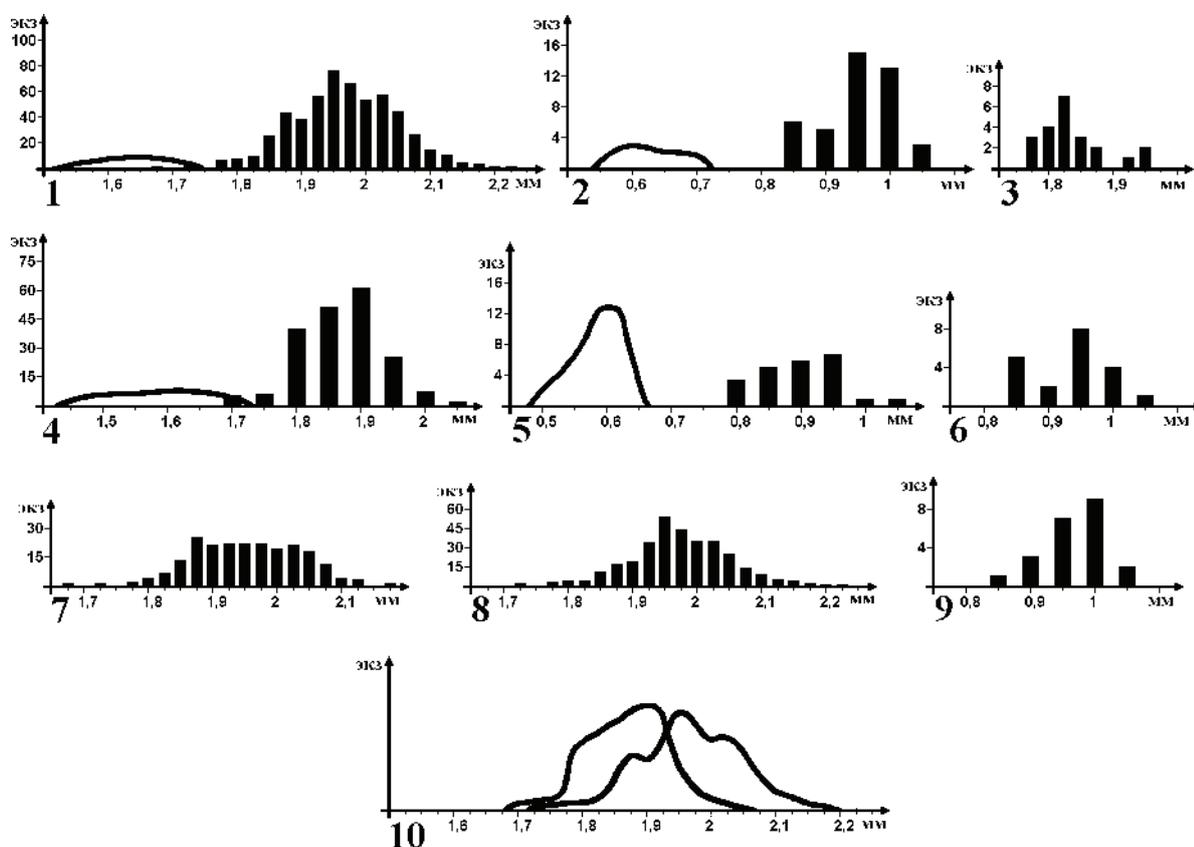


Рис. 1–10. Диаграммы распределения длины генитальных структур *Leptidea reali* Reiss. и *L. sinapis* (L.) (столбчатые диаграммы на рис. 1–9 относятся к *L. reali*).

1 — длина эдеагуса самцов *L. reali* и *L. sinapis* в Воронежской области (545 ♂♂ *L. reali*, 47 ♂♂ *L. sinapis*); 2 — длина дуктуса самок *L. reali* и *L. sinapis* в Воронежской области (50 ♀♀ *L. reali*, 8 ♀♀ *L. sinapis*); 3 — длина эдеагуса самцов *L. reali* в популяциях из Семрино и Слудиц (22 ♂♂); 4 — длина эдеагуса самцов *L. reali* и *L. sinapis* в Ленинградской области и Санкт-Петербурге (195 ♂♂ *L. reali*, 35 ♂♂ *L. sinapis*); 5 — длина дуктуса самок *L. reali* и *L. sinapis* в Ленинградской области и Санкт-Петербурге (27 ♀♀ *L. reali*, 23 ♀♀ *L. sinapis*); 6 — длина дуктуса самок *L. reali* в лугово-лесных популяциях Воронежской области (27 ♀♀); 7 — длина эдеагуса самцов *L. reali* в лугово-лесных популяциях Воронежской области (218 ♂♂); 8 — длина эдеагуса самцов *L. reali* в лугово-степных популяциях Воронежской области (327 ♂♂); 9 — длина дуктуса самок *L. reali* в лугово-степных популяциях Воронежской области (23 ♀♀); 10 — длина эдеагуса самцов *L. reali* в Воронежской (545♂♂, кривая справа) и Ленинградской (195♂♂) областях (коэффициент растяжения вдоль вертикальной оси обратно пропорционален числу экземпляров в выборке).

