

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

© 2004 г. А. Э. МИЛОВАНОВ, А. З. ЗЛОТИН

ЧАСТОТЫ ФЕНОНОВ В СИНТОПИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ *COLIAS HYALE* LINNAEUS, 1758 И *COLIAS* *ALFACARIENSIS* RIBBE, 1905 (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В КРЫМУ И ПРИНЦИП «ЗОЛОТОГО СЕЧЕНИЯ»

Постановка проблемы и её связь с наукой и практикой. Полиморфизм — одновременное присутствие двух или нескольких генетически различных, более редко встречающихся форм в ареале одной популяции в таком численном соотношении, что эти формы нельзя отнести к повторным мутациям. Каждая из ряда форм полиморфной группы может оказаться наиболее приспособленной в разное время и в разных условиях. Поэтому изучение полиморфизма популяций открывает пути прогнозирования её выживаемости в меняющихся условиях окружающей среды и имеет большое научное и практическое значение в решении проблемы сохранения биоразнообразия. Анализ последних работ по изучению проблемы полиморфизма синтопических популяций *Colias hyale* и *C. alfacariensis* показывает, что в Условиях Крыма вопросами соотношения частот их фенов до наших исследований никто практически не занимался. Поэтому изучение данной проблемы весьма актуально.

С целью изучения полиморфизма *Colias hyale* и *C. alfacariensis* в Крыму на участке с остепнённой растительностью в одном инсультризованном 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 Coliadinae, случайно оказавшихся в поле зрения исследователя. Таким образом, при отлове не делалось никакого различия между ♂♂ и ♀♀ и между разными видами Coliadinae. 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. обоего пола, отобранных вышеуказанным образом, 34 ♂♂ были отнесены к виду *Colias hyale* Linnaeus, 1758. Вальва ♂♂ *C. hyale* снабжена гарпой в виде слабо склеротизованного зубца на внутренней поверхности (рис. 1) (Некрутенко, 1985, 1990; Higgins, 1975). Все они были включены в отдельную выборку. Следовательно, при формировании выборки не делалось никакого различия между *C. hyale* и *C. alfacariensis*, и соблюдался принцип объективного релятивизма, который заключается, в данном случае, в сознательном допущении, что нам неизвестны критериальные видоспецифические признаки *C. hyale* и *C. alfacariensis*, 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. В табл. 1 представлены, обработанные таким образом данные выборки общей численностью 34 экз. (17 ♂♂ *C. hyale* и 17 ♂♂ *C. alfacariensis*, если считать критериальным видоспецифическим признаком форму свободного края вальвы, 12 км С Симферополя, май–октябрь 1997 г.).

При анализе выборки учитывались следующие фены: окраска крыльев с поверха (*c*), степень выраженности светлых пятен на кайме в апикальной области (*as*) и в торнальном углу переднего крыла (*bs*), степень редукции темной каймы заднего крыла (*db*), интенсивность окраски дискального пятна заднего крыла (*ds*), степень выраженности постдискальных (маргинальных) пятен на исподе переднего крыла (*mp*) и два фена в строении гениталий, на которых следует остановиться подробнее.

Результаты исследований и их обсуждение. Рассмотрим строение гениталий ♂♂ *C. hyale* и *C. alfacariensis* (рис. 1).

На рис. 1 изображены гениталии ♂ золотисто-жёлтой окраски крыльев с поверха (c^+), светлое пятно на кайме переднего крыла в торнальном углу сообщается с фоном (bs^+), светлые пятнышки в апикальной области переднего крыла хорошо выражены, сливные (as^+), тёмная кайма на заднем крыле

редуцирована (db^+), дискальное пятно заднего крыла яркое (ds^+), на исподе переднего крыла неполный ряд слабовыраженных постдискальных пятен (mp^+), строению гениталий данного экземпляра присущи два признака: вальва в основной части (на уровне прикрепления гарпы) широкая, выше несколько суживается (vb^+), верхняя часть вальвы округленная, слегка притупленная, без лопастевидных выростов (va^+). Назовём этот фенон *alfacariensis*-подобным или альфакарифформным, поскольку по совокупности признаков он ближе к *C. alfacariensis*.

Вслед за Ю. П. Некрутенко (1990) мы считаем благоразумным уклониться от обсуждения видовой самостоятельности и определенности *C. alfacariensis*, хотя для фауны Украины *C. alfacariensis sareptensis* Stgr. приведен в последней сводке, посвященной лепидоптерофауне Донецкой области (Плющ, Пак, 2001 (2002)). В контексте данной статьи речь идет только о феноне. Как известно, фенон — это не обязательно популяция в биологическом смысле; это может быть смещённая выборка из популяции ($\sigma\sigma$, молодые особи, морфы) или (в случае видов-двойников) смесь нескольких популяций (Майр, 1971: С. 251). В этой связи уместно отметить, что *C. australis* Verity, 1911 (ныне сведенный в синонимы к *C. alfacariensis*) был описан по серии синтипов, представлявшей собой именно такую смещённую выборку (Riley, 1954). Примем, что строение гениталий альфакарифформных $\sigma\sigma$ описывается феноетической формулой (va^+vb^+).

На рис. 2 можно видеть гениталии σ зеленовато-жёлтой окраски крыльев с поверха (с), светлое пятно на кайме переднего крыла в торнальном углу не сообщается с фоном (bs), светлые пятнышки в апикальной области переднего крыла слабо выражены, отдельные (as), темная кайма на заднем крыле хорошо развита (db), дискальное пятно заднего крыла тусклое, бледнее фона (ds), на исподе переднего крыла полный ряд хорошо выраженных постдискальных пятен (mp), строение гениталий данного экземпляра характеризуется противоположными признаками: вальва равномерной ширины по всей длине (vb), верхняя часть вальвы с двумя лопастевидными выростами, вытянутыми в каудальном и костальном направлениях с отчётливой выемкой между ними (va). Назовем этот фенон *hyale*-подобным или гиалеформным, так как по совокупности признаков он соответствует номинативному *C. hyale hyale* (феноетическая формула строения гениталий ($vavb$)).

Помимо этих двух крайних вариантов строения вальвы имеется ряд дискретных промежуточных форм (рис. 3–16).

Вальвы σ на рис. 3 равномерной ширины, с хорошо выраженным каудальным и умеренно выраженным костальным лопастевидными выростами, гарпы массивные, туповершинные, отходят под прямым углом, умеренной степени склеротизации; псевдоункус длинный, тонкий (феноетическая формула строения гениталий ($vavb$)).

Свободный край вальвы на рис. 4 более выпуклый, в верхней части вальвы имеются два хорошо выраженных лопастевидных выступа с отчётливой выемкой между ними, гарпы умеренно склеротизованы, псевдоункус короткий и толстый (феноетическая формула строения гениталий ($vavb$)). В целом оба описанных выше фенона характеризуются преобладанием гиалеформных черт в строении гениталий.

Вальва σ на рис. 5 равномерной ширины, но с округлой, несколько уплощённой верхней частью, без лопастевидных выступов, гарпы массивные, слабо склеротизованы; псевдоункус длинный тонкий (феноетическая формула строения гениталий (va^+vb)).

Гениталии экземпляра на рис. 6 также отмечены рядом альфакарифформных черт: в частности, вальвы выше уровня прикрепления гарпы несколько сужаются к вершине, лопастевидные выросты выражены слабо, причем более выражена костальная лопасть, гарпы умеренно склеротизованы, слегка заострены на конце, псевдоункус длинный.

Массивные и очень широкие вальвы на рис. 7 вооружены чрезвычайно толстыми, тупоконечными гарпами, верхняя часть вальвы также массивная с преобладанием костального выступа, псевдоункус короткий и толстый.

На рис. 8 можно видеть еще один альфакарифформный вариант: вальвы выпуклые в основной части, выше гарпы сужаются, верхняя часть вальвы округленная, однако, имеется клювовидный каудальный выступ, гарпы короткие, заострённые на конце, псевдоункус длинный и тонкий (феноетическая формула строения гениталий ($vavb^+$)).

На рис. 9 показан гиалеформный вариант ($vavb$) с очень коротким, эксцентрично расположенным псевдоункусом.

Гениталии на рис. 10 в целом характеризуются альфакарифформными чертами, каудальный выступ выражен незначительно (va^+vb^+).

На рис. 11 вальвы равномерной ширины, в верхней части вальвы имеются два выступа с отчётливой выемкой между ними, причем более выражен каудальный, гарпы тонкие, заострённые, хорошо склеротизованные ($vavb$).

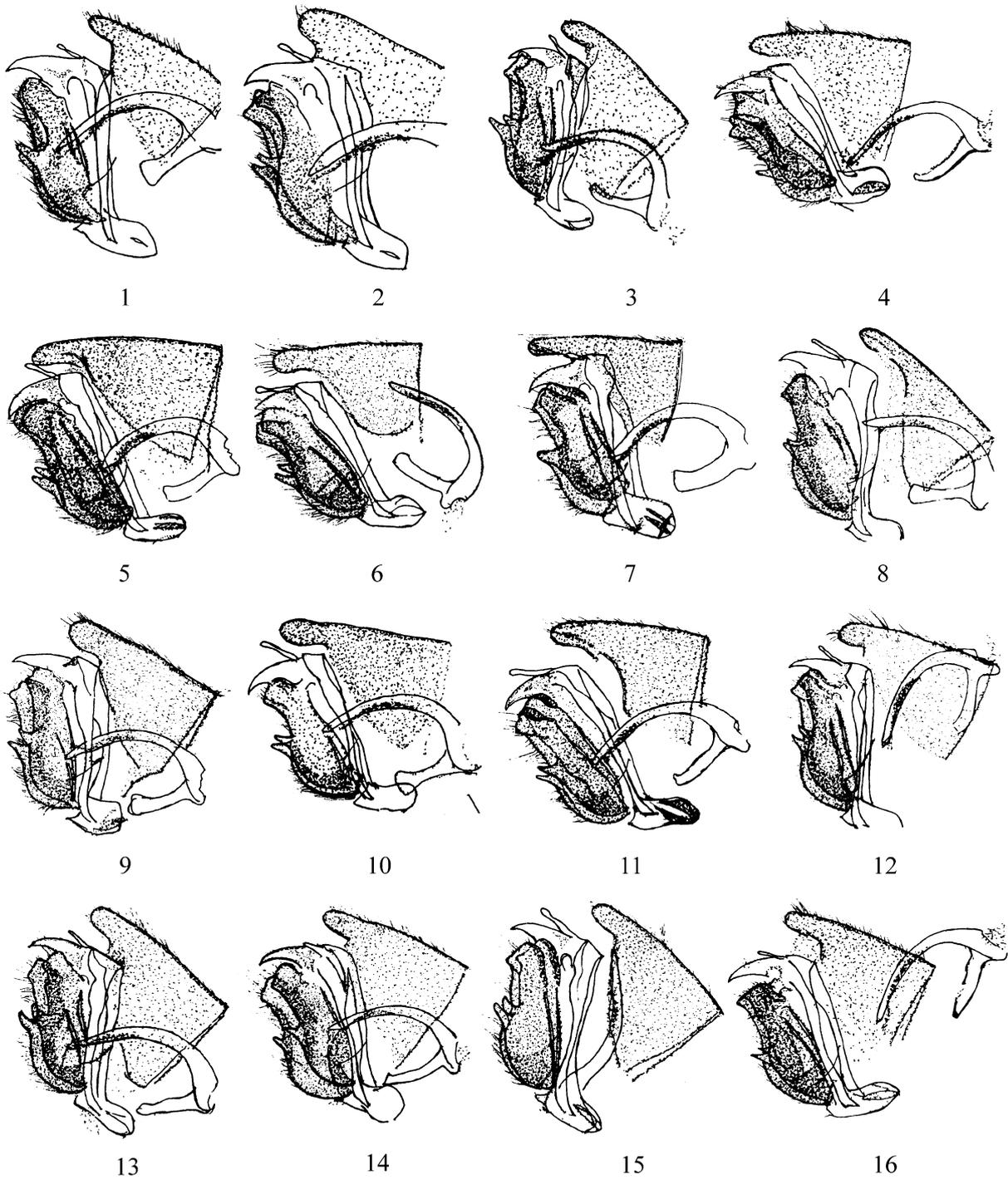


Рис. 1-16. Индивидуальная изменчивость вальвы *C. hyale*.

На рис. 12 вальвы выше уровня гарпы уже, лопастевидные выросты выражены хорошо, особенно каудальный, острые и тонкие гарпы заметно склеротизованы ($vavb^+$). В целом это тоже гиалеформный вариант.

Гениталии ♂ на рис. 13 отличаются мощными тупоконечными гарпами, отходящими от вальвы под углом в 45° к её свободному краю. Напротив, гарпы на рис. 14 очень коротки и слабы.

На рис. 15 можно видеть гиалеформный вариант с выраженным клювовидным каудальным выступом, гарпы массивные, умеренно склеротизованы.

