

УДК 57.064:595.789 [*Colias*] (477.75)

© 2002 г. А. Э. МИЛОВАНОВ

ФЕНЕТИКА СИНТОПИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ *COLIAS CROCEA* GEOFFROY, 1785 И *COLIAS ERATE* ESPER, 1801 (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В КРЫМУ

Симпатрические виды *Colias crocea* и *C. erate* имеют одинаковое число хромосом (гаплоидный набор 31) (Higgins, 1975) и обнаруживают известное сходство в строении гениталий ♂♂, экологически слабо разобщены. Оба вида трофически связаны с *Coronilla varia* L. – кормовым растением гусениц. Лёт имаго происходит совместно, оба вида приступают к размножению одновременно, популяционные циклы обоих видов имеют сходные закономерности. В некоторые годы популяции обоих видов достигают высокой плотности, во время вспышек массового размножения *C. crocea* и *C. erate* проявляют заметную миграционную способность.

С целью изучения генотипической изменчивости *C. crocea* и *C. erate* в Крыму на участке с остепнённой растительностью в одном инсულიзованном локальном местообитании (аэродром, 12 км С Симферополя), в течение сезонов 1997–1999 гг., ежедневно, если позволяла погода (но не реже одного раза в неделю), энтомологическим сачком производился отлов до 10 экз. любых особей Coliadae, случайно оказавшихся в поле зрения исследователя. Таким образом, при отлове не делалось никакого различия между ♂♂ и ♀♀ и между разными видами Coliadae. Затем производилась сортировка собранного материала. Так, например, из сборов 1997 г. было отобрано для расправления 140 экз. в хорошем состоянии, остальной материал был оставлен для хранения в пакетиках и обработан позднее. У всех особей исследовано строение гениталий. Из 140 экз. обоёго пола, отобранных вышеуказанным образом, 43 ♂♂ и 25 ♀♀ были отнесены к виду *Colias hyale* Linnaeus, 1758. В отличие от *C. crocea* и *C. erate* вальва ♂♂ *C. hyale* снабжена гарпой в виде слабо склеротизованного зубца на внутренней поверхности (рис. 1.1), антевагинальная пластинка ♀♀ *C. hyale* с U-образным вырезом на каудальном крае, поствагинальная пластинка не рассечена, антрум очень слабо склеротизован (Некрутенко, 1985, 1990). Все они были включены в отдельную выборку, которая будет рассмотрена в другой публикации. Остальные 42 ♂♂ имели иное строение гениталий: вальва без гарпы (рис. 1.2–1.27, 2.1–2.36), у 30 ♀♀ поствагинальная пластинка продольно рассечена, антевагинальная пластинка без выреза, отмечается заметная склеротизация луковичеобразного антрума (Некрутенко, 1985, 1990). По признаку пола были сформированы 2 выборки из 42 ♂♂ и 30 ♀♀. Следовательно, при формировании выборки опять не делалось никакого различия между *C. crocea* и *C. erate* и соблюдался принцип объективного релятивизма, который заключается, в данном случае, в сознательном допущении, что нам неизвестны критериальные видоспецифические признаки этих видов, и мы предполагаем независимое рекомбинирование и случайное сочетание атрибутивных признаков (фенов) обоих видов. Точно таким же образом были сформированы и все другие выборки.

Для анализа выборки был применен метод дифференциального анализа Чекановского (Дажо, 1975). Анализируемые фены, взятые попарно, сведены в таблицу с двойным входом. Для каждой пары фенов рассчитаны частотности (вероятности) и критерий χ^2 Пирсона (с поправкой Йейтса для малочисленных выборок). В табл. 1 представлены, обработанные таким образом данные выборки общей численностью 42 экз. (26 ♂♂ *C. crocea* и 16 ♂♂ *C. erate*, если считать критериальным видоспецифическим признаком форму свободного края вальвы). Полученные данные для систематики интересны сами по себе, так как показывают, какие фены сочетаются не случайно ($\chi^2 > 6,64$, $df=1$, граничная вероятность $P < 0,01$). Для нас, однако, наибольший интерес представляет область исключений табл. 1, где по ряду признаков *C. crocea* и *C. erate* широко перекрывают друг друга (overlap-феномен). Следует пояснить, о чем идет речь.

Рассмотрим строение гениталий ♂♂ номинативных и паратипических форм *C. crocea* и *C. erate*. Крылья ♂ номинативного *C. crocea* шафранной окраски с поверха (cs^+), тёмная краевая кайма переднего крыла часто прорезана светлыми жилками (bn^+) (у части особей светлые жилки имеются только в апикальной области), дискальное пятно заднего крыла с поверха оранжевое, ярче фона (ds^+), переднее крыло на исподе со светлой анальной третью (if^+) и с неполным рядом постдискальных пятен по краю (обычно выражены только 3 пятна) (mp^+). Важный фен – наличие андрокониального поля (так называемого «мучнистого пятна») в ячейке $S_C+R_1-R_5$ заднего крыла с поверха (fs^+). Для строения гениталий ♂♂ *C. crocea* характерны два признака: свободный край вальвы плавно округлен (vm^+), в верхней части вальвы имеется 2 зубца (vc^+) (Некрутенко, 1985, 1990). Следует заметить, что второй зубец в верхней части вальвы представляет собой складку (дупликатуру) верхней части вальвы и почти не склеротизован. Иногда второй зубец практически не выступает за край вальвы. В постоянных препаратах, заключенных в иммерсионную среду под покровное стекло, он часто раздавливается покровным стеклом

Т а б л и ц а 1. Комбинационная таблица для 42 ♂♂ *Colias* sp. (26 ♂♂ *S. strossa* и 16 ♂♂ *S. erate*, если видоспецифическим признаком считать форму свободного края вальвы) из одного локального местообитания (Крым, 12 км С Симферополя, май–октябрь 1997 г.)

Цвет крыльев с поверхи шафраново-жёлтый (colour zaffron)	cs*	23	bn*	N=42		
				c	p	χ ²
Кайма переднего крыла прорезана светлыми жемчужинами (border notch)	bn*	12 7,6 6,58	14	ds*		
Дискальное пятно заднего края яркое (discal spot)	ds*	20 15,8 6,16	11 9,6 0,41	29	if*	
На исполе переднего крыла внутреннее поле состоит из двух частей с границей по Cu ₁ (различие по цвету) (inner field)	if*	22 15,3 16,6	12 9,3 2,33	24 19,3 8,84	28	ap*
На исполе переднего крыла выражены только 3 краевых пятна (marginal points)	ap*	19 15,8 3,28	11 9,6 0,41	21 20,0 0,13	24 19,3 8,84	29
«Мучнистое пятно» на заднем крыле поменяется (fagaceous spot)	fs*	14,7 9,65	9,0 2,92	18,6 7,38	18,0 14,12	18,6 4,08
Свободный край вальвы плавно закругляется (valve margin)	vm*	19 14,2 7,54	12 8,6 3,82	21 17,9 3,19	23 17,3 12,28	21 16,7 10,13
Вальва имеет два зубца (valve cog)	vc*	20 14,7 9,65	12 9,0 2,92	22 18,6 4,08	24 17,3 14,12	22 16,7 7,97
Вальва имеет один зубец	vc	3 8,2	2 5,0	7 10,3	4 10,0	5 9,6
Свободный край вальвы образует выступ в виде угла	vm	4 8,7	2 5,3	8 11,0	5 10,6	5 10,2
«Мучнистое пятно» на заднем крыле отсутствует	fs	3 8,2	2 5,0	6 10,3	4 10,0	7 10,3
На исполе переднего крыла имеется полный ряд одинаково выраженных пятен по краю	ap	4 7,1	3 4,3	8 9,9	4 8,6	5 8,3
Внутреннее поле на исполе переднего крыла одноцветное	if	1 7,6	2 4,6	5 9,6	0	5 9,6
Дискальное пятно заднего крыла бледное	ds	3 7,1	3 4,3	0	4 8,6	8 8,9
Светлые жемчужины поменяются только в области верхины переднего крыла	bn	11 15,3	0	18 19,3	16 18,6	15 18,0
Цвет крыльев с поверхи зеленово-жёлтый	cs	0	6,3	13,1	12,6	13,1

