

Сезонная изменчивость жилкования крыльев в популяциях стрекоз (Odonata)

Seasonal variation of wing venation in dragonfly populations (Odonata)

Г.И. Рязанова
G.I. Ryazanova

Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва 119991 Россия.
E-mail: RyazanovaGI@mail.ru.

Biological Faculty of Moscow State M.V. Lomonosov University, Moscow 119991 Russia.

Ключевые слова: Odonata, стрекозы, популяции, число ячеек крыла, сезонная изменчивость.

Key words: Odonata, Dragonflies, populations, number of wing cells, seasonal variation.

Резюме. Изучена изменчивость числа ячеек крыльев в четырёх популяциях стрекоз *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820). Описана динамика этого признака как в течение одного сезона, так и между сезонами. Число ячеек крыла в начале сезона лёта имаго достоверно больше, чем в его конце, причём у особей из разных популяций это число может достоверно различаться в одно и то же время. Межсезонные изменения числа ячеек у разных популяций имеют различное направление и масштабы, не позволяя использовать особенности жилкования крыльев в качестве устойчивой сравнительной характеристики популяции. Аналогичная внутрисезонная изменчивость обнаружена также у *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758) и *C. hastulatum* (Charpentier, 1825). Обсуждается широта распространения описанного явления у стрекоз в целом.

Abstract. The variability of the number of wing cells has been studied in four populations of the damselfly *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820). The dynamics of this characteristic has been described within one season and between seasons. The number of cells of the wing at the beginning of the season of imago flight significantly higher than at its end. The number of cells of the wings of different populations may differ significantly even at the same time. However, inter-seasonal changes in the number of wing cells in the different populations have different directions and scales, not allowing the use of particular wing venation as a sustainable comparative population characteristics. Similar variability of wing venation in the season found in species *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758) and *C. hastulatum* (Charpentier, 1825). We discuss a latitude spread of the described phenomenon for dragonflies.

Несмотря на широкое применение в работах по систематике и филогении Odonata генетических, цитологических и других методов, особенности жилкования крыльев всегда широко использовались. Действительно, характер жилкования крыльев у стрекоз специфичен для ряда таксонов различного ранга и легко доступен для описания. Каждое семейство имеет свою специфику не только продольного, но и по-

перечного жилкования. Весьма удачным можно признать опыт ведущих одонатологов России Б.Ф. Бельшева и А.Ю. Харитоновой по созданию определителя родов стрекоз по жилкованию и некоторым деталям формы крыла для большей части рецессивной и вымершей фауны [Бельшев, Харитонов, 1977]. Более того, есть попытки рассмотрения жилкования крыла как видоспецифичной характеристики [Needham, Westfall, 1955; Spuris, 1960]. В частности, З.Д. Спурис [Spuris, 1960] провёл сравнительное изучение поперечного жилкования у *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825) и *L. caudalis* (Charpentier, 1840) и выявил наличие достоверных различий по числу поперечных жилок в некоторых полях крыльев у этих видов.

Анализ поперечного жилкования крыльев широко используется в последнее время в работах, посвящённых флуктуирующей асимметрии стрекоз и претендующих на оценку экологического состояния среды [Рязанова, Польшгалов, 2013]. Наконец, особенности морфологии, экологии и палеонтологической истории, по мнению А.Ю. Харитоновой [2001], «ставят стрекоз в ряд удобных модельных объектов для изучения проблемы вида и видообразования». Описывая симпатрическую дивергенцию в популяциях стрекозы *Aeshna viridis* Eversmann, 1836, А.Ю. Харитонов [1988], наряду с другими признаками, использует и некоторые особенности жилкования и формы крыла. Анализ популяционной специфики крыльев у разных видов стрекоз, чаще всего, имеет микроэволюционную направленность. Он касается размеров, формы, окраски, особенностей продольного жилкования и модифицированной формы поперечных жилок [Taylor, Merriam, 1995; Carchini et al., 2000; Дятлова, Микитюк, 2004; Семёнова, Голуб, 2007; Hassall et al., 2008]. Популяционная специфика числа поперечных жилок (числа ячеек) крыльев стрекоз изучена с позиций микроэволюции у трёх видов: *Sympetrum danae* (Sulzer, 1776), *Leucorrhinia*

albifrons (Burmeister, 1839) и *Lestes sponsa* (Hansemann, 1823) [Yablokov et al., 1970]. Авторы полагают, что число поперечных жилок крыльев стрекоз может быть использовано как морфологический специфический признак популяции, хотя и подверженный в определённой мере фенотипической изменчивости. Тем не менее, динамика этой изменчивости и факторы, её определяющие, до сих пор изучены недостаточно.

В работах, посвящённых флуктуирующей асимметрии, авторы [Hardersen, Wratten, 1998; Hardersen et al., 1999; Hardersen, 2000] характеризуют число поперечных жилок в крыльях стрекоз как наиболее мобильный признак с высокой степенью фенотипической изменчивости, демонстрирующий своей изменчивостью влияние среды на развитие этих насекомых. Это позволяет использовать неустойчивость числа поперечных жилок в качестве популяционной характеристики стрекоз, а также связать масштабы популяционной изменчивости этого числа с особенностями условий их обитания.

Были показаны различия уровня флуктуирующей асимметрии у ряда видов как от сезона к сезону, так и в течение одного сезона [Handersen et al., 1999; Handersen, 2000].

В настоящем исследовании проанализирована динамика внутри- и межсезонных изменений поперечного жилкования крыльев в ряде популяций стрекоз. Полученные данные позволяют оценить перспективы использования популяционных особенностей данного признака в сравнительных исследованиях, в том числе микроэволюционных.

Материал и методика

Работа проведена в рамках изучения фауны больших городов. Используются популяции *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820) г. Москва как мегаполиса. Основанием для предположения об изолированности московских популяций друг от друга послужили данные о малой величине разлётов (до 400 м) от мест выплода имаго изучаемого вида стрекоз [Conrad et al., 2002; Watts et al., 2007], а также специфика городского ландшафта, разделяющего места обитания стрекоз в мегаполисе. Кроме того, из-за многорядной кольцевой дороги, вероятно, прекращена связь городских и загородных популяций. Фрагментация же мест обитания стрекоз может вести к отбору фенотипов, увеличивая различия изучаемой морфологической характеристики у популяций.

Исследования проводили в 2010–2012 гг. Рассмотрены особенности жилкования крыльев стрекоз из трёх московских популяций, а также одной популяции (Терра) из водоёма Калужской области, расположенного в сельской местности и удалённого от московских более чем на 80 км. Московские популяции связаны с прудами, находящимися в разных районах города и удалёнными друг от друга не менее чем на 15 км: озеро Бездонное (Серебряный бор),

Борисовский пруд и Большой Очаковский пруд. Московские пруды в разной степени подверглись инженерным преобразованиям, находятся в районах города, имеющих разную степень загрязнения: атмосферного, автотранспортного, а также бытовыми и промышленными стоками. Время сбора обсуждаемых выборок указано в таблицах.

Изменчивость поперечного жилкования в ходе одного сезона исследовали на стрекозах *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758) из популяции из водоёма в Калужской области (Терра), а также *Coenagrion hastulatum* (Charpentier, 1825) из водоёма пос. Чашниково Московской области.

Из крыльев стрекоз были изготовлены тотальные препараты, с использованием компьютерного сканирования они переводились в цифровой формат, и все дальнейшие подсчёты были проведены с экрана компьютера. Подсчёт ячеек крыла проводили по схеме, предложенной в работе академика А.В. Яблокова с соавторами [Yablokov et al., 1970]: по отдельным полям крыла, ограниченным продольными жилками и имеющим название расположенной впереди жилки. В работе использованы только крылья самцов. Измерения линейных величин крыла проводили с использованием компьютерной программы ImageJ 1.40g. Достоверных различий в этих величинах у разных популяций и разных выборок одной популяции не обнаружено.

Результаты и обсуждение

Исследование флуктуирующей асимметрии поперечного жилкования крыла стрекоз *I. elegans* не позволило нам выявить ни степень изменчивости, ни колебание частоты встречаемости изучаемой характеристики крыльев в ходе одного сезона [Рязанова, Польшгалов, 2013]. Однако у этих стрекоз была обнаружена изменчивость числа поперечных жилок крыльев как на протяжении одного сезона лёта, так и от сезона к сезону.

Как показали результаты исследования, общее число ячеек крыльев стрекоз *I. elegans* достоверно различается в зависимости от сроков сбора в течение всего периода лёта (табл. 1). У особей, собранных в начале сезона лёта, число ячеек достоверно больше, чем у особей, собранных на три–четыре недели позже. Различие повторялось в двух последовательных сезонах.

Динамика особенностей жилкования крыльев стрекоз *C. puella* и *C. hastulatum* (см. табл. 1) оказалась аналогичной. Это позволяет заключить, что в изученном регионе описанный феномен характерен, по крайней мере, для стрекоз сем. Coenagrionidae.

Возможно, такое явление распространено в отряде стрекоз ещё шире. К такому выводу приводит анализ данных об изменчивости числа поперечных жилок крыльев стрекоз двух видов рода *Leucorrhinia* (*L. caudalis* и *L. pectoralis*), приведённых в работе З.Д. Спуриса [1962]. Этот автор описывает достовер-

Таблица 1. Изменчивость числа ячеек в крыльях стрекоз разных видов в ходе сезона лёта
Table 1. Variability of wing cell number in different species of dragonflies during flight period

<i>Ischnura elegans</i>							
Популяция	Время сбора	Передние крылья			Задние крылья		
		M±m, 6	U*, n ¹ /n ²	P	M±m, 6	U, n ¹ /n ²	P
Большой Очаковский пруд (Москва)	07.VII.2012	139,9 ± 1,1; 4,9	6, 20/17	< 0,001	136,1 ± 1,7; 5,9	1, 18/12	< 0,001
	22.VIII.2012	126,5 ± 1,1; 4,4			121,7 ± 1,1; 4,8		
Терра (Калужская область)	14.VII.2011	139,9 ± 1,7; 8,2	6, 19/14	< 0,001	134,7 ± 2,2; 9,6	20, 19/14	< 0,001
	13–18.VIII.2011	125,3 ± 2,5; 7,1			122,2 ± 2,6; 9,7		
	4–7.VII.2012	145,5 ± 2,6; 8,2	31, 11/10	= 0,05	141,1 ± 2,9; 7,7	9, 8/7	< 0,05
	5–8.VIII.2012	136,0 ± 4,4; 14,6			131,2 ± 3,3; 7,8		
<i>Coenagrion puella</i>							
Терра (Калужская область)	4.VII.2013	153,8 ± 1,2; 5,2	72, 18/14	< 0,05	144,6 ± 1,3; 5,9	69, 17/15	< 0,05
	5.VIII.2013	149,0 ± 2,0; 7,3			140,0 ± 1,7; 6,7		
<i>Coenagrion hastulatum</i>							
Чашниково (Московская область)	1–5.VI.1972	175,6 ± 2,8; 12,1	47, 18/12	< 0,01	174,6 ± 3,1; 12,5	41, 16/11	= 0,01
	26–27.VI.72	164,6 ± 3,0; 10,7			160,8 ± 3,8; 12,5		

* — критерий Вилкоксона-Манна-Уитни.

* — Mann-Whitney U-test.

но более высокое количество жилок ряда изученных им полей крыльев *L. caudalis* — как самцов, так и самок. Однако, в отличие от А.В. Яблокова с соавторами [Yablokov et al., 1970], З.Д. Спурис указал время сбора стрекоз. *L. caudalis* были собраны им 6–11.VI.1958, а *L. pectoralis* — 5–7.VII.1958 г., то есть на исходе сезона лёта этого вида [Колесов, 1930], что и могло определить обнаруженные различия. Собранные в июле особи *L. pectoralis*, возможно, имели минимальное для вида число поперечных жилок, а собранные в начале июня *L. caudalis* — максимальное. Вероятность сходства числа поперечных жилок крыла и его динамики у этих близкородственных симпатрических видов высока.

К аналогичному выводу можно прийти, анализируя материалы того же автора, полученные им для вида *Aeshna grandis* (Linnaeus, 1758) [Спурис, 1962]. В этой работе описана индивидуальная изменчивость числа поперечных жилок разных полей в крыльях самок и самцов, собранных 22–28.VIII.1958 г. Собственные данные автор сравнивает с данными Е. Шмидта [Schmidt, 1929] по Средней Европе и приходит к выводу, что у особей латвийских популяций количество некоторых поперечных жилок «явно меньше, чем у средневропейских». Отметим, однако, что стрекозы этого вида по периоду лёта относятся к весенне-летним. Они начинают лёт очень рано, даже в Подмоскowie первые особи вылетают уже в

мае. Очевидно, что собранные З.Д. Спурисом в конце августа особи могут нести признаки сезонного сокращения среднего в популяции числа поперечных жилок.

Подтверждение высказанного предположения о широте распространения феномена сокращения числа поперечных жилок в крыльях стрекоз к концу сезона лёта требует специальных исследований.

Высокая лабильность флуктуирующей асимметрии жилкования крыльев стрекоз, показанная в ряде работ, свидетельствует о большой фенотипической изменчивости числа поперечных жилок в крыльях этих насекомых. Можно полагать, что изменения в общем числе поперечных жилок (ячеек) крыла стрекоз формируются под влиянием тех же факторов, что и флуктуирующая асимметрия. Однако расхождение этих двух характеристик крыльев стрекоз по изменчивости в ходе одного сезона свидетельствует также о независимости процессов их формирования.

Оценка данных одновременных сборов 2010 г. (табл. 2) позволяет утверждать, что изученные популяции могут достоверно различаться по общему числу ячеек крыльев. Не во всех случаях обнаружены значимые, синхронно направленные различия в числе ячеек передних и задних крыльев. Однако популяция Большого Очаковского пруда отличается от всех прочих значимо меньшим числом ячеек в задних крыльях.

Таблица 2. Число ячеек в крыльях стрекоз *Ischnura elegans* разных популяций
Table 2. The number of cells in wings of *Ischnura elegans* in different populations

1–10.VIII.2010 г.				
Популяции	Передние крылья		Задние крылья	
	M±m; σ	Оценка различий: популяции, U, n ¹ /n ² , p	M±m; σ	Оценка различий: популяции, U, n ¹ /n ² , p
Серебряный бор (СБ)	123,5± 1,8; 8,8	СБ–БОП, 148, 24/14, > 0,05 СБ–БП, 252, 27/24, > 0,05	120,6 ± 2,0; 9,5	СБ–БОП, 93, 21/16, < 0,05 СБ–БП, 269, 28/23, > 0,05
Большой Очаковский пруд (БОП)	119,4± 2,0; 7,5	БОП–БП, 199, 27/14, > 0,05	113,6 ± 2,4; 9,6	БОП–БП, 153,28/16, < 0,05
Борисовский пруд (БП)	120,4 ± 1,0; 5,1		116,7± 0,9; 4,4	
1–10.VIII.2011 г.				
Серебряный бор (СБ)	125,4 ± 1,1; 5,0	СБ–БОП, 165, 20/20, > 0,05 СБ–БП, 109, 24/20, < 0,01	120,9 ± 0,8; 3,7	СБ–БОП, 152, 20/19, > 0,05 СБ–БП, 82, 24/19, < 0,01
Большой Очаковский пруд (БОП)	126,7 ± 0,8; 3,6	БОП–БП, 61, 24/20, < 0,01	122,5 ± 1,3; 5,8	БОП–БП, 102, 24/20, < 0,01
Борисовский пруд (БП)	120,2 ± 1,1; 5,4		115,7 ± 1,0; 4,9	

Подтверждая данные А.В. Яблокова с соавторами [Yablokov et al., 1970], установлены изменения общего числа ячеек крыльев стрекоз в разные сезоны. Однако изменения эти не повсеместны и в разных популяциях разномасштабны. В 2011 г. (табл. 2) число ячеек достоверно увеличилось по сравнению с 2010 г. только в популяции Большого очаковского пруда ($U = 48, 20/14, p < 0,001$ для передних и $U = 14, 20/16, p < 0,001$ для задних крыльев).

В 2011 г. (табл. 2) стрекозы Борисовского пруда отличаются от всех других наименьшим числом ячеек в крыльях, и отличия эти достоверны. Исследование 2012 г. показало, что общее число ячеек крыльев стрекоз одной из изученных популяций (Терра) также изменилось по сравнению с предшествующим сезоном (табл. 1). Оно достоверно увеличилось ($U = 42, 14/11$, для передних крыльев и $U = 28, 14/9$ — для задних; $p < 0,05$).

Приведённые результаты говорят о необходимости ограничения во времени сбора стрекоз Coenagrionidae из разных популяций при сравнительном изучении жилкования их крыльев и ставят под сомнение выводы о различиях популяций, полученные на выборках без указания времени сбора.

Таким образом, показано, что общее число ячеек (= поперечных жилок) в крыльях изученных стрекоз каждой популяции изменяется и в течение одного летнего сезона, и между сезонами. В начале периода лёта число ячеек крыльев у изученных экземпляров достоверно больше, чем у особей той же популяции во второй половине лёта. Факторы, определяющие эту изменчивость, пока остаются неясными. Популяции могут достоверно различаться по числу ячеек крыльев при сборе даже в одно время. Однако эти различия неустойчивы и изменяются от сезона к сезону, так как направление и масштабы фенотипических изменений числа поперечных жилок у разных популяций не совпадают. В результате этого, различия между популяциями не являются

постоянной характеристикой и не могут быть использованы в качестве таксономического признака вне зависимости от года исследования.

Благодарности

Автор признателен коллеге Польшгалову А.С. за предоставленную возможность использовать в работе препараты крыльев стрекоз *I. elegans* отдельных московских популяций из его сборов 2010 и 2011 годов.

Литература

- Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1977. Определитель стрекоз по крыльям (роды Бореального фаунистического царства, виды фауны СССР) // Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 397 с.
- Дятлова Е.С., Микитюк В.Ф. 2004. Анализ размерных характеристик и аномалий жилкования крыльев дунайской *Ischnura elegans* // *Calopteryx splendens* Haug. // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России. II Всероссийский симпозиум по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж: ВГУ. С.34–40.
- Колесов В.Г. 1930. Экология Odonata Московской губернии // Записки биологической станции общества любителей естествознания, антропологии и этнографии в Болшеве Московской губернии. Москва. Вып.4. С.59–129.
- Рязанова Г.И., Польшгалов А.С. 2013. Флуктуирующая асимметрия жилкования крыла у стрекоз *Ischnura elegans* (V.d. Linden) (Odonata, Coenagrionidae) и перспективы использования её в качестве биологического индикатора экологического состояния водоёмов // Вестник Московского университета. Сер.16. Биология. No.4. С.27–32.
- Семёнова В.Ф., Голуб В.Б. 2007. Результаты оценки состояния придонного слоя Воронежского водохранилища по показателям стабильности развития тест-объекта — стрекозы *Ischnura elegans* (Odonata, Coenagrionidae) // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. III Всероссийский симпозиум по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж: ВГУ. С.296–302.
- Спурис З.Д. 1962. Жилкование крыльев стрекозы *Aeschna grandis* L. из Латвийской ССР (Изменчивость у стрекоз, часть 3) // *Latvijas entomologs*. Т.5. С.41–46.
- Харитонов А.Ю. 1988. Симпатрическая дивергенция в популяциях стрекоз // Проблемы микроэволюции. М.: Наука. С.42–43.

- Харитонов А.Ю. 2001. Проблема вида и видообразования в отряде стрекоз // Эволюционная биология: Материалы конференции «Проблемы вида и видообразования», г. Томск, 3–6 октября 2001 г. Томск. С.303–308.
- Carchini G., Chiarotti F., Domenico M., Paganotti G. 2000. Fluctuating asymmetry, size and mating success in males of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae) // Animal Behaviour. Vol.59. No.3. P.177–182.
- Conrad K.F., Willson K.H., Whitfield K., Harvey I.F., Thomas C.J., Sherratt Th.N. 2002. Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and ectoparasitism // Ecography. Vol. 25. P.439–445.
- Hardersen S. 2000. The role of behavioural ecology of damselflies in the use of fluctuating asymmetry as a bioindicator of water pollution // Ecological Entomology. Vol.25. P.45–53.
- Hardersen S., Wratten S.D. 1998. The effects of carbaryl exposure of the penultimate larval instars of *Xanthocnemis zealandica* on emergence and fluctuating asymmetry // Ecotoxicology. Vol.7. No.5. P.297–304.
- Hardersen S., Wratten S.D., Frampton C.M. 1999. Does carbaryl increase fluctuating asymmetry in damselflies under field conditions? A mesocosm experiment with *Xanthocnemis zealandica* (Odonata:Zygoptera) // Journal of Applied Ecology. No.36. P.534–543.
- Harvey I.F., Thomas Ch.J., Sherratt T.N. 2002. Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and ectoparasitism // Ecography. Vol.25. No.4. P.439–445.
- Hassall C., Thompson D.J., Harvey I.F. 2008. Wings of *Coenagrion puella* vary in shape at the northern range margin (Odonata: Coenagrionidae) // International Journal of Odonatology. Vol.11. No.1. P.35–41.
- Needham J.G., Westfall M.J. 1955. A manual of the dragonflies of North America (Anisoptera). Berkeley, Univ. California Press. 615 p.
- Schmidt E. 1929. Libellen, Odonata // Brohmer P., U.G. Ulmer, P. Ehrmann. Die Tierwelt Mitteleuropas. Bd.IV, Insekten, 1. Teil, Lieferung 1 b. Leipzig. S.1–66.
- Spuris Z. 1960. Spārnu dzīsløjuma mainība spāru iinti *Leucorrhinia* Britt. (Spāru mainība, 2. daļa) // Latvijas entomologs. T.1. C.51–59. [In Latvian with Russian and English summary].
- Taylor P.D., Merriam G. 1995. Wing morphology of a forest damselfly in related to landscape structure // Oikos. Vol.73. P.43–48.
- Watts P.C., Saccheri I.J., Kemp S.J., Thompson D.J. 2007. Effective population sizes and migration rates in fragmented populations of an endangered insect (*Coenagrion mercuriale*: Odonata) // Journal of Animal Ecology. Vol.76. P.790–800.
- Yablokov A.V., Eatin V. Ja., Pritikina L.N. 1970. Variability of wing venation of the dragonfly // Beiträge zur Entomologie. Vol.5. No.6. P.503–526.

Поступила в редакцию 1.4.2014