

## Географическая изменчивость *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России

### Geographic variability of *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera, Satyridae) in the European North-East of Russia

Е.Ю. Захарова\*, О.И. Кулакова\*\*, А.Г. Татаринов\*\*  
E.Yu. Zakharova\*, O.I. Kulakova\*\*, A.G. Tatarinov\*\*

\* Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта 202, Екатеринбург 620144 Россия. E-mail: zakharova@ipae.uran.ru.

\* Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS, 8 March str. 202, Ekaterinburg 620144 Russia.

\*\* Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая 28, Сыктывкар 167982 Россия. E-mail: tatarinov@komisc.ru.

\*\* Institute of Biology Comi, Ural Branch of RAS, Kommunisticheskaya str. 28, Syktyvkar 167982 Russia.

**Ключевые слова:** географическая изменчивость, глазчатые пятна, *Coenonympha tullia*, подвиды, определительная таблица.

**Key words:** geographic variability, eyespots, *Coenonympha tullia*, subspecies, key for identification.

**Резюме.** Использование феногенетического подхода к анализу географической изменчивости сеницы *Coenonympha tullia* (Müll.) на европейском Северо-Востоке России позволило разграничить таксоны на уровне подвидов и количественно описать наблюдаемые различия. Рассчитан дискриминантный ключ для определения подвидов при использовании таких метрических признаков, как длина крыла и диаметры глазчатых пятен крылового рисунка. Доказано, что в фауне европейского Северо-Востока России сеница *C. tullia* представлена двумя подвидами. В равнинной части таёжной зоны распространён *C. tullia timanensis* Sedykh, 1977, на Приполярном и Полярном Урале — *C. tullia fridolini* Kusnetzov in Davenport, 1941.

**Abstract.** The phenogenetic approach allows the problem of geographic variability of *Coenonympha tullia* (Müll.) in the European North-East of Russia and quantitative subspecies describing to be solved. Key for subspecies was calculated with using such metric characters as wing length and sizes of eyespots in the wing color pattern. Evidence for the existence of two *C. tullia* subspecies in the Lepidoptera fauna of the European North-East of Russia is presented. *C. tullia timanensis* Sedykh, 1977 is widespread in the lowland taiga zone and *C. tullia fridolini* Kusnetzov in Davenport, 1941 is widespread in the mountains of Pripolar and Polar Urals.

## Введение

Сеница болотная, или туллия *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) — широко распространённый арктобореальный вид, ареал которого охватывает лесную и гипоарктическую зону Северной Америки и Евразии, горы Кавказа, Сибири, Казахстана и Монголии, Северный Сахалин [Scott, 1986; Higgins, Riley, 1993; Tuzov et al., 1997; Gorbunov, 2001; Antti... 2001; Kudrna, 2002].

На всем протяжении ареала для *C. tullia* характерна значительная изменчивость размеров, цвета фона крыльев, диаметра и числа глазчатых пятен

крылового рисунка. Это послужило основанием для описания в литературе целого ряда подвидов данной сеницы. Мнения исследователей об их числе расходятся. Так, например, для Северной Азии указывается около 15 подвидов *C. tullia*. Однако, как считает П.Ю. Горбунов [Gorbunov, 2001], большинство из этих географических вариантов окраски и размеров являются не более чем локальными модификациями. Поэтому современная номенклатура подвидов *C. tullia* довольно запутана из-за наличия целого ряда тринomialных синонимов (табл. 1).

Таблица 1. Распространение и морфологические особенности подвидов *C. tullia* на территории европейского Северо-Востока и азиатской части России (по данным разных авторов).

Table 1. Range and morphological characters of *C. tullia* subspecies in the territory of European North-East and Asian part of Russia.

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Источник
<i>tullia</i> (Müller, 1764) (= <i>tiphon</i> Rottemburg, 1775; = <i>isis</i> Becklin in Thunberg, 1791; = <i>demophile</i> Hübner, [1793]; = <i>suevica</i> Hemming, 1936; = <i>timanensis</i> Sedykh, 1977.	Лесная зона Европы и Западной Сибири	Длина переднего крыла 16–22 мм. Верхняя сторона крыльев охристая с широким серо-коричневым потемнением вдоль наружного края. Нижняя сторона крыльев: чёрные глазки присутствуют, только в виде исключения заменены на чёрные точки.	Gorbunov, 2001
<i>viliuensis</i> Ménétriés, 1859 (= <i>fridolini</i> Davenport, 1941; = <i>witimensis</i> Davenport, 1941; = <i>minus</i> Sedykh, 1977)	Зона лесотундры Восточной Европы и Западной Сибири, Чукотка, Камчатка, Восточная Тува, Восточный Саян, Байкальский регион.	Длина переднего крыла: 13–18 мм. Верхняя сторона крыльев от охристого с сероватым оттенком по наружному краю до полностью серого. На нижней стороне крыльев чёрные глазки как правило отсутствуют.	Gorbunov, 2001

Таблица 1. (продолжение).  
Table 1. (continuation).