Если	vc*	vm*	fs*	ap*	if*	ds*	bn*	cs*
Р>с – признаки исключают друг друга	—	—	—	—	—	—	—	—
Р=с – признаки распределяются случайно	26	27	27	27	27	27	27	27
Р<с – признаки сочетаются	—	—	—	—	—	—	—	—
χ ² >3,84 – сочетание признаков не случайно	—	—	—	—	—	—	—	—
χ ² >6,64 – вероятность такого вывода повышается на 99 %	—	—	—	—	—	—	—	—

Если	vc*	vm*	fs*	ap*	if*	ds*	bn*	cs*
Р>с – признаки исключают друг друга	—	—	—	—	—	—	—	—
Р=с – признаки распределяются случайно	—	—	—	—	—	—	—	—
Р<с – признаки сочетаются	—	—	—	—	—	—	—	—
χ ² >3,84 – сочетание признаков не случайно	—	—	—	—	—	—	—	—
χ ² >6,64 – вероятность такого вывода повышается на 99 %	—	—	—	—	—	—	—	—

Если	vc*	vm*	fs*	ap*	if*	ds*	bn*	cs*
Р>с – признаки исключают друг друга	—	—	—	—	—	—	—	—
Р=с – признаки распределяются случайно	—	—	—	—	—	—	—	—
Р<с – признаки сочетаются	—	—	—	—	—	—	—	—
χ ² >3,84 – сочетание признаков не случайно	—	—	—	—	—	—	—	—
χ ² >6,64 – вероятность такого вывода повышается на 99 %	—	—	—	—	—	—	—	—

Если	vc*	vm*	fs*	ap*	if*	ds*	bn*	cs*
Р>с – признаки исключают друг друга	—	—	—	—	—	—	—	—
Р=с – признаки распределяются случайно	—	—	—	—	—	—	—	—
Р<с – признаки сочетаются	—	—	—	—	—	—	—	—
χ ² >3,84 – сочетание признаков не случайно	—	—	—	—	—	—	—	—
χ ² >6,64 – вероятность такого вывода повышается на 99 %	—	—	—	—	—	—	—	—

и не виден (Higgins, 1975: fig. 101, Некрутенко, 1985: рис. 42.1, 1990: рис. 34.1). Гениталии экземпляра, определенного проф. К. А. Ефетовым как *C. crocea* и принятого в качестве эталона *C. crocea* в данной выборке, изображены на рис. 1.2. Если в качестве фенотипических маркеров *C. crocea* использовать только три важнейших фена – форму свободного края вальвы (*vm*), окраску крыльев в поверха (*cs*) и наличие «мучнистого пятна» на заднем крае (*fs*), то фенотип номинативного *Colias crocea crocea* можно символически выразить формулой $vm^+cs^+fs^+$. Номинативный *Colias erate erate* желто-зелёной окраски крыльев с поверха (*cs*), тёмная краевая кайма переднего крыла без светлых жилок (иногда светлые жилки имеются в апикальной области) (*bn*), дискальное пятно заднего крыла с поверха тусклое (бледнее фона) (*ds*), переднее крыло с испода без светлой анальной трети (*if*), в равномерном сером опылении у корня и вдоль костального края, с полным рядом хорошо выраженных постдискальных (маргинальных) пятен по краю (*mp*). Андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ отсутствует (*fs*). Заднее крыло с поверха в равномерном сером опылении, не доходящим до каймы. Свободный край вальвы у ♂♂ *C. erate* образует выступ в виде угла (*vm*), в постоянных препаратах, заключенных в иммерсионную среду под покровное стекло, ясно виден только один зубец (*vc*). Такой экземпляр был выбран проф. К. А. Ефетовым в качестве эталона *C. erate* в данной выборке, его гениталии можно видеть на рис. 1.3. Фенотип номинативного *Colias erate erate* можно кратко записать формулой *vmcsfs*. Помимо этих двух крайних форм, имеется полный спектр паратипических форм, у которых те же фены выступают в самых разных новых сочетаниях. Имеются также формы с промежуточной степенью экспрессии каждого из этих фенов.

Рассмотрим строение гениталий ♂♂ таких паратипических форм. В качестве критериального (видоспецифического) признака, для надежной диагностики *C. crocea* и *C. erate* примем форму свободного края вальвы. В доступной нам литературе мы, к сожалению, не нашли названий для трёх, обнаруженных нами паратипических форм *C. crocea*. Поэтому, помимо символических обозначений, были вынуждены дать им условные (возможно синонимические) названия, исключительно с целью облегчить дальнейшее изложение. Складывается впечатление, что паратипические формы *C. erate* изучены лучше (Яхонтов, 1939).

Начнем с паратипических форм *C. crocea*. Экземпляр, препарат гениталий которого можно видеть на рис. 1.4, шафранной окраски крыльев с поверха, с широкой тёмной краевой каймой, загибающейся на анальной край переднего крыла, со слабо намеченными светлыми жилками на кайме, дискальное пятно переднего крыла чёткое, овальное, задние крылья с очень слабым серым опылением, далеко не доходящим до каймы и оранжевым двойным дискальным пятном, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ отсутствует, анальная треть на испода переднего крыла несколько светлее фона остальной части крыла, цвет задних крыльев снизу зеленовато-жёлтый, в центре заднего крыла тусклое дискальное пятно в оторочке ржавого цвета, постдискальные пятна на испода переднего и заднего крыла не образуют полного ряда, бахромка крыльев бледно-розовая. Строение гениталий этого ♂ обнаруживает несомненные черты сходства с таковыми *C. crocea*: свободный край вальвы плавно округлен, вальва имеет 2 зубца. Внешне бабочка больше похожа на *C. crocea*, чем на *C. erate f. chrysodona* Vdv., она крупнее и ярче. От *C. erate f. chrysodona*, этот вариант уверенно отличается именно плавно округленной формой свободного края вальвы (сравни с рис. 1.20 и 2.27). Итак, это *C. crocea* (свободный край вальвы округлен – vm^+), шафранной окраски крыльев с поверха (cs^+), но без «мучнистого пятна» на заднем крае – *fs* (в краткой записи фенотип этой формы – vm^+cs^+fs). С тем, чтобы как-то обозначить этот вариант, назовем его *C. crocea f. pseudochrysodona*. Такое название подчеркивает, что данная форма является гомологом *C. erate f. chrysodona*.

На рис. 1.5 представлены гениталии другого экземпляра шафранной окраски крыльев с поверха, широкая тёмная кайма на передних крыльях со светлыми жилками в апикальной области, на анальный край переднего крыла не загибается, дискальное пятно переднего крыла овальное, чёткое, с поверха без просвета в центре, с испода центрировано светлым мазком, задние крылья со слабым сероватым налетом, далеко не доходящим до каймы, в центре заднего крыла двойное ярко-оранжевое дискальное пятно, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ отсутствует, с испода переднее крыло у корня и вдоль костального края в лёгком сером опылении, со светлой анальной третью, дискальное пятно заднего крыла с испода в оторочке ржавого цвета, пятна постдискального ряда выражены хорошо, практически образуют полный ряд, бахромка крыльев розовая. В отличие от *C. chrysotheme* Esper, 1777, рассматриваемый экземпляр имеет невогнутый костальный край и округленную вершину переднего крыла, светлые жилки на кайме имеются только в апикальной области переднего крыла, дискальное пятно переднего крыла с поверха без просвета в середине. Гениталии этого экземпляра имеют некоторые черты сходства с таковыми *C. chrysotheme*: вальвы узкие, ланцетовидной формы, в верхней части вальвы имеется только 1 зубец. Препарат несколько поврежден при заключении в иммерсионную среду под покровное стекло, однако, наличие нескольких серьезных артефактов не мешает видеть, что свободный край вальвы плавно округлен. Как будет показано далее, удлинённо-овальная или ланцетовидная форма вальвы со слабовыраженным или отсутствующим вторым зубцом, характерная для *C. chrysotheme* – редкого вида, распространенного очень локально и известного в Крыму по единичным находкам (Некрутенко, 1985), встречается и у *C. crocea*. Часто второй зубец не достигает верхнего края вальвы, как это показано для *C. chrysotheme* (Некрутенко, 1985: рис. 44.1, 1990: рис. 37.1), хотя отчетливо виден в виде складки (дубликатуры) верхней части вальвы.

Экземпляр, гениталии которого представлены на рис. 2.16 в плохом состоянии, шафранной окраски крыльев с поверха (немного «болотного» оттенка, или цвета хаки), передние крылья с широкой тёмной каймой со светлыми жилками, едва намеченными в апикальной области, дискальное пятно переднего крыла чёткое, овальное, задние крылья в сером опылении, с двойным оранжевым дискальным пятном, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ заднего крыла отсутствует, испод крыльев зеленовато-жёлтый, переднее крыло на исподе со светлой анальной третью, постдискальные пятна на исподе переднего крыла не образуют полного ряда. Если бы не отсутствие «мучнистого пятна» и тусклая окраска, то по внешности – это обычный экземпляр *C. crocea*. По строению гениталий этот экземпляр должен быть уверенно отнесен к виду *C. crocea*: свободный край вальвы плавно округлен, имеется хорошо выраженный второй зубец. Оба вышеописанных экземпляра *C. crocea* имеют фенотип vm^+cs^+fs и отличаются от гомологичной формы *C. erate* f. *chrysozona* строением гениталий, а от *C. chrysotheme* – окраской и отсутствием светлых жилок на краевой кайме.

Перейдем к рассмотрению формы *C. crocea* с другой комбинацией фенов. Экземпляр, гениталии которого изображены на рис. 1.16, желто-зелёной окраски крыльев с поверха, с широкой тёмной каймой переднего крыла, пересеченной светлыми жилками и тёмным овальным дискальным пятном без просвета в середине, задние крылья со слабым серым опылением, не достигающим до каймы и оранжевым двойным дискальным пятном, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ заднего крыла выражено хорошо, светлее фона, снизу переднее крыло со светлой анальной третью, дискальное пятно заднего крыла с испода бледное, в каёмке ржавого цвета, постдискальное пятно переднего и заднего крыла выражены слабо, образуют неполный ряд, бахромка крыльев сверху жёлтая, снизу бледно-розовая. Внешне экземпляр похож на *C. erate* f. *androconiata* Jach., но уверенно отличается от последней строением гениталий. Свободный край вальвы плавно округлен, второй зубец выражен очень слабо, он представляет собой складку в верхней части вальвы, не выступает за верхний её край и, поэтому, совершенно не виден в постоянном препарате в латеральной проекции (сравни с рис. 1.12, 1.13, 2.28). Если критериальным (видоспецифическим) признаком считать форму свободного края вальвы, принадлежность этого экземпляра виду *C. crocea* не вызывает сомнений. Условно обозначим этот вариант *C. crocea* f. *chlorodona* (фенотип vm^+csfs^+). Эта форма гомологична *C. erate* f. *androconiata* (фенотип $vmcsfs^+$), является её двойником.

Экземпляр, гениталии которого можно видеть на рис. 1.17, желто-зелёной окраски крыльев с поверха, светлые жилки имеются только в апикальной области широкой коричневатой краевой каймы, дискальное пятно переднего крыла овальное, чёткое, задние крылья со слабым серым опылением, не достигающим до каймы и двойным оранжевым дискальным пятном, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ заднего крыла светлое, выражено несколько слабее, чем у описанного выше экземпляра, но совершенно явственное; переднее крыло снизу со светлой анальной третью, постдискальные пятна выражены слабо, образуют неполный ряд, на исподе задних крыльев в центре бледное дискальное пятно в оторочке ржавого цвета, бахромка сверху жёлтая, снизу бледно-розовая. Вальвы выпуклой формы, свободный край вальвы плавно округлен, обе вальвы снабжены хорошо выраженным вторым зубцом с тупой вершиной. В целом гениталии данного экземпляра имеют более выраженные кроцеиформные черты. Фенотип данной особи vm^+csfs^+ .

Экземпляр, гениталии которого изображены на рис. 1.18, с аномалией жилкования левого переднего крыла, желто-зелёной окраски крыльев с поверха (на левом крыле – участок нарушенного пигментообразования), с широкой чёрной каймой, прорезанной светлыми жилками и овальным дискальным пятном без просвета в середине, задние крылья в равномерном сером опылении, немного не достигающим каймы, в центре заднего крыла двойное желто-зелёное (светлее фона) дискальное пятно. Андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ заднего крыла выражено хорошо, жёлто-зелёного цвета, светлее фона. Снизу переднее крыло со светлой анальной третью и серым опылением у корня и вдоль костального края, заднее крыло с бледным дискальным пятном в оторочке ржавого цвета, постдискальные пятна на исподе выражены сильнее, чем у описанных выше экземпляров, но образуют неполный ряд, бахромка крыльев жёлтая. Строение гениталий довольно своеобразно: вальвы выпуклые (одна из вальв слегка повреждена препаративной иглой), свободный край вальвы плавно округлен, имеется хорошо выраженный второй зубец, заметно выступающий над верхним краем вальвы (виден даже в постоянном препарате в латеральной проекции), крючковатый ункус несколько короче массивного саккуса, псевдоункус очень короткий (фенотип vm^+csfs^+). От кавказской *C. chlorocoma* Christoph, 1888, на которую вышеописанный экземпляр несколько похож внешне, он уверенно отличается формой вальвы, отсутствием пирамидального вздутия на внутренней поверхности вальвы, отсутствием нескольких мелких и одного крупного зубца в верхней части вальвы (Некрутенко, 1990: рис. 41). На *C. erate* f. *androcontata* Jach. данный экземпляр похож очень мало, хотя является двойником этой формы по формальному набору фенов.

Экземпляр, изображение гениталий которого помещено на рис. 1.6, жёлто-зелёной окраски крыльев с поверха, на широкой темной кайме передних крыльев светлые жилки выражены только в апикальной области, дискальное пятно переднего крыла чёткое, овальное, без просвета в середине, задние крылья с двойным оранжевым дискальным пятном в центре, в легком сером опылении у корня, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ хорошо выражено, но по цвету мало отличается от фона, на исподе переднего

крыла неполный ряд слабовыраженных постдискальных пятен по краю, анальная треть переднего края светлая, цвет крыльев с испода жёлтый, задние крылья снизу с серебристым дискальным пятном в ржавой оторочке, со слабовыраженными постдискальными пятнами по краю, бахромка крыльев бледно-розовая. Строение гениталий данного экземпляра обнаруживает некоторые промежуточные черты: выпуклая форма и наложение контуров обеих валв друг на друга создают иллюзию наличия небольшого выступа. На самом деле настоящего выступа нет (сравни с рис. 1.10–1.13, 2.28) свободный край вальвы плавно округлен. Имеется хорошо выраженный второй зубец, видимый даже в постоянном препарате в латеральной проекции (несколько раздавлен покровным стеклом). Важным, хотя и вспомогательным, признаком мы считаем ширину верхней части вальвы по отношению к основной её части: в данном случае верхняя часть вальвы широкая, ненамного меньше её основной части. У *C. erate* верхняя часть вальвы всегда намного уже её основной части, даже в том случае, когда выступ свободного края вальвы выражен слабо и контур вальвы представляется округленным плавно (рис. 2.7). Сказанное позволяет отнести данный экземпляр к виду *C. crocea* (фенотип vm^+csfs^+). Интересно, что несмотря на несколько эратеформные черты строения гениталий, внешность бабочки такова, что она больше похожа на *C. crocea* (если бы не жёлто-зелёная окраска крыльев с поверха), чем на *C. erate* f. *androconiata*, двойником которой она является по набору фенотипов.

Экземпляр, гениталии которого можно видеть на рис. 1.7, жёлто-зелёной окраски крыльев с поверха, широкая чёрная краевая кайма передних крыльев почти без светлых жилок (три жилки едва намечены в апикальной области), вершина переднего крыла округлена, дискальное пятно на переднем крыле чёткое, овальное, без просвета в середине, задние крылья в равномерном сером опылении не достигающим каймы, в центре заднего крыла двойное оранжевое дискальное пятно, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ заднего крыла хорошо выражено, светлое. На исподе переднее крыло со светлой анальной третью, корень переднего крыла и костальный край опылены серым, заднее крыло на исподе с серебристым дискальным пятном в ржавой оторочке, постдискальные пятна на исподе переднего и заднего крыла развиты хорошо, но не образуют полного ряда, бахромка крыльев бледно-розовая. Гениталии этого экземпляра обнаруживают неожиданное сходство с таковыми у *C. chrysotheme*: вальвы узкие, ланцетовидные, контур свободного края вальвы плавный, второй зубец одной вальвы выражен хорошо, другой не выступает за верхний край вальвы. Уже указывалось, что узкие ланцетовидные вальвы со слабовыраженным вторым зубцом, характерные для *C. chrysotheme*, встречается и у *C. crocea* (рис. 2.10–2.12, 2.22, 2.24). По фенам крылового рисунка данный экземпляр почти не отличим от экземпляра *C. erate* f. *androconiata* (рис. 1.13), в то время как гениталии этих двух экземпляров существенно различаются. Фенотипическая формула вышеописанной особи vm^+csfs^+ .

На рис. 2.36 изображены гениталии экземпляра, жёлто-зелёной окраски крыльев с поверха, с широкой чёрной каймой (светлые жилки на кайме переднего крыла имеются только в апикальной области), тёмным овальным дискальным пятном без просвета в середине, заднее крыло с сильным серым опылением, не достигающим каймы и двойным оранжевым дискальным пятном в центре, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ заднего крыла сильно выражено, светлее фона, возвышается над поверхностью крыла. Снизу переднее крыло со светлой анальной третью и тёмным опылением средней части крыла, дискальное пятно заднего крыла с испода бледное в оторочке ржавого цвета, постдискальные пятна переднего и заднего крыла выражены очень слабо, образуют неполный ряд, бахромка крыльев бледно-розовая, свободный край вальвы выпуклый, плавно округлен, имеется хорошо выраженный второй зубец, заметный и в постоянном препарате в строго латеральной проекции.

Экземпляр, гениталии которого представлены на рис. 2.34, в крайне плохом состоянии, жёлто-зелёной окраски крыльев с поверха, задние крылья в равномерном сером опылении немного не достигающим каймы, с ярко-оранжевым дискальным пятном в центре, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ заднего крыла хорошо выражено, светлое. Свободный край вальвы плавно округлен, имеется 2 зубца (фенотип vm^+csfs^+).

Экземпляр, гениталии которого представлены на рис. 2.33, в крайне плохом состоянии, жёлто-зелёной окраски крыльев с поверха, широкая коричневая кайма передних крыльев практически без светлых жилок, дискальное пятно переднего крыла овальное, чёткое, с испода со светлой серединой, задние крылья в равномерном сером опылении, дискальное пятно на заднем крыле с поверха бледное, почти одного цвета с фоном, на исподе крыльев пятна постдискального ряда развиты хорошо, передние крылья снизу со светлой анальной третью, костальный край опылен серыми чешуйками. Андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ на заднем крыле с поверха развито хорошо. Вальвы промежуточного с *C. erate* строения. Кроме того, ряд артефактов, возникших при заключении препарата в иммерсионную среду под покровное стекло, препятствуют правильной оценке признаков.

Помимо ♂♂ *C. crocea* f. *chlorodona* среди номинативных *C. crocea* попадаются ♀♀ с жёлто-зелёной окраской крыльев. Отличить их от самок *C. erate* удастся, конечно, далеко не всегда. По нашим данным для ♀♀ *C. crocea* характерна подковообразная, а для ♀♀ *C. erate* – трапециевидная форма генитальной пластинки.

Перейдем к рассмотрению следующей комбинации фенотипов *C. crocea*. Экземпляр, гениталии которого представлены на рис. 1.8, жёлто-зелёной окраски крыльев с поверха, с широкой темной каймой переднего крыла, в апикальной области прорезанной тремя светлыми жилками и овальным чётким

дискальным пятном, задние крылья в лёгком сером опылении с двойным оранжевым дискальным пятном в центре. Андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ на заднем крыле с поверха отсутствует. Испод крыльев ярко-жёлтый. Переднее крыло снизу со светлой анальной третью, костальный край и корень переднего крыла на исподе в лёгком сером опылении, дискальное пятно переднего крыла с испода со светлой серединой, заднее крыло с бледным дискальным пятном в оторочке ржавого цвета, постдискальные пятна не образуют полного ряда, бахромка крыльев бледно-розовая. Строение гениталий обнаруживает некоторое сходство с *C. chrysothème*: свободный край вальвы плавно округлен, контур вальвы овальный (вальвы несколько асимметричны), второй зубец в виде утолщённой складки в верхней части вальвы, во временном препарате (в глицерине) выступал за её верхний край, в постоянном препарате он сильно расплюсчен покровным стеклом, тегумен и винкулом, к сожалению, деформированы препаратальной иглой при заключении в иммерсионную среду под покровное стекло (фенотип vm^+csfs). Вышеописанная форма должна быть отнесена к виду *C. crocea* на основании строения гениталий. Назовем её *C. crocea f. eratoides*, так как она является гомологом *C. erate erate* и антагонистом *C. erate f. edusoides* Krul. по формальному набору фенов. Описанный выше экземпляр внешне больше похож на *C. crocea*, и это несмотря на жёлто-зелёную окраску и отсутствие андрокониального поля заднего крыла. А вот описываемый ниже экземпляр внешне совершенно неотличим от номинативного *C. erate*, и диагноз основывается только на особенностях строения гениталий.

Экземпляр, гениталии которого представлены на рис. 1.19, в плохом состоянии, жёлто-зелёной окраски крыльев с поверха, с широкой тёмной каймой без светлых жилок на передних крыльях, чётким овальным дискальным пятном, задние крылья с двойным оранжевым дискальным пятном в центре, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_S$ на заднем крыле с поверха отсутствует. Экземпляр внешне абсолютно неотличим от *C. erate erate* в той же серии. Однако строение гениталий его совсем иное: свободный край сравнительно узкой, овальной вальвы, плавно округлен, второй зубец в виде слабо выраженной складки в верхней части вальвы, за её внешний (верхний) край не выступает и в постоянном препарате в латеральной проекции не виден (фенотип vm^+csfs). Вышеописанная форма *C. crocea f. eratoides* встречается очень редко, в 2 раза реже, чем *C. erate f. edusoides* ($vmcs^+fs^+$).

Форма свободного края вальвы является высоконадёжным, но не абсолютным критерием. На рис. 2.7 представлены гениталии экземпляра жёлто-зелёной окраски крыльев с поверха, без андрокониального поля в ячейке $S_C+R_1-R_S$ на заднем крыле. Свободный край вальвы сильно выпуклый, но представляется совершенно округлённым, второй зубец не виден в препарате. Преодолеть затруднение помогает уже упоминавшийся вспомогательный признак: у данной особи верхняя часть вальвы очень мала по сравнению с шириной её основной части, что свидетельствует в пользу принадлежности данной особи виду *C. erate*. Иногда у *C. crocea* свободный край вальвы образует слабовыраженный выступ (рис. 2.4, 2.17), но широкая верхняя часть вальвы, часто с хорошо выраженным вторым зубцом, может в подобных случаях облегчить диагноз.

На рис. 1.9 представлены гениталии ♂♂ *C. crocea* ярко шафранной окраски крыльев с поверха, с широкой очень тёмной каймой без светлых жилок, на переднем крыле заворачивающейся на анальный край, задние крылья с двойным ярко-оранжевым дискальным пятном, андрокониальное поле на заднем крыле хорошо выраженное, светлое, гениталии же данного экземпляра имеют несколько хризотемформные черты: вальва ланцетовидной формы, второй зубец не выражен. Подобное строение гениталий не редкость среди номинативных *C. crocea* (рис. 2.9–2.13, 2.22–2.24).

Перейдем теперь к рассмотрению хорошо известных паратипических форм *C. erate*. На рис. 1.12, 1.13, 2.28 можно видеть препараты гениталий, так называемой *C. erate f. androconiata*, отличающейся от *C. erate erate* наличием андрокониального поля в ячейке $S_C+R_1-R_S$ на заднем крыле с поверха. Эдеагус на рис. 1.12 прикрыт непрозрачной вальвой (препарат сильно склеротизован) и, поэтому, концевая часть его не видна. Свободный край вальвы округлен более плавно, чем у особи, гениталии которой показаны на рис. 1.13. Вальва этого ♂ образует хорошо выраженный выступ в виде угла. Интересно, что во временном препарате был хорошо виден второй зубец в верхней части вальвы (в постоянном препарате он раздавлен покровным стеклом), что, как будет показано ниже, вовсе не является редкостью среди *C. erate*. Гениталии экземпляра, предсталенные на рис. 2.28, типичного для *C. erate* строения: свободный край вальвы образует выступ, зубец только один. *C. erate f. androconiata* (фенотип $vmcsfs^+$) является гомологом *C. crocea f. chlorodona* (фенотип vm^+csfs^+) и антагонистом *C. crocea f. pseudochrysodona* (фенотип vm^+cs^+fs) по формальному набору фенов. Она встречается примерно в 3 раза реже номинативного *C. erate*.

На рис. 1.20 и 2.27 представлены гениталии ♂♂ хорошо известной *C. erate f. chrysodona*, отличающейся от номинативного *C. erate* Esp. шафранной окраской крыльев, типичного для *C. erate* строения. *C. erate f. chrysodona* (фенотип $vmcs^+fs$) гомологична *C. crocea f. pseudochrysodona* (фенотип $vmcs^+fs$) и выступает антагонистом *C. crocea f. chlorodona* (фенотип $vm^+cs^+fs^+$) по формальному набору фенов. На ксерофитных стадиях эта форма может встречаться чаще *C. erate erate*, но в среднем она встречается в 3 раза реже последней.

На рис. 1.14, 1.21 и 1.22 изображены препараты гениталий ♂♂ так называемой *C. erate f. edusoides*, шафранной окраски крыльев с поверха с хорошо развитым андрокониальным полем в ячейке $S_C+R_1-R_S$ заднего крыла, принадлежность которой к виду *C. erate* доказывается, главным образом, строением гениталий. Нельзя, однако, не отметить ряда кроцеиформных черт в строении вальвы *C. erate f. edusoides*:

выступ свободного края вальвы выражен слабее чем у номинативной формы, на рис. 1.14 выпуклая форма вальвы скорее имитирует выступ, имеется хорошо выраженный второй зубец в виде толстой складки в верхней части вальвы, на рис. 1.21 и 1.22 край вальвы выглядит более круто изогнутым, но вальвы в основной части уже, чем у номинативной формы. При диагностике *C. erate* f. *edusoides* чаще, чем при диагностике других форм приходится прибегать к вспомогательным признакам, таким, как сравнение ширины верхней части вальвы с шириной её основной части. *C. erate* f. *edusoides* (фенотип $vmcs^+fs^+$) является гомологом номинативного *C. crocea* (фенотип $vm^+cs^+fs^+$) и антагонистом *C. crocea* f. *eratoides* (фенотип vm^+csfs) по формальному набору фенотипов, она встречается примерно в 4 раза реже номинативного *C. erate*.

Правильная интерпретация такого признака, как количество зубцов вальвы, зависит от проекции, в которой рассматривается препарат. Степень выраженности второго зубца различна даже среди экземпляров, уверенно относимых к *C. crocea*: второй зубец бывает представлен только в виде дубликатуры верхней части вальвы и почти не выступает за край вальвы. Во временных препаратах, заключенных в глицерин, второй зубец всегда хорошо виден под углом в 25–45° между оптической осью увеличительного прибора и сагитальной плоскостью препарата в направлении спереди назад. При заключении препаратов в канадский бальзам под покровное стекло второй зубец нередко раздавливается покровным стеклом. Этот серьезный артефакт часто не позволяет оценить признак в постоянных препаратах. Наряду с этим, есть немало особей *C. erate* с хорошо выраженным вторым зубцом вальвы (рис. 1.15, 2.31, 2.32). Если у *C. erate* не удастся выявить второй зубец в постоянных препаратах в латеральной проекции, то зубец легко выявляется во временных препаратах под определенным углом зрения. Поскольку в оценке этого признака нельзя избежать систематической ошибки, примем, что вальва имеет 2 зубца, если второй зубец хорошо виден в постоянных препаратах в строго латеральной проекции.

Хотя такой гинекоморфный признак, как наличие светлых пятен на темной краевой кайме у ♂♂, не учитывался при анализе выборки, следует упомянуть о варианте *C. erate* f. *hyaleoides* Gr.-Gr. (рис. 1.24), иногда светлые пятна на краевой кайме имеются у ♂♂ *C. erate* f. *edusoides* (рис. 1.25) и у *C. erate* f. *chrysodona* (рис. 1.26, 2.29). Обращает на себя внимание промежуточный, кроцеиформный облик вальв у экземпляров сочетающих признаки форм *chrysodona* и *hyaleoides*: часто, несмотря на наличие выступа, вальвы имеют плавные контуры, вспомогательные признаки тоже не всегда позволяют точно идентифицировать видовую принадлежность экземпляра. Помимо промежуточных форм по такому признаку, как строение вальвы, встречаются промежуточные фенотипы и по другим фенам. Например, на рис. 1.27 изображен препарат гениталий *C. crocea* тускло жёлтой с зеленоватым оттенком окраски крыльев с поверха (цвета хаки). Суперпозиция контуров свободного края вальвы создают оптическую иллюзию наличия выступа вальвы. На самом деле, если цветным карандашом проследить топографию контуров обеих вальв, можно легко установить, что свободный край обеих вальв округлен у данной особи совершенно плавно, и её принадлежность к виду *C. crocea* не подлежит сомнению. на рис. 2.30 представлен препарат гениталий *C. erate*, жёлто-зелёной окраски крыльев с поверха, верхний угол переднего крыла данной особи слегка заострен, краевая кайма переднего и заднего крыла очень узкая, прорезана светлыми жилками, задние крылья с бледным дискальным пятном, андрокониальное поле в ячейке $S_C+R_1-R_5$ на заднем крыле отсутствует, форма вальвы данного экземпляра несколько напоминает *C. chrysotheme*, вальвы достаточно узкие в основной части, контур одной из вальв плавный, свободный край другой образует нерезкий выступ. Анализ топографии обеих вальв и учёт вспомогательных признаков позволяют отнести экземпляр к виду *C. erate*. Как видим, степень выраженности выступа свободного края вальвы *C. erate* широко варьирует, особенно у паратипических форм. Форма вальвы *C. crocea* варьирует ещё шире: имеются все переходы от широкой выпуклой формы вальвы (даже имитирующей наличие выступа) с хорошо развитым вторым зубцом до узкой ланцетовидной, почти лишенной второго зубца как у *C. chrysotheme*.

Помимо окраски крыльев с поверха (*cs*), наличия светлых жилок на краевой кайме (*bn*), яркости дискального пятна заднего крыла (*ds*), цвета внутреннего поля переднего крыла с испода (*if*), наличия краевых пятен на испода крыльев (*mp*), наличия «мучнистых пятен» на задних крыльях (*fs*), формы свободного края вальвы (*vm*), количества зубцов вальвы (*vc*), при составлении комбинационной таблицы (табл. 1) учитывался ещё ряд второстепенных признаков, однако диагностическое значение этих признаков невелико и генетический анализ их малоперспективен.

Выводы. Таким образом, синтопические популяции *C. crocea* и *C. erate* высоко гетероморфны, и вышеуказанные виды проявляют заметный контрпараллелизм и полную гомологию форм генотипической альтернативной изменчивости. *C. crocea* и *C. erate* в реальных популяциях всегда представлены как номинативными, так и рядом гомологичных паратипических форм, являющихся для обоих видов, по существу, субституционным генетическим грузом. Рассмотренные виды различаются доминированием альтернативных градаций фенотипов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дажо Р. Основы экологии. – М.: Прогресс, 1975. – 415 с.
 Некрутенко Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Крыма. – К.: Наукова думка, 1985. – 152 с.
 Некрутенко Ю. П. Дневные бабочки Кавказа: Определитель. – К.: Наукова думка, 1990. – 214 с.

Яхонтов А. А. Денні метелики: Посібник для визначення і біологічного вивчення Lepidoptera Rhopalocera Європейської частини СРСР. – К.: Радянська школа, 1939. – 184 с.

Higgins L. G. The classification of European butterflies. – London: Collins, 1975. – 312 p.

Крымский государственный аграрный университет

Поступила 1.11.2000

УДК 57.064:595.789 [*Colias*] (477.75)

A. E. MILOVANOV

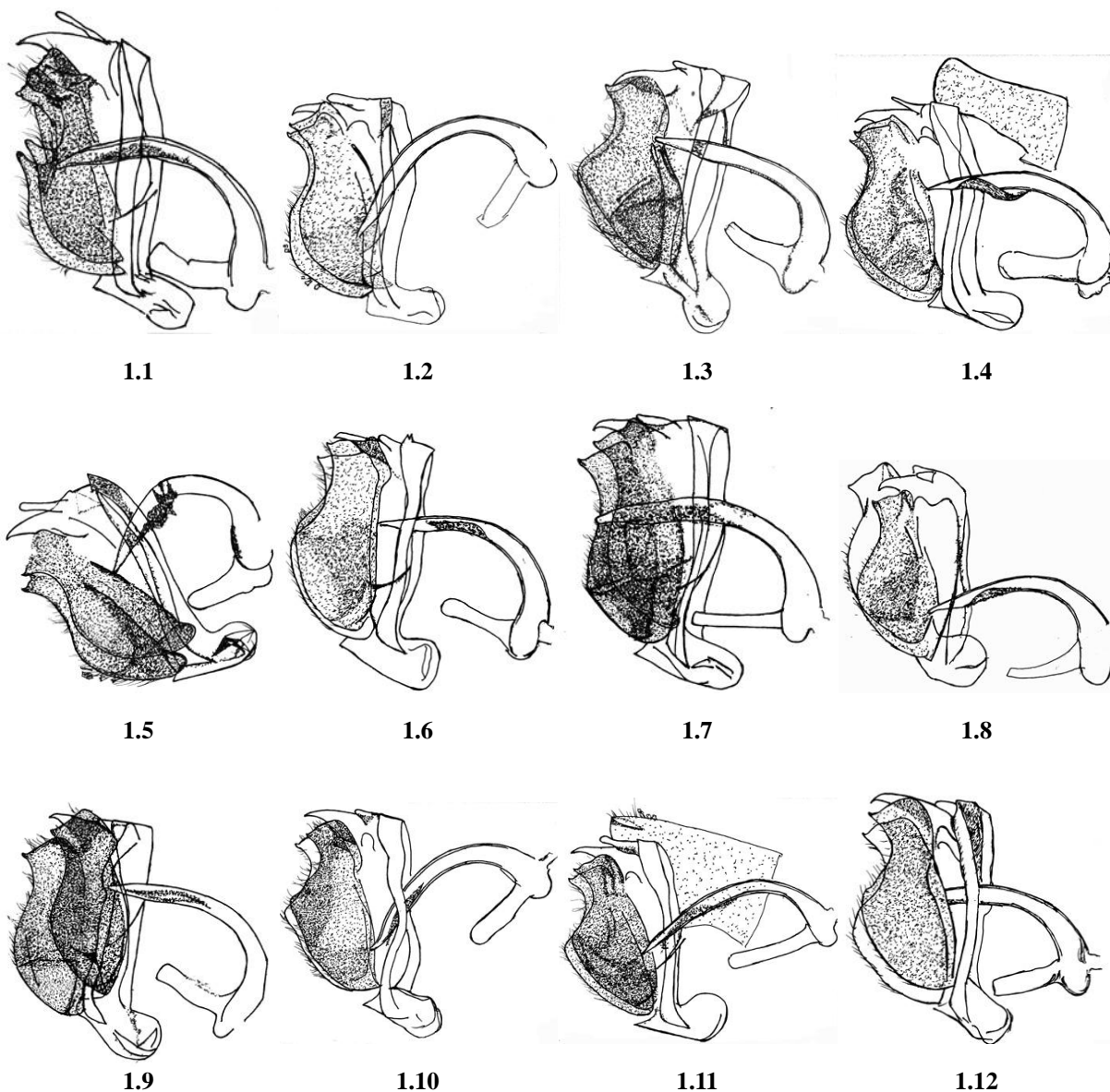
**PHENETICS OF SYNTOPIC POPULATIONS OF
COLIAS CROCEA GEOFFROY, 1785 AND *COLIAS ERATE* ESPER, 1801
(LEPIDOPTERA: PIERIDAE) IN CRIMEA**

Crimean State Agrarian University

SUMMARY

Using the shape of the valve margin as criterion, a complete homology of genotypic alternative varieties of *Colias crocea* Geoffroy and *Colias erate* Esper was established in three serial samples (general sample size 290 specimens: 237 ♂♂ *C. crocea* Geoffroy and 53 ♂♂ *C. erate* Esper) from the same insulated locality in the forest-steppe of the Crimea (12 km North Simferopol, V–X. 1997, V–XI. 1998, IX–XI. 1999).

1 tab., 63 figs, 5 refs.



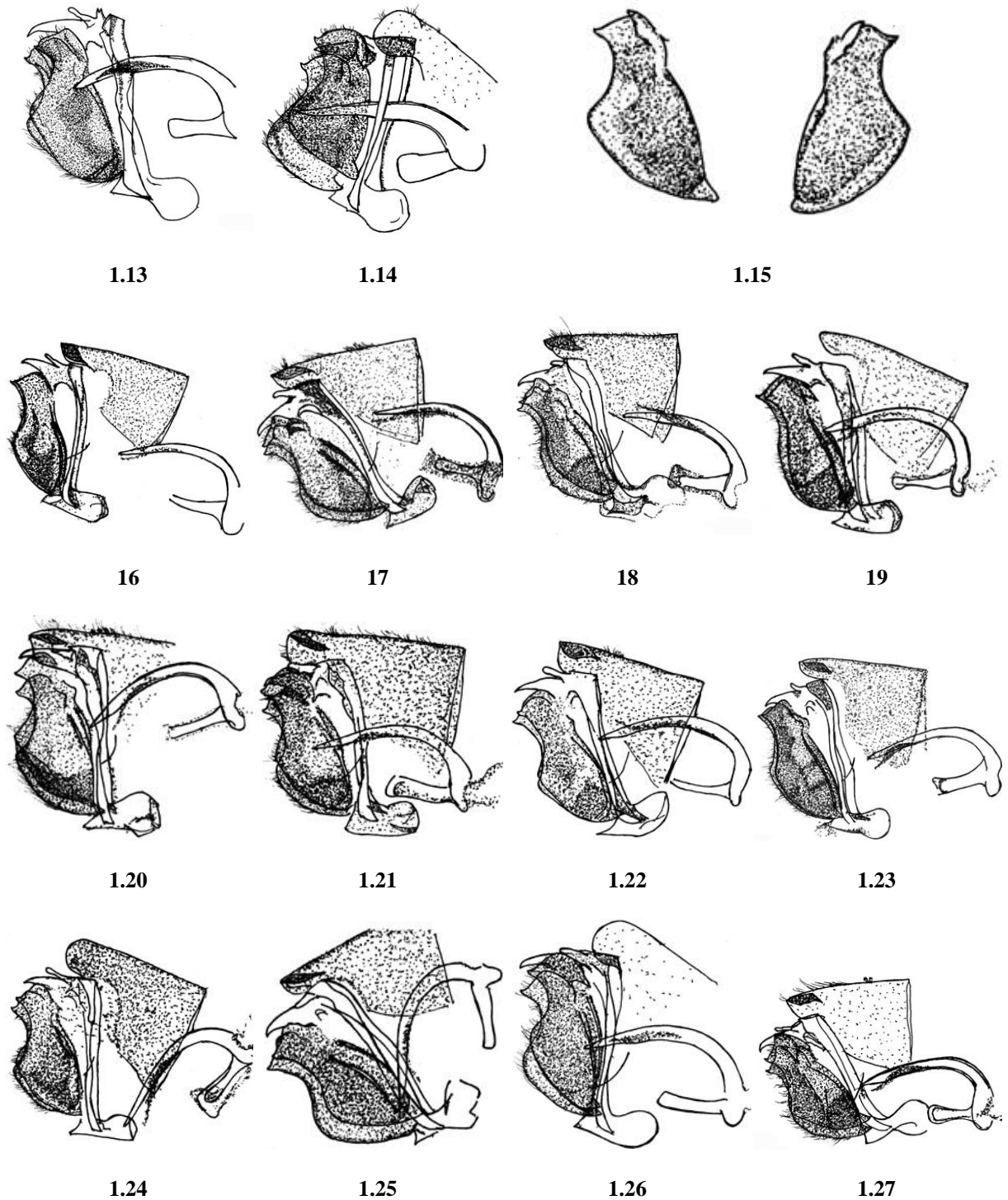
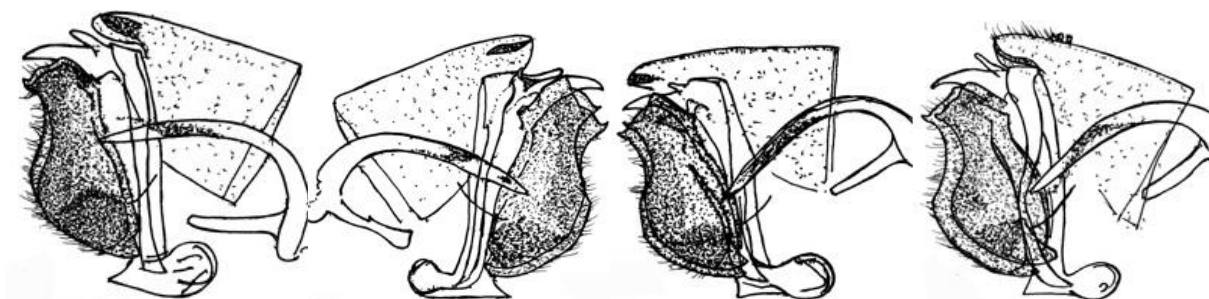


Рис. 1. Особенности строения вальвы ♂ номинативных и паратипических форм *Colias*: 1.1 – *C. hyale* (вальва с гарпой); 1.2 – *C. crocea* (номинативная форма); 1.3 – *C. erate* (номинативная форма); 1.4, 1.5 – *C. crocea* f. *pseudochrysodona*: 1.4 – выпуклая вальва, 1.5 – узкая ланцетовидная вальва; 1.6, 1.7 – *C. crocea* f. *chlorodona*: 1.6 – наложение контуров вальв имитирует выступ, имеется второй зубец, 1.7 – узкие ланцетовидные вальвы; 1.8 – *C. crocea* f. *eratoides* (препарат несколько поврежден); 1.9 – *C. crocea* (узкие ланцетовидные вальвы); 1.10, 1.11 – *C. erate*: 1.10 – короткий псевдоукус, 1.11 – длинный псевдоукус; 1.12, 1.13 – *C. erate* f. *androconiata*: 1.12 – выступ свободного края вальвы выражен слабо, конец эдеагуса не виден, 1.13 – выступ свободного края вальвы выражен хорошо; 1.14 – *C. erate* f. *edusoides*; 1.15 – *C. erate* (вальва с хорошо выраженным вторым зубцом, временный препарат, глицерин); 1.16–1.18 – *C. crocea* f. *chlorodona*: 1.16 – ланцетовидная вальва, второй зубец выражен слабо, 1.17, 1.18 – свободный край вальвы плавно округлен, второй зубец хорошо выражен; 1.19 – *C. crocea* f. *eratoides* (экз. в плохом состоянии); 1.20 – *C. erate* f. *chrysodona*; 1.21 – *C. erate* f. *edusoides* (цвета хаки); 1.22 – *C. erate* f. *edusoides*; 1.23 – *C. crocea* (свободный край вальвы со слабо выраженным выступом); 1.24 – *C. erate* f. *hyaleoides*; 1.25 – *C. erate* f. *edusoides* (в сочетании с f. *hyaleoides*); 1.26 – *C. erate* f. *chrysodona* (в сочетании с f. *hyaleoides*); 1.27 – *C. crocea* (цвета хаки, наложение контуров вальв имитирует выступ).

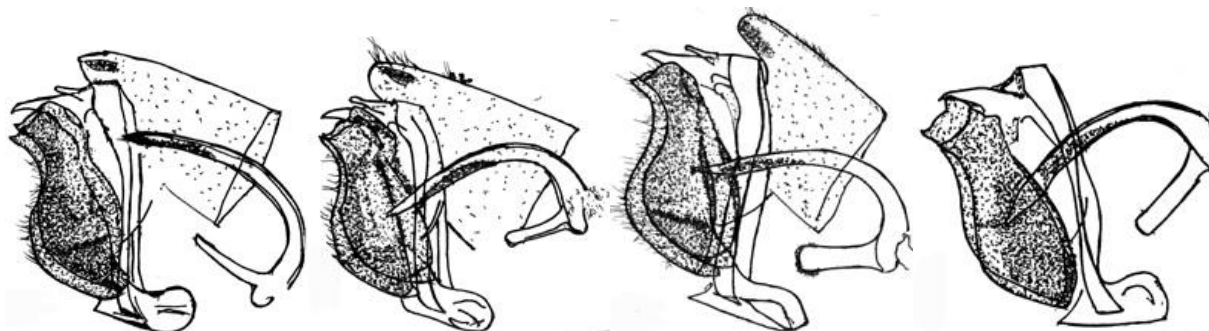


2.1

2.2

2.3

2.4

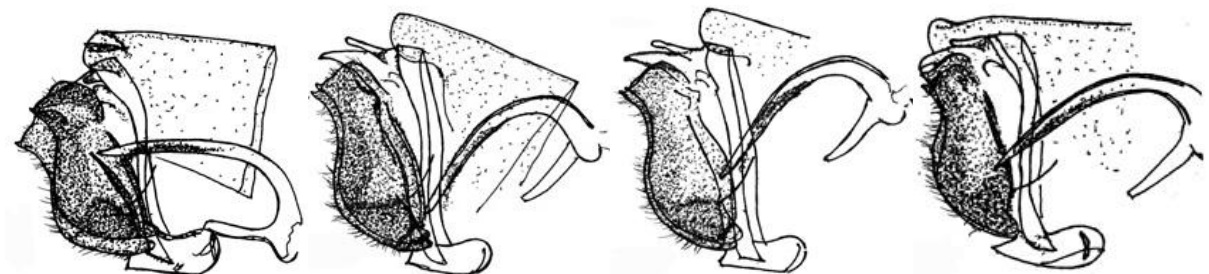


2.5

2.6

2.7

2.8

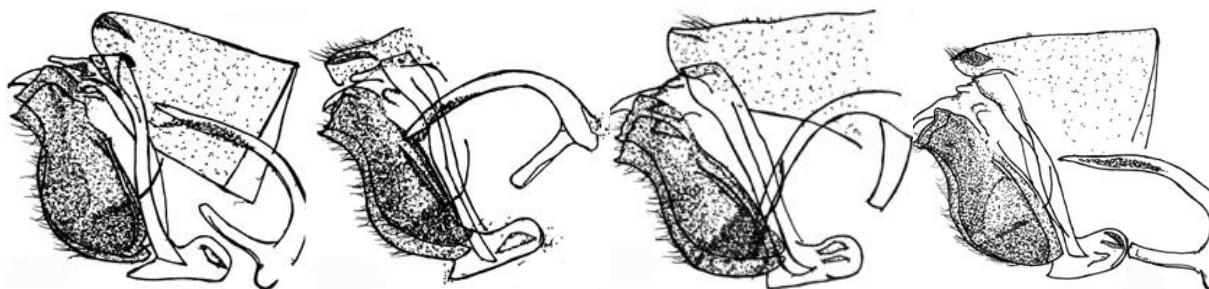


2.9

2.10

2.11

2.12

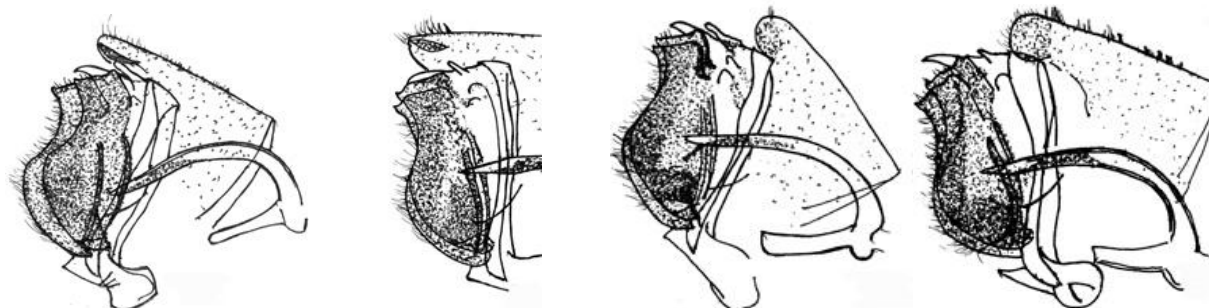


2.13

2.14

2.15

2.16



2.17

2.18

2.19

2.20

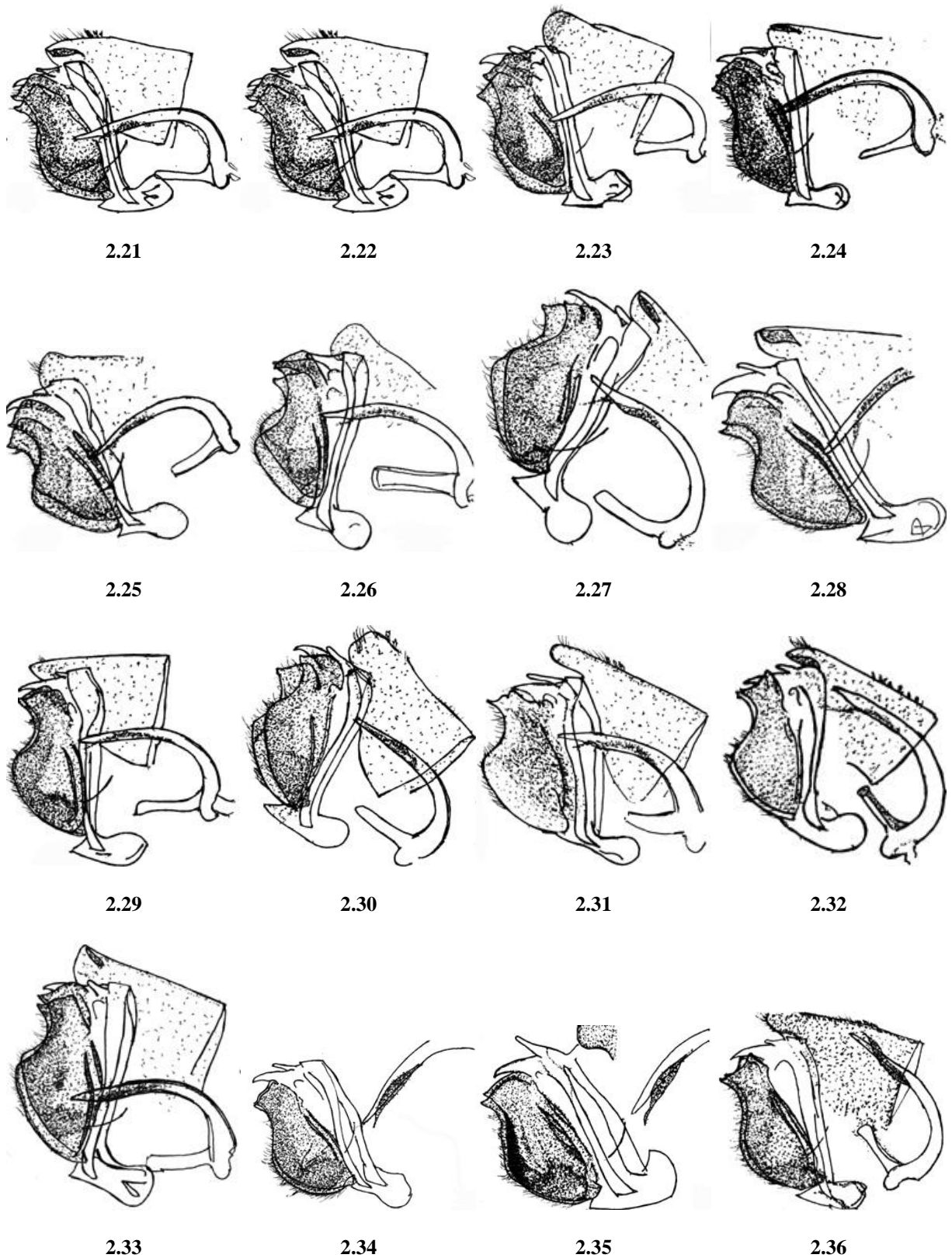


Рис. 2. Индивидуальная изменчивость формы вальвы у *Colias crocea* и *C. erate*: 2.1–2.6 – *C. crocea*; 2.7 – Сомнительно определенный экз., вероятно, *C. erate* (свободный край вальвы достаточно плавно округлен, выступ почти отсутствует); 2.8–2.24 – *C. crocea*; 2.25, 2.26 – *C. erate*; 2.27 – *C. erate* f. *chrysodona*; 2.28 – *C. erate* f. *androconiata*; 2.29 – *C. erate* f. *chrysodona* (в сочетании с f. *hyaleoides*); 2.30–2.33 – *C. erate*: 2.30 – узкая краевая кайма крыльев прорезана светлыми жилками, 2.31, 2.32 – вальвы с хорошо выраженным вторым зубцом, 2.33 – короткий эксцентричный псевдоункус, 2.34–2.36 – *C. crocea* f. *chlorodona* (материал в плохом состоянии).