

© К. К. Голобород'ко и В. С. Феденко

(1008, літера А) викликавши відповідні вимірювання. Вимірювання проводилися відповідно до тих же методик, які використовуються в експериментальній біохімії. Вимірювання проводилися відповідно до тих же методик, які використовуються в експериментальній біохімії.

УДК 595.789:591.5.575.2

© К. К. Голобород'ко и В. С. Феденко

## ПАРАМЕТРЫ ЦВЕТА КРЫЛЬЕВ БАБОЧЕК РОДА *COLIAS* FABR. (LEPIDOPTERA, PIERIDAE) СТЕПНОЙ ЗОНЫ ВОСТОЧНОЙ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЕВРОПЫ

[K. K. GOLOBOROD'KO and V. S. FEDENKO. COLOUR PARAMETERS OF THE WINGS IN THE BUTTERFLY GENUS *COLIAS* FABR. (LEPIDOPTERA, PIERIDAE) OF THE STEPPE ZONE OF EAST AND CENTRAL EUROPE]

Одним из важнейших диагностических признаков имаго бабочек принято считать окраску крыльев. Известным фактом является высокая фенотипическая изменчивость бабочек сем. Pieridae и особенно желтушек рода *Colias* Fabricius, 1807 (Corbunov, 2001; Коршунов, 2002; Beneš, Konvička, 2002). Для представителей этого рода, населяющих территорию Центральной Европы, характерна, как правило, цветовая гамма от зеленовато-белой до ярко-оранжевой (Яхонтов, 1939; Roine, 2000; Моргун, 2002; Плющ и др., 2005).

Равнинную зону Центральной Европы заселяют 6 видов родов *Colias*: *C. hyale* (Linnaeus, 1758), *C. erate* (Esper, 1805), *C. chrysopheme* (Esper, 1781), *C. myrmidone* (Esper, 1781), *C. crocea* (Fourcroy, 1785) и *C. alfacariensis* Ribbe, 1905 (Roine, 2000). Для всех видов желтушек степной зоны Европы характерно развитие в двух и более поколениях (Roine, 2000), а также относительно большая численность популяций (Коршунов, 2002). Для *C. erate*, *C. hyale* и *C. crocea* отмечена высокая миграционная активность (Krčmar, Merdic, 1991; Van Saway, 1991; Gorbunov, 2001; Beneš, Konvička, 2002).

При изучении имаго *Colias* возникают существенные сложности, связанные со спецификой межвидовых отношений. В европейских равнинных экосистемах установлена межвидовая гибридизация представителей этого рода, которая приводит к появлению нетипичных фенотипов (Яхонтов, 1939; Gerige, 1995). Для *C. erate* характерна относительно высокая доля aberrантных особей (Stiova, 1991), в том числе и по признакам цвета крыльев имаго. Имеются и определенные трудности при диагностике вида *C. alfacariensis*, который до недавнего времени считался экологической формой *C. hyale* (Schadewald, 1986; Lorkovic, 1989). Надежные различия между этими 2 видами установлены только для преимагинальных стадий (Lorkovic, 1989), в то время как имаго практически идентичны на протяжении всего ареала этих видов (Roine, 2000).

Параметры окраски крыльев видов, обитающих в равнинной зоне Центральной Европы, изучены относительно слабо. Известны работы по фенетике синтотических популяций *C. crocea* и *C. erate* степной зоны Крыма (Милованов, 2002) и фенетическим особенностям популяции *C. chrysopheme* из окрестностей Одессы (Николаев, 1989).

Несмотря на важную диагностическую значимость признаков окраски, видовая специфичность пигментации крыльев бабочек рода *Colias* практи-

чески не изучена. Одной из возможных причин, объясняющих отсутствие систематических исследований этой проблемы, является сложность различения оттенков желтого и оранжевого цветов на основе субъективной визуальной оценки, которая может быть ограничена зрительными способностями наблюдателя. Количественная оценка признаков окраски, обусловленных локализацией пигментов *in vivo*, возможна с использованием методического подхода (Феденко, Стружко, 1996), включающего измерения спектральных параметров излучения видимого диапазона, отраженного от поверхности биологического объекта, на основе физической теории цветового зрения человека (Джадд, Вышецкий, 1978).

В связи с этим целью настоящей работы является определение видоспецифичности окраски крыльев видов *Colias* на основе измерения их отражательных и колориметрических параметров.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был отобран из следующих географических точек: *C. hyale* — Украина, Днепропетровская обл., Днепропетровский р-н, с. Волоское, 10 VI 2003, К. К. Голобород'ко; *C. erate* — Украина, Донецкая обл., заповедник «Хомутовская степь», 10 V 1975, В. А. Барсов; *C. chrysopheme* — Украина, Днепропетровская обл., Днепропетровский р-н, окрестности Днепропетровска, 24 VIII 2001, К. К. Голобород'ко; *C. myrmidone* — Украина, Новомосковский р-н, с. Андреевка, 26 VII 1976, В. А. Барсов; *C. crocea* — Украина, Крым, Керченский п-ов, с. Юркино, 10 VII 2002, К. К. Голобород'ко; *C. alfacariensis* — Hungaria, Budapest prop., ex ovo, 25 VIII 1986, I. Dvorak.

Для проведения измерений были отобраны самцы ( $n = 5$ ) с близкой к номинативному фенотипу окраской, что связано с достаточно высоким уровнем вариабельности указанного признака для самок (Яхонтов, 1939; Watanabe, Ando, 1992; Nielsen, Watt, 1998). Опытные образцы представляли собой участок нижнего крыла без маргинальной его части. Удаление маргинальной части обусловлено наличием на ней черных элементов рисунка, что при спектральных измерениях могло бы привести к искажению параметров доминирующего цветового тона.

Спектры отражения исследуемых образцов в видимом диапазоне получали на спектрофотометре «Спекорд М40» (Германия), оборудованном приставкой с фотометрическим шаром для измерения отражательных характеристик и кассетой для математической обработки «Data Handling I», которая позволяет сглаживать спектры, исключая случайные «шумовые» пики. Коррекцию линии 100 % проводили по стандарту MgO, а оптической нулевой точки — по стандарту черного полого тела. Интенсивность спектров отражения представляли в единицах оптической плотности (Феденко, Стружко, 1998). Для подготовки препаратов к измерениям использовали стандартный держатель для твердых образцов.

При колориметрических измерениях использовали кассету для математической обработки «Color Measurement» к спектрофотометру «Спекорд М 40». Цветовые характеристики представляли в стандартных колориметрических системах: XYZ (координаты цвета X, Y и Z, координаты цветности x и y, доминирующая длина волны  $\lambda_d$ , условная чистота цветового тона  $P_c$ , коэффициент яркости L) и CIELab 77 (колориметрические коэффициенты) (Джадд, Вышецкий, 1978). Цветовые различия  $\Delta E$  между образцами рассчитывали на основе колориметрических коэффициентов с последующим разделением этой интегральной величины на составляющие различия по яркости  $\Delta L$ , цветности  $\Delta C$  и цветовому тону  $\Delta H$  (Феденко, Стружко, 1998).

Статистическая обработка экспериментальных данных проведена на уровне значимости 50 %, погрешность измерения оптических параметров не превышает 5 %.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные спектры отражения как результат взаимодействия излучения видимого диапазона с биохромами, локализованными в покровных тканях, подтверждают своеобразие пигментации крыльев желтушек (рис. 1). Сравнительная характеристика исследуемых образцов основана на положении

Таблица 1

Параметры спектров отражения нижнего крыла видов рода *Colias*

Вид	$A_{\max}$ , нм	$A_{\max} / A_{\min}$	$A_{\max} / A_{640}$
<i>C. hyale</i>	366*, 390	1.01	8.62
<i>C. erate</i>	360, 390*, 415	1.03	6.50
<i>C. chrysosteme</i>	395, 420, 435, 452*	1.68	5.57
<i>C. myrmidone</i>	400, 420*, 430, 460	1.18	5.35
<i>C. crocea</i>	365, 390*, 410, 460	1.02	4.05
<i>C. alfacariensis</i>	365*, 390	1.01	3.13

Примечание. Звездочкой (\*) отмечен основной максимум отражения. Здесь и далее ошибка измерения не превышает 5 % относительно средних значений.

крыльев *C. myrmidone*. Специфичность пигментации крыльев *C. chrysosteme* подтверждается структурированной полосой, которая отличается наибольшей степенью разрешенности среди изучаемых образцов ( $A_{\max}/A_{\min} = 1.68$ ). Дополнительный эффект разнообразия окраски создается также за счет различного соотношения интенсивности излучения желтого и зеленого диапазона в отраженном световом потоке, что подтверждается вариабельностью сравнительного показателя  $A_{\max}/A_{640}$  для каждого вида (табл. 1).

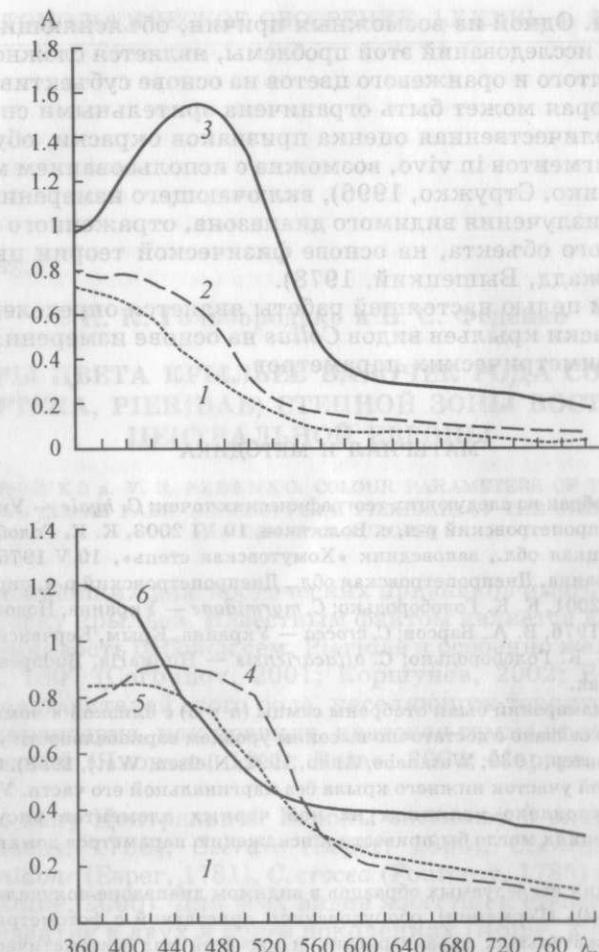
Специфичность полученных отражательных характеристик объясняет существующую неопределенность визуальной оценки окраски крыла *Colias*, поскольку даже в случае возможного цветоразличения зрительным анализатором объектов с близким цветовым тоном возникает сложность в качественном описании субъективного цветоощущения. Поэтому в настоящее время признак окраски крыла даже для одного вида желтушек различными исследователями описывается несовпадающими оттенками желтого цвета (табл. 2).

Эту неопределенность исключают количественные измерения с использованием инструментального метода, который на основе колориметрических параметров адекватно передает эффект цветоощущения на основе физической модели цветового зрения человека (Джадд, Вышецки, 1978). Од-

Таблица 2

Координаты цвета и визуальная оценка окраски нижнего крыла видов рода *Colias*

Вид	Координаты цвета			Визуальная оценка
<i>C. hyale</i>	50.46	49.56	17.54	Желтая (Коршунов, 2002), темно-желтая (Моргунов, 2002), желтовато-зеленая (Некрутенко, 1985), лимонно-желтая (Яхонтов, 1939)
<i>C. erate</i>	40.69	39.90	7.85	Ярко-желтая (Коршунов, 2002; Некрутенко, 1985), желтая (Моргун, 2002), оранжевая (Яхонтов, 1939)
<i>C. chrysosteme</i>	30.26	25.35	0.59	Желто-оранжевая (Коршунов, 2002), рыжая (оранжевая) (Моргун, 2002), ярко-желтая (Некрутенко, 1985), светло-оранжевая (Яхонтов, 1939)
<i>C. myrmidone</i>	29.72	22.60	0.18	Оранжевая с фиолетовым отливом (Коршунов, 2002), оранжевая (Моргун, 2002), ярко-оранжевая с фиолетовым блеском (Яхонтов, 1939)
<i>C. crocea</i>	23.58	19.51	0.49	Желто-оранжевая (Коршунов, 2002), ярко-оранжевая (Некрутенко, 1985), светло-оранжевая (Яхонтов, 1939)
<i>C. alfacariensis</i>	42.24	41.51	23.28	Желтая (Коршунов, 2002), ярко-желтая (Моргун, 2002), лимонно-желтая (Некрутенко, 1985)

Рис. 1. Спектры отражения нижнего крыла видов рода *Colias* Fabr.

1 — *hyale*, 2 — *erate*, 3 — *chrysosteme*, 4 — *myrmidone*, 5 — *crocea*, 6 — *alfacariensis*.

максимумов в спектре и соотношении интенсивностей основного максимума и минимума ( $A_{\max}/A_{\min}$ ), т. е. степени разрешенности полос (табл. 1). Для всех образцов оказалось характерным наличие основной полосы, состоящей из нескольких максимумов в области 360—490 нм, которые обусловливают доминирование желтого и оранжевого цветовых тонов, а также минорной полосы около 640 нм, соответствующей оттенкам зеленого цвета. Сопоставление интенсивностей этих полос проведено путем расчета относительно оптической плотности  $A_{\max}/A_{640}$  (табл. 1).

У *C. hyale* и *C. alfacariensis* следует отметить 2 сравнимых по интенсивности максимума при 365 и 390 нм, которые близки по величине оптической плотности к минимуму. Крыло *C. erate* характеризуется появлением дополнительного максимума при 415 нм с сохранением степени разрешенности полосы. Дальнейшее усложнение спектра у *C. crocea* связано с наличием дополнительного перегиба при 460 нм на спектральной кривой. Повышение сравнительной интенсивности этого максимума, возрастание величины  $A_{\max}/A_{\min}$  до 1.18, а также проявление длинноволнового максимума при 500 нм в виде плеча на основной полосе связано с оранжевой окраской

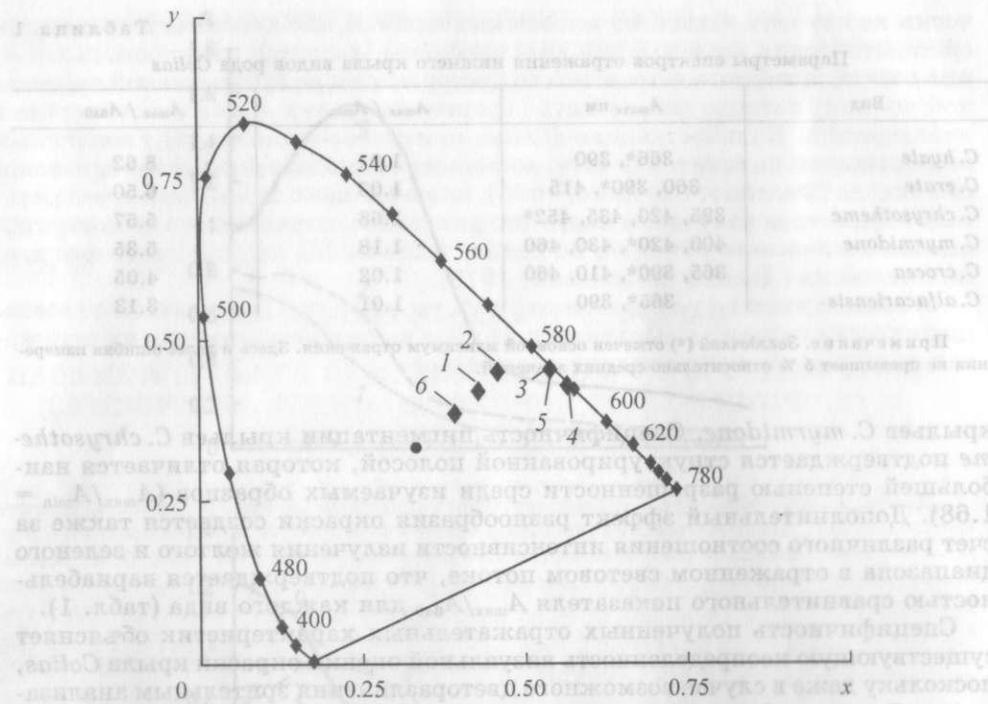


Рис. 2. Координаты цветности ( $x$  и  $y$ ) нижнего крыла видов рода *Colias* Fabr.

1 — *hyale*, 2 — *erate*, 3 — *chrysosome*, 4 — *myrmidone*, 5 — *crocea*, 6 — *alfacariensis*.

нозначность измерения цветовых характеристик заключается в том, что цвет определяется координатами в трехмерном цветовом пространстве, образованном основными физиологическими стимулами стандартного наблюдателя. Координаты цвета  $X$ ,  $Y$  и  $Z$  рассчитываются на основе отражательных характеристик, а их совокупность определяет положение стимула пигментированного объекта в цветовом пространстве и является специфичным для крыла каждого вида *Colias* признаком.

Преобразование координат цвета в координаты цветности  $x$  и  $y$  позволяет указать расположение цветовых стимулов исследуемых образцов на цветовом графике (рис. 2).

Найденные значения доминирующей длины волн и условной чистоты цветового тона (табл. 3) обусловлены особенностями локализации биохромов в покровных тканях и объясняют эффект цветоощущения. Так, значе-

Таблица 3

Колориметрические параметры нижнего крыла видов рода *Colias*

Вид	$\lambda_d$ , нм	$P_e$ , %	Колориметрические коэффициенты		
			$L$	$a$	$b$
<i>C. hyale</i>	579.0	55.5	75.80	-9.91	0.28
<i>C. erate</i>	578.9	73.8	69.40	-8.99	26.40
<i>C. chrysosome</i>	585.1	96.9	57.42	8.88	75.61
<i>C. myrmidone</i>	588.8	99.6	54.66	18.83	86.30
<i>C. crocea</i>	585.7	96.8	51.28	9.36	68.22
<i>C. alfacariensis</i>	579.5	34.8	70.53	-9.38	-24.45

ния  $\lambda_d$  образцов крыла *C. erate*, *C. hyale* и *C. alfacariensis* попадают в диапазон желтого цвета, а вариабельность показателя  $P_e$  отражает различную насыщенность цветового тона. Следует отметить, что результаты оптических измерений соответствуют визуальной оценке различных исследователей (табл. 2), за исключением оранжевой окраски для крыла *C. erate* (Яхонтов, 1939). Значения  $\lambda_d$  образцов *C. crocea* и *C. chrysosome* находятся на границе диапазона желтого и оранжевого на цветовом графике, что объясняет неопределенность цветовых оттенков, предложенных при визуальной оценке окраски этих видов. Возрастание величины  $\lambda_d$  до 588.8 нм для крыла *C. myrmidone* связано с характерной оранжевой окраской, что подтверждается и визуальная оценка (табл. 2).

В равноконтрастной системе *Lab* специфичность окраски крыла видов рода *Colias* определяется совокупностью колориметрических коэффициентов (табл. 3), интегрального коэффициента яркости  $L$ , а также коэффициентов  $a$  и  $b$ , чувствительных к изменению цветового тона.

Рассчитанные на основе этих показателей цветовые различия (табл. 4) дают возможность сравнивать и дифференцировать исследуемые виды между собой по признаку окраски крыла как по интегральной величине

Таблица 4

Цветовые различия нижнего крыла видов рода *Colias*

Вид	<i>C. hyale</i>	<i>C. erate</i>	<i>C. chrysosome</i>	<i>C. myrmidone</i>	<i>C. crocea</i>
$\Delta E$					
<i>C. hyale</i>	—	—	—	—	—
<i>C. erate</i>	26.91	—	—	—	—
<i>C. chrysosome</i>	79.78	53.71	—	—	—
<i>C. myrmidone</i>	93.13	67.67	14.86	—	—
<i>C. crocea</i>	74.76	49.13	9.62	20.69	—
<i>C. alfacariensis</i>	25.29	50.86	102.55	115.38	96.49
$\Delta L$					
<i>C. hyale</i>	—	—	—	—	—
<i>C. erate</i>	-6.40	—	—	—	—
<i>C. chrysosome</i>	-18.38	-11.98	—	—	—
<i>C. myrmidone</i>	-21.14	-14.74	-2.76	—	—
<i>C. crocea</i>	-24.52	-18.12	-6.14	-3.38	—
<i>C. alfacariensis</i>	-5.27	1.13	13.11	15.87	19.25
$\Delta LC$					
<i>C. hyale</i>	—	—	—	—	—
<i>C. erate</i>	17.97	—	—	—	—
<i>C. chrysosome</i>	66.22	48.24	—	—	—
<i>C. myrmidone</i>	78.42	60.44	12.20	—	—
<i>C. crocea</i>	58.95	40.97	-7.27	-19.47	—
<i>C. alfacariensis</i>	16.27	-1.70	-49.94	-62.14	-42.67
$\Delta LH$					
<i>C. hyale</i>	—	—	—	—	—
<i>C. erate</i>	18.97	—	—	—	—
<i>C. chrysosome</i>	40.54	20.34	—	—	—
<i>C. myrmidone</i>	45.57	26.62	8.03	—	—
<i>C. crocea</i>	38.89	20.18	1.41	6.12	—
<i>C. alfacariensis</i>	18.03	50.82	88.61	95.91	84.37

$\Delta E$ , так и с учетом составляющих различий по яркости  $\Delta L$ , цветности  $\Delta C$  и цветовому тону  $\Delta H$ . Эти результаты, с одной стороны, подтверждают видоспецифичность пигментации образцов, а с другой — показывают, что степень дифференциации между ними создается за счет разного вклада составляющих различий. Так, в максимальное различие  $\Delta E$  между *C. myrmidon* и *C. alfacariensis* наиболее существенный вклад вносят величины  $\Delta C$  и  $\Delta H$ , что обусловлено изменением величин  $\lambda_d$  (на 9.3 нм) и  $P_e$  (на 54.8 %). Минимальное различие  $\Delta E$  между *C. crocea* и *C. chrysostetha* обусловлено близким положением цветовых стимулов этих образцов на цветовом графике, поскольку величина  $\lambda_d$  различается всего на 0.6 нм, а  $P_e$  — на 0.1 %.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вариабельность окраски крыла видов рода *Colias* определяется изменчивостью пигментов, локализованных в покровных тканях. Измерение спектров отражения образцов нижнего крыла самцов с близкой к номинативному фенотипу окраской дает возможность охарактеризовать видоспецифичность этого признака по наличию максимумов на спектральных кривых и соотношению их интенсивностей. Колориметрические измерения позволяют заменить субъективную визуальную оценку на количественные параметры цвета, адекватно передающие эффект цветоощущения наблюдателя в соответствии с физической теорией цветового зрения. Такой методологический подход исключает неопределенность в оценке оттенков цветового тона, связанного с пределами цветоразличения зрительного анализатора человека. Дополнительными показателями дифференциации между видами являются рассчитанные цветовые различия. Полученные результаты подтверждают перспективность использования инструментального измерения параметров цвета крыла в качестве диагностического признака для видов рода *Colias*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Джадд Д., Вышецки Г. Цвет в науке и технике. М.: Мир, 1978. 592 с.  
 Коршунов Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: КМК, 2002. 424 с.  
 Милованов А. Э. Фенетика синтотических популяций *Colias crocea* Geoffroy, 1785 и *Colias erate* Esper, 1801 (Lepidoptera: Pieridae) в Крыму // Изв. Харьков. энтомол. общ.-ва. 2001. Т. 9, вып. 1—2. С. 103—113.  
 Моргун Д. В. Булавоусые чешуекрылые европейской России и сопредельных стран. Определитель-справочник. М.: МГСЮН, 2002. 208 с.  
 Некрутенко Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Крыма. Киев: Наукова думка, 1985. 150 с.  
 Николаев В. Б. Об особенностях одесской популяции желтушки *Colias chrysostetha* Esper, 1777 (Lepidoptera, Pieridae) // Экология и таксономия насекомых Украины. Киев—Одесса: Вища школа, 1989. Вып. 3. С. 97—99.  
 Плющ И. Г., Моргун Д. В., Довгайло К. Е., Рубин Н. И., Соловьевников И. А. Дневные бабочки (Hesperioidae и Papilionoidea, Lepidoptera) Восточной Европы. CD определитель, база данных и пакет программ «Lysandra». Минск, 2005.  
 Феденко В. С., Стружко В. С. Количественное отображение цвета цветков растений на основе оптических параметров // Доповіді НАР України. 1996. № 11. С. 146—153.  
 Феденко В. С., Стружко В. С. Колориметрія у фізіології та біохімії рослин. Дніпропетровськ: ДГУ, 1998. 68 с.  
 Яхонтов А. А. Дені метелики. К.: Радянська школа, 1939. 185 с.  
 Beneš J., Konvička V. (eds). Motýli České republiky: rozšíření a ochrana I, II. Praha, 2002. 857 p.  
 Gerge G. Einfluss der Art *Colias erate* Esper (Lepidoptera, Pieridae) auf verwandte Spezies // Opusc. Zool. 1995. N 27—28. S. 49—52.  
 Gorbunov P. Yu. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidae and Papilionoidea). Ekaterinburg: Thesis, 2001. 320 p.  
 Krčmar S., Merdic E. The areal enlargement of the species of *Colias erate* Esp. 1804 (Lepidoptera, Pieridae) in southeast Europe // 4<sup>th</sup> Europ. Congr. Ent., Gödöllő, 1991. Abstracts. Budapest, 1991. P. 120.

- Lorkovic Z. Experimental evidence for a specific distinction between *Colias hyale* L. and *Colias alfacariensis* Ribbe (Pieridae) // Nota Lepid. 1989. Suppl. N 1. P. 34—35.  
 Nielsen V. G., Watt W. B. Behavioural fitness component effects of the alba polymorphism of *Colias* (Lepidoptera, Pieridae): resource and time budget analysis // Functional Ecology 1998. Vol. 12, N 1. P. 149—158.  
 Roine A. The Lepidoptera of Europe CD-ROM. Helsinki, 2000.  
 Schadewald G. Zur Unterscheidung von *Colias hyale* Linne, 1758 und *Colias alfacariensis* Berger, 1948 = australis Verity) (Lep., Pieridae) // Ent. Nachr. Ber. 1986. Bd 30, H. 6. S. 251—253.  
 Stiova L. Prispevok k výskytu zlu aska *Colias erate* Esp. (Lepidoptera, Pieridae) na území ČSFR // Cas. Slezsk. Muz. (A). 1991. Vol. 40, N 1. P. 45—51.  
 Van Saway C. A. V. Migrerende dagvlinders // Entomol. Ber. 1991. Vol. 51, N 12. P. 162—167.  
 Watanabe V., Ando S. Mating frequency and fecundity of the andromorph in *Colias erate* (Lepidoptera: Pieridae) // Proc. 19<sup>th</sup> Int. Congr. Entomol., Beijing, June 28—July 4, 1992. Beijing, 1992. P. 190.

Днепропетровский национальный университет.

Поступила 18 VIII 2004.

## SUMMARY

On the base of measurements of reflecting and colorimetric characteristics, the parameters of wing coloration for 6 European species of the genus *Colias* are established. A specificity of individual species and differentiation between the species according to the quantitative indices for wing coloration are revealed.