Подвид	Ареал	Морфологические особенности	Источник
<i>suevica</i> Hemming, 1936 (= <i>fridolini</i> Kuznetsov in Davenport, 1941);  = <i>timanensis</i> Sedykh, 1977  = <i>minimus</i> Sedykh, 1977)	Полярный Урал и Южный Ямал  Таёжная зона Республики Коми, Сибири.  Полярный Урал.	Размеры мелкие, окраска фона верхней стороны крыльев сероватая, глазки с нижней стороны задних крыльев отсутствуют  Фон верхней стороны крыльев коричнево-охристый, глазки и белые пятна снизу на крыльях редуцированы  Размеры мелкие; окраска крыльев тусклая, почти одноцветная, сероватая; глазки полностью или почти полностью отсутствуют.	Коршунов, Горбунов, 1995  Седых, 1977  Седых, 1977
<i>viluensis</i> Ménériés, 1859	Север Средней и Восточной Сибири и Дальнего Востока.	В отличие от <i>suevica</i> , сероватый фон крыльев значительно вытеснен охристо-рыжим.	Коршунов, Горбунов, 1995; Коршунов, 2002
<i>subcaeca</i> Heyne in Rühl, 1894 (?= <i>sibirica</i> Davenport, 1941)	Восточная Тува, Восток Саян, Прибайкалье, Забайкалье и Буреинские горы.	Отличается от <i>viluensis</i> в среднем более мелкими постдискальными пятнами и появлением мелких глазков снизу на задних крыльях.	Коршунов, Горбунов, 1995
<i>subcaeca</i> Heyne in Rühl, 1894 (формы: <i>elmesi</i> Davenport, 1941 (Алтай); <i>vitimensis</i> Davenport, 1941 (Витим); <i>sibirica</i> Davenport, 1941 (Приамурье).	Горы юга Сибири и Буреинские горы	Мелкие белые пятнышки и глазки снизу задних крыльев, но нередко, особенно в высокогорьях, летают особи, у которых глазки отсутствуют (бабочки похожи на своих северных собратьев типа <i>timanica</i> из северного Предуралья и <i>suevica</i> ).	Коршунов, 2002
<i>elmesi</i> Davenport, 1941	Алтай	Глазки всегда хорошо развиты.	Коршунов, Горбунов, 1995
<i>tiphon</i> Rottemburg, 1775	Южная половина Урала и Западно-Сибирская равнина	Фон верха крыльев коричнево-охристый с серовато-коричневым краем, набор глазков снизу, как правило, полный	Коршунов, 2002
<i>mixturata</i> Alpheraky, 1897	Камчатка	Сероватый фон верха крыла значительно вытеснен охристо-рыжим	Коршунов, Горбунов, 1995; Коршунов, 2002

Одна из основных причин возникшей путаницы заключается в том, что авторы при описании внутривидовых таксонов у *C. tullia* (как, впрочем, и у других видов чешуекрылых) очень ограниченно используют возможность количественного описания различий между формами. Между тем, анализ изменчивости числа глазчатых пятен, их формы, размера, проводимый параллельно с изучением окраски, общей структуры крылового рисунка и размеров бабочек, позволяет решить ряд таксономических задач. Примером такого фенетического подхода могут служить исследования клинальной изменчивости

*C. tullia* на территории Великобритании, проведённые Дж. Тернером [Terner, 1963] и К. Портером [Porter, 1980].

К. Портер [Porter, 1980] использовал метод подсчёта среднего количества пятен крылового рисунка в выборках из природных популяций. Автор, вслед за Дж. Тернером [Terner, 1963], принимал во внимание не только общее число, но и расположение, размер и форму пятен, кодируя их с помощью специально разработанной системы обозначений. Результаты анализа изменчивости числа глазчатых пятен у трёх подвидов *C. tullia* на территории Великобритании автор использовал для уточнения их систематического положения. Обсуждая вопрос о субъективизме выделения подвидов, он [Porter, 1980] считает, что существует два обособленных подвида: *C. t. scotica* Staudinger, 1901 в Шотландии и на Севере Англии и *C. t. davus* (Fabricus, 1777) в Центральной и западной частях острова. Третий подвид, *C. t. polydama* (Jermyn, 1824), не гомогенен, как два предыдущих и, по-видимому, образует переходную зону между типичными *C. t. scotica* и *C. t. davus*.