Обсуждение

Некоторые специалисты относят *L. sinapis* и *L. reali* к различным внутривидовым группировкам. Из-за сходства в длине эдеагуса *L. sinapis* сближается с *L. morsei* (Fenton, 1881) и *L. amurensis* (Ménétrières, 1859) [Mazel, 2005]. Но можно судить о существовании (по крайней мере в местах сбора материала) процесса отбора в популяциях *L. reali*, приближающего особей к *L. sinapis* по фенотипу. Кроме того, гениталии самцов *L. sinapis* и *L. reali* близки по соотношению длины ункус и вальвы (U/V), чем довольно надежно отличаются от *L. morsei* [цит. по: Большаков, Лосманов, 2005]. Последний вид обычно хорошо отличается и по внешним признакам — форме переднего крыла и особенно окраске испода заднего крыла весенней морфы, а *L. sinapis* и *L. reali* имеют очень сходную форму и окраску крыльев.

Поэтому можно предполагать близкородственность *L. sinapis* и *L. reali*. Синапоморфия *L. sinapis* и *L. morsei*, признанная Р. Мазелем [Mazel, 2005], оказывается под вопросом.

Современная внутривидовая систематика *L. reali* отражает существование изолятов (например, *L. r. reali* из горных районов Южной Европы, *L. r. tchuvilini* Bolshakov, 2004 из Закавказья, *L. r. mazeli* Bolshakov, 2005 из Средней Азии) и географическую изменчивость при продвижении с запада на восток вдоль основной части ареала (*L. r. jonvillei* Mazel, 2000 — *L. r. yakovlevi* Mazel, 2001).

Но изменчивость восточноевропейских популяций, относимых [Большаков, 2005] к *L. r. jonvillei*, при смене природных зон (от лесостепи и пояса широколиственных лесов к тайге), как оказалось, затрагивает морфологические (строение гениталий), экологические и поведенческие особенности вида, то есть имеет, быть может, более высокий уровень, чем инфраподвидовой.

Таким образом, внутривидовая систематика *L. reali* и филогения рода *Leptidea* требуют дальнейшего изучения.

Благодарности. Автор благодарит А. Л. Львовского за содействие в работе с коллекцией Зоологического института РАН и рекомендации; А. А. Киселёва, Б. А. Храмова (Санкт-Петербург), предоставивших материалы для изучения; Л. В. Большакова (Тула) и Б. В. Страдомского (Ростов-на-Дону) за предоставление литературных источников и замечания по результатам данного исследования.

Литература

- Большаков Л.В. 2003. *Leptidea reali* Reissinger, 1989 (Lepidoptera: Pieridae) — новый вид для средней полосы Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 108, вып. 5. С. 18–22.
- Большаков Л.В. 2005. Изменчивость и проблемы внутривидовой систематики *Leptidea reali* Reissinger, 1989 (Lepidoptera: Pieridae) в Европейской России и соседних регионах (с обсуждением синонимии и новых находок некоторых близких видов) // Эверсманния. Вып. 1. С. 4–12.
- Большаков Л.В., Лосманов В.П. 2005. К фауне белянок рода *Leptidea* Billberg, 1820 (Lepidoptera: Pieridae) Чувашии и некоторых сопредельных территорий // Там же. С. 36–38.
- Mazel R. 2005. Éléments de phylogénie dans le genre *Leptidea* Billberg, 1820 (Lepidoptera, Pieridae, Dismorphiinae) // R.A.R.E. T. XIV, No. 3. S. 98–111.

Поступила в редакцию 30.07.2007

РЕЗЮМЕ. По материалам из Ленинградской и Воронежской областей (740 ♂♂, 77 ♀♀) установлено существование симпатричных рас *Leptidea reali* Reissinger, 1989. Предполагается, что особенности экологии местообитания приводят к появлению поведенческих типов и возникновению рас. Предложена модель механизма сцепления поведенческого (локальность) и морфологического (короткая длина эдеагуса самцов и длина протока сумки самок) признаков.

Обнаружено новое направление географической изменчивости *L. reali*. Эта изменчивость прослеживается при смене природных зон (от лесостепи и пояса широколиственных лесов к тайге) и затрагивает морфологические (строение гениталий), экологические и поведенческие особенности вида. Результаты исследования позволяют предположить близкородственность *L. reali* и *L. sinapis* (Linnaeus, 1758). Библ. 4.