На рис. 16 показан любопытный промежуточный вариант с сильно уплощенной верхней частью вальвы, но с выраженным клювовидным каудальным выступом; гарпы субтильные, острые, но хорошо склеротизованные.

Эдеагус на рис. 2 несколько раздавлен покровным стеклом. Количество зубчиков на конце эдеагуса у *C. hyale* всегда чётное, обычно их восемь.

Как видим, строение гениталий *C. hyale* широко варьирует, особенно вариabельной является верхняя часть вальвы. В одной недавней работе (Arnqvist, Thornhill, 1998) показано, что степень изменчивости признаков гениталий и других частей тела у насекомых оказывается сопоставимой как на фенотипическом, так и на генотипическом уровнях, что противоречит большинству теорий эволюции половых органов у насекомых.

Анализ полученных данных приводит к заключению, что даже те фены, которые на первый взгляд образуют устойчивые ассоциации, сочетаются случайно ($\chi^2 < 3,84$, $df = 1$, граничная вероятность $P > 0,05$). Наиболее тесно ассоциированными оказываются фены c и ds , а также фены db и mp (уровень значимости: $0,05 < P < 0,10$). Затем идут сочетания фенов db и as , db и bs ($0,10 < P < 0,20$), ещё слабее сочетаются фены c и bs , as и mp ($0,20 < P < 0,30$), связь между фенами ds и bs почти отсутствует ($0,30 < P < 0,50$). Фены строения гениталий va и vb сочетаются ($0,05 < P < 0,10$), однако и эта связь не такая тесная, как можно было бы ожидать. Связь между окраской (и другими фенами крылового рисунка) и признаками строения вальвы практически отсутствует ($0,30 < P < 0,50$). Не вызывает удивления сочетание окраски крыльев с поверха и яркости дискального пятна, наконец, все признаки, связанные с редукцией тёмного рисунка на крыльях, сочетаются между собой, что естественно для комплекса признаков, имеющих общую морфологическую и биохимическую основы. Хорошо известно, что признаки, подверженные параллелизму, особенно связанные с утратой или редукцией, следует использовать только с большой осторожностью (Майр, 1971: С. 169). Заметное развитие тёмного рисунка на крыльях (в частности, наличие широкой тёмной каймы на задних крыльях) отмечается и у особей, вышедших из гусениц, имевших признаки, приписываемые гусеницам *C. alfacariensis*: с четырьмя светлыми продольными полосками. Так, например, 03.08.1999 г. на вышеуказанной станции в 12 км С Симферополя была поймана гетерозиготная ♀ *ab. inversa* Alph. (жёлтого цвета) с почти редуцированной каймой заднего крыла. 06.08. она отложила 25 яиц кремового цвета, которые через 12–24 часа покраснели. 10.08. из них вышло 16 гусениц, все гусеницы, кроме двух погибли в первом возрасте, оставшиеся имели четыре светлые продольные полосы и выкармливались *Coronilla varia* L., они окуклились 28.08., а 06.09. того же года из куколок вышли ♂ и ♀ (*ab. inversa* Alph.) с хорошо развитой каймой заднего крыла и с редуцированными светлыми пятнами на кайме переднего, тёмная кайма переднего крыла достигала торнального угла. Возможно, на степень редукции тёмного рисунка оказывает влияние сухость корма: *alfacariensis*-подобные фены чаще встречаются на более ксерофитных станциях, на плакорах, на известковых почвах; *hyale*-подобные фены более многочисленны на супераквальных станциях, в понижениях рельефа.

Большинство фенов вообще не образуют устойчивых сочетаний. Анализ выборки не дает никаких оснований для разделения её на группы фенонов по какому бы то ни было критерию. Связь между теми или иными признаками может быть обусловлена одинаковым влиянием среды, плейотропией или просто систематической ошибкой выборки. В большинстве случаев имеет место независимое рекомбинирование фенов в соответствии с их частотностями (вероятностями) в выборках и законом дигибридного расщепления (табл. 2, 3). При рассмотрении рекомбинирования фенов, обнаруживающих более тесную связь, таких как c и ds , db и mp , отмечен феномен доминирования альтернативных модальностей фенов в оппозитных фенотипических классах (ФАД) (табл. 4, верхняя и нижняя матрицы). При чтении таблицы следует обратить внимание на то, что $r_1^2 \cong r^2$, $t_1^2 \cong t^2$, так как r_1^2 и t_1^2 представляют собой взвешенные частоты альтернативных градаций фенов, например, $ds^+ c$ и $ds^- c$ (или соответственно $mpdb^+$ и $mp^+ db$) в оппозитных фенотипических классах, то есть получены как отношение суммы рецессивных фенов в каждом из двух оппозитных классов к общей численности выборки (что отражает ФАД). В случае фенов c и mp имеет место независимое рекомбинирование (табл. 4, средняя матрица).

Таблица 2. Соответствие численностей фенотипических классов (частот фенотипов), ожидаемым при рекомбинировании двух фенов (фена vb и фенов c , ds , db) в выборке 1997 г. (12 км С Симферополя), случай независимого рекомбинирования

1997 г. (N=34)			
Вальва в основной части широкая, выше гарпы немного суживается vb^+		Вальва узкая по всей длине vb	
Цвет крыльев лимонно-жёлтый (c^+)	Цвет крыльев зеленовато-жёлтый (c)	Цвет крыльев лимонно-жёлтый (c^+)	Цвет крыльев зеленовато-жёлтый (c)
Очисл.	11	6	12
	$q^2 = \frac{17}{34} = 0,5$ $v^2 = \frac{6(vb^+c^+) + 5(vbc)}{34} = 0,3235$		
Е.част.	$(1-q^2)(1-v^2)$	$(1-q^2)v^2$	$q^2(1-v^2)$
Ечисл.	0,33825	0,16175	0,33825
	11,5	5,5	11,5
	χ^2 (с поправкой Иейтса) = 0, df = 1, P = 100 %		
	Дискальное пятно заднего крыла яркое (ds^+)	Дискальное пятно тусклое (ds)	Дискальное пятно заднего крыла яркое (ds^+)
Очисл.	11	6	10
	$r^2 = 0,38235$ $q^2 = 0,5$		
Е.част.	$(1-q^2)(1-r^2)$	$(1-q^2)r^2$	$q^2(1-r^2)$
Ечисл.	0,3088	0,1912	0,3088
	10,5	6,5	10,5
	χ^2 (с поправкой Иейтса) = 0, df = 1, P = 100 %		
	Тёмная кайма заднего крыла развита слабо (db^+)	Тёмная кайма заднего крыла развита хорошо, широкая (db)	Тёмная кайма заднего крыла развита слабо (db^+)
Очисл.	6	11	8
	$t^2 = 0,5882$ $q^2 = 0,5$		
Е.част.	$(1-q^2)(1-t^2)$	$(1-q^2)t^2$	$q^2(1-t^2)$
Ечисл.	0,2059	0,2941	0,2059
	7	10	7
	$\chi^2 = 0,1214284$, df = 1, $0,70 < P < 0,80$		

Таблица 3. Соответствие численностей фенотипических классов (частот фенотипов), ожидаемым при рекомбинировании двух фенов (фена va и фенов c , ds , db) в выборке 1997 г. (12 км С Симферополя), случай независимого рекомбинирования

1997 г. (N=34)			
Вершина вальвы округленная или притупленная (без лопастевидных выступов) va^+		Вершина вальвы с лопастевидными выступами va	
Цвет крыльев лимонно-жёлтый (c^+)	Цвет крыльев зеленовато-жёлтый (c)	Цвет крыльев лимонно-жёлтый (c^+)	Цвет крыльев зеленовато-жёлтый (c)
Очисл.	10	3	13
	$v^2 = 0,3235$ $q_1^2 = 0,61765$		
Е.част.	$(1-q_1^2)(1-v^2)$	$(1-q_1^2)v^2$	$q_1^2(1-v^2)$
Ечисл.	0,2587	0,1237	0,4141
	8,8	4,2	14,2
	χ^2 (с поправкой Иейтса) = 0,2789142, df = 1, $50 < P < 70$ %		
	Дискальное пятно заднего крыла яркое (ds^+)	Дискальное пятно тусклое (ds)	Дискальное пятно заднего крыла яркое (ds^+)
Очисл.	9	4	12
	$r^2 = 0,38235$ $q_1^2 = 0,61765$		
Е.част.	$(1-q_1^2)(1-r^2)$	$(1-q_1^2)r^2$	$q_1^2(1-r^2)$
Ечисл.	0,2362	0,1462	0,3813
	8,03	4,97	12,97
	χ^2 (с поправкой Иейтса) = 0,1164968, df = 1, $70 < P < 80$ %		
	Тёмная кайма заднего крыла развита слабо (db^+)	Тёмная кайма заднего крыла развита хорошо, широкая (db)	Тёмная кайма заднего крыла развита слабо (db^+)
Очисл.	5	8	9
	$t^2 = 0,5882$ $q_1^2 = 0,61765$		
Е.част.	$(1-q_1^2)(1-t^2)$	$(1-q_1^2)t^2$	$q_1^2(1-t^2)$
Ечисл.	0,15745	0,2249	0,25435
	5,35	7,65	8,65
	$\chi^2 = 0,0115696$, df = 1, $90 < P < 95$ %		

Таблица 4. Соответствие численностей фенотипических классов (частот фенотипов), ожидаемым при рекомбинировании двух фенов (фенов *c* и *ds*, а также фенов *mp* и *db*) при условии взаимодействия между локусами (ФАД) и в случае независимого рекомбинирования (фены *c* и *mp*) в выборке 1997 г. (12 км С Симферополя)

				1997 г. (N=34)			
		Цвет крыльев лимонно-жёлтый (<i>c</i> ⁺)		Цвет крыльев зеленовато-жёлтый (<i>c</i>)			
		Дискальное пятно заднего крыла яркое (<i>ds</i> ⁺)	Дискальное пятно тусклое (<i>ds</i>)	Дискальное пятно заднего крыла яркое (<i>ds</i> ⁺)	Дискальное пятно тусклое (<i>ds</i>)		
О.числ.		20	3	1	10		
		$v^2 = 0,3235 \quad r_1^2 = \frac{3(ds^+c^+) + 1(ds^+c)}{34} = 0,1176$					
Е.част.		$(1-v^2)(1-r_1^2)$	$(1-v^2)r_1^2$	$v^2r_1^2$	$v^2(1-r_1^2)$		
Е.числ.		0,5969	0,0796	0,038	0,2855		
		20,3	2,7	1,3	9,7		
		χ^2 (с поправкой Иейтса) = 0,0516781, df = 1, 80 < P < 90 % (ФАД)					
		На исподе переднего крыла полный ряд постдискальных пятен (<i>mp</i>)	На исподе переднего крыла неполный ряд постдискальных пятен (<i>mp</i> ⁺)	На исподе переднего крыла полный ряд постдискальных пятен (<i>mp</i>)	На исподе переднего крыла неполный ряд постдискальных пятен (<i>mp</i> ⁺)		
О.числ.		14	9	7	4		
		$v^2 = 0,3235 \quad z^2 = \frac{9(mp^+c^+) + 4(mpc)}{34} = 0,38235$					
Е.част.		$(1-v^2)(1-z^2)$	$(1-v^2)z^2$	$v^2(1-z^2)$	v^2z^2		
Е.числ.		0,4178	0,2587	0,1998	0,1237		
		14,2	8,8	6,8	4,2		
		$\chi^2 = 0,0227684$, df = 1, 80 < P < 90 % (независимое рекомбинирование)					
		На исподе переднего крыла полный ряд постдискальных пятен (<i>mp</i>)		На исподе переднего крыла неполный ряд постдискальных пятен (<i>mp</i> ⁺)			
		Тёмная кайма заднего крыла развита хорошо, широкая (<i>db</i>)	Тёмная кайма заднего крыла развита слабо (<i>db</i> ⁺)	Тёмная кайма заднего крыла развита хорошо, широкая (<i>db</i>)	Тёмная кайма заднего крыла развита слабо (<i>db</i> ⁺)		
О.числ.		17	4	3	10		
		$t_1^2 = \frac{4(mpdb^+) + 3(mp^+db)}{34} = 0,2059 \quad z^2 = 0,38235$					
Е.част.		$(1-z^2)(1-t_1^2)$	$(1-z^2)t_1^2$	$z^2t_1^2$	$z^2(1-t_1^2)$		
Е.числ.		0,4905	0,1272	0,0787	0,3036		
		16,68	4,32	2,68	10,32		
		$\chi^2 = 0,367609$, df = 1, 50 < P < 70 % (ФАД)					

Замечательно, что в корректно рендомизированных выборках отношения частот фенов *C. hyale* и *C. alfacariensis* приближаются к 5/8 : 3/8. Так, например, отношение частот фенов:

$$ds^+ / ds, (1-r^2) / r^2 = 0,618 / 0,382; \quad (1)$$

$$mp / mp^+, (1-z^2) / z^2 = 0,618 / 0,382; \quad (2)$$

$$va / va^+, q_1^2 / (1-q_1^2) = 0,618 / 0,382. \quad (3)$$

Перед нами пример известного еще Леонардо да Винчи «золотого сечения» (Урманцев, 1968, 1974; Радюк, 2001):

$$1/a = a / (1-a) = 1,618 \quad (4)$$

Соответствие «золотой пропорции» отмечено и в выборках *Colias crocea* Fourc. и *Colias erate* Esp. (Милованов, in litt.) Отношения частот таких фенов, как наличие/отсутствие андрокониального поля на заднем крыле, форма свободного края вальвы (округленная/с выступом), количество зубцов вальвы (два/один), приблизительно равны 5/8 : 3/8. Отношение окрашенных и альбиносических самок этих видов также составляет 5/8 : 3/8, что, конечно, трудно объяснить принципом оптимальности. Явление это, на первый взгляд кажущееся иррациональным, объясняется, по-видимому, существованием в реальных популяциях генетических механизмов авторегуляции частот фенотипов, подобных предложенной ранее (Милованов, in litt.) гипотетической модели регуляции частот фенотипов иерархически организованными генами-модификаторами, определяющими доминирование альтернативных модальностей фенов в оппозитных фенотипических классах. Подробнее эти вопросы будут рассмотрены в другой публикации.

Выводы и предположения. Структура биотического сообщества, вероятно, гораздо жёстче детерминирована как в отношении состава, так и в отношении взаимодействия слагающих её элементов (Емельянов, 1992) и подчинена не столько стохастическим, сколько номотетическим процессам. Она обладает собственной геометрией, то есть упорядоченностью, гармонией и симметрией.

Как справедливо указывают С. В. Мейен и Ю. В. Чайковский (1982): «Необходимое в аспекте морфологии выглядит как случайное в аспекте микроэволюционных процессов, и наоборот. Тогда мыслимо изучение и таких законов, которые синтезируют оба уровня организации жизни».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дажо Р. Основы экологии. — М.: Прогресс, 1975. — 415 с.
Емельянов И. Г. Роль разнообразия в функционировании биологических систем. — К., 1992. — 63 с.
Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 454 с.
Мейен С. В., Чайковский Ю. В. О работах А. А. Любищева по общим проблемам биологии // Любищев А. А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов. — М.: Наука, 1982. — 278 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.
Плющ И. Г., Пак О. В. Аннотированный список булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Донецкой области // Изв. Харьков. энтомот. о-ва. — 2001 (2002). — Т. IX, вып. 1–2. — С. 73–90.
Радюк М. С. О биологической сущности «золотого сечения» // Ж. общ. биологии. — 2001. — Т. 65, № 5. — С. 403–409.
Урманцев Ю. А. «Золотое сечение» // Природа. — 1968. — № 11. — С. 33–40.
Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. — М.: Мысль, 1974. — 229 с.
Arnqvist G, Thornhill R. Evolution of animal genitalia: Patterns of phenotypic and genotypic variation and condition dependence of genital and non-genital morphology in water spider (Heteroptera: Gerridae: Insecta) // Genet. Res. — 1998. — Vol. 71, № 3. — P. 193–212.
Higgins L. G The classification of European butterflies. — London: Collins, 1975. — 312 pp.
Riley N. D. The lectotype of *Colias australis* Verity (Lep., Pieridae) // Entomol. Res. and J. Var. — 1954. — Vol. 66, № 2. — P. 35–36.

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского

Харьковский государственный педагогический университет им. Г. С. Сковороды Поступила 15.04.2003

UDC 57.064:595.789 [Colias] (477.75)

A. E. MILOVANOV, A. Z. ZLOTIN

PHENETICS OF SYNTOPIC POPULATIONS OF *COLIAS HYALE* LINNAEUS, 1758 AND *COLIAS ALFACARIENSIS* RIBBE, 1905 (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) IN CRIMEA AND PRINCIPLE OF ‘GOLDEN CUT’

*Tauric National University
Kharkov State Pedagogical University*

SUMMARY

The adequacy of ratios of phenotype frequencies in syntopical populations of *C. hyale* and *C. alfacariensis* from the forest-steppe of Crimea to well-known principle of ‘golden section’ was established in three serial samples (12 km North Simferopol, V–X. 1997, V–XI. 1998, IX–XI. 1999).

4 tabs, 16 figs, 13 refs.