Цель настоящей работы — проанализировать географическую изменчивость сеницы *C. tullia*, распространённой на европейском Северо-Востоке России, используя фенетический подход и предложить дискриминантный ключ для разделения двух подвидов, обитающих на данной территории. Анализ изменчивости числа пятен, проводимый параллельно с изучением окраски и общей структуры крылового рисунка, позволяет решить ряд таксономических задач. Это особенно важно при изучении изменчивых видов, которые образуют на протяжении всего ареала несколько географических рас. Например, такой параллельный фенетический подход реализован на видах *Erebia euryale* Esp. [Татаринов, Долгин, 1999], *Oeneis bore* (Schneider, 1792) [Татаринов, 1997, 1998; Татаринов, Долгин, 1998в], *Satyrus actae* Esp. [Некрутенко, 1965].

Европейский Северо-Восток России — обширный регион, простирающийся с севера на юг на 1000 км — от Северных Увалов до побережья Баренцева моря. С востока он естественно ограничен Уральским хребтом, с запада — Тиманским кряжем. В геоморфологическом отношении территория делится на две основные и неравные по площади части — равнинную и восточную горную. На европейском Северо-Востоке России чётко выражены две растительные зоны — таёжная (бореально-лесная) и тундровая.

Материалом для настоящей работы послужили сборы А.Г. Татаринова и О.И. Кулаковой. из трёх местообитаний *C. tullia* в равнинной части средней тайги, на Приполярном и Полярном Урале, которые отмечены на карте (рис. 1).

Первая территория — биостанция Сыктывкарского государственного университета (СыктГУ) (Корткеросский район Республики Коми) расположена в равнинной части подзоны средней тайги. В ландшафтном отношении —

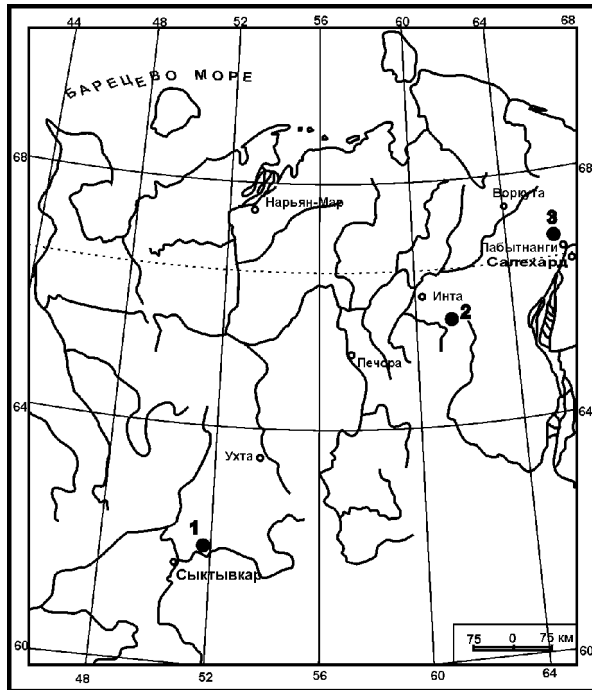


Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1 — биостанция СыктГУ (Корткеросский район Республики Коми); 2 — хребт Малды-Нырда (национальный парк Югыд-Ва); 3 — хребт Рай-Из (ст. Красный Камень, 141-й км ж/д ветки Сейда — Лабытнанги).

Fig. 1. Locality map. 1 — biological station of Syktyvkar State University, Kortkerossky Distr., Komi; Maldy-Nyrd Range, Yugyd-Va National park; 3 — Rai-Iz Range, Krasnyi Kamen' railway station.

это плоские водораздельные пространства Мезенко-вычегодской равнины (200–210 м н.у.м.) и поймы среднего течения р. Вычегды.

Бабочки были отловлены в 1998 г. на болоте олиготрофного типа. Поверхность болота представляет собой мозаичное сочетание небольших возвышений — бугров или гряд, между которыми находятся сырые, ниже расположенные участки — мочажины. В мочажинах растут различные пушицы, осоки, шейхцерия болотная, сабельник болотный, вахта трёхлистная и некоторые другие растения топяных местообитаний. На грядах селятся морошка, водяника, подбел узколистый, багульник болотный, злаки, голубика, брусника, клюква болотная и мелкоплодная, черника. Кустарниковый ярус состоит из карликовой берёзы и различных видов ив. Моховой покров образуют преимущественно сфагновые мхи. Вершина болотной «линзы» довольно сухая, сфагновые мхи здесь уступают место политриховым. На краю массива поверхность болота относительно круто понижается и часто заканчивается топким лагом, где произрастают лабазник вязолистный, сабельник болотный, различные осоки, злаки и пушицы. На большей части массива растут редкие, сильно угнетённые деревья сосны обыкновенной (болотная форма). По краю болото переходит в заболоченный сфагновый сосняк. Площадь массива 250–300 га. Бабочки распределяются по

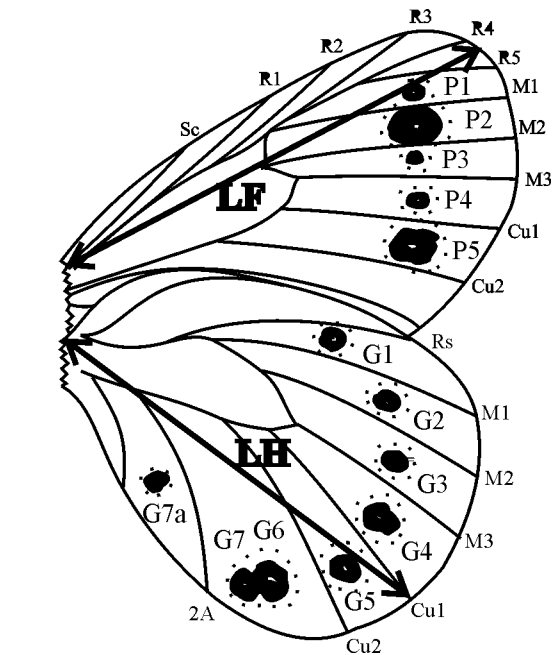


Рис. 2. Максимальное число глазчатых пятен в крыловом рисунке *C. tullia* (по Porter, 1980, с изменениями). P1–P5 — пятна рисунка переднего крыла. G1–G7a — пятна рисунка заднего крыла. LF — длина переднего крыла; LH — длина заднего крыла.

Fig. 2. Maximum number of eyespots in *C. tullia* wing color pattern (by Porter, 1980, with changes). P1–P5 — fore wing eyespots. G1–G7a — hind wing eyespots. LF — length of the fore wing; LH — length of the hind wing.

болоту равномерно. Их плотность в пик лёта до 50 экз./га. Лёт имаго с конца июня до третьей декады июля.

Вторая территория — хребт Малды-Нырда — располагается в северной части Приполярного Урала. Бабочек мы отлавливали в 2000 г. у северных отрогов хребта в среднем течении р. Кожим на территории национального парка Югыд-Ва. *C. tullia* в этом районе заселяет низкорослые местообитания, особенно травянистые лиственничники, берёзовые криволесья и нижние ерниковые сообщества. Отдельные особи поднимаются даже до высокогорных лишайниковых тундр. Древесный ярус лиственничников составлен лиственницей сибирской, с незначительной примесью берёз пушистой и извилистой, ели сибирской. Древесный ярус берёзовых криволесий образован берёзой извилистой с примесью ели и лиственницы. Древостой обоих типов лесов разреженный, высота деревьев не более 10–12 м. В подлеске присутствует рябина. Кустарниковый покров слагают различные ивы, ерник, можжевельник, редко жимолость. Хорошо развит травянистый покров из крупных злаков, осок, горца большого, аконита северного, живокости, чемерицы Лобеля, валерианы волжской, различных сложноцветных и других трав. В моховых ерниковых тундрах кроме зарослей карликовой берёзки хорошо развит травяно-кустарниковый покров из

брусничных, водяники, ожики, злаков, осок, ястребинок, горца большого и живородящего и некоторых других видов.

Плотность бабочек в лиственничниках и березняках в пик лета около 15–20 экз./га, в ерниках — до 10 экз./га. Распределение по указанным типам лесов и тундр более или менее равномерное, без заметных сгущений и окон. Лёт: конец июня–июль.

Третья территория — ж/д станция Красный Камень (141 км ветки Сейда — Лабытнанги) на восточном макросклоне Полярного Урала, возле хребта Рай-Из, в 12 км от посёлка Харп. Бабочек отлавливали в 2001 г. в долине р. Сось, покрытой лесной растительностью. Распространены здесь в основном моховые лиственничники, реже встречаются лишайниковые лиственничники. Большое распространение сейчас получили вторичные травянистые березняки, поднявшиеся на месте вырубленных в 40–50 гг. лиственничников. Вдоль железной дороги много травянистых сообществ, в которых доминируют иван-чай, крупные злаки.

Именно в этих биотопах и концентрируется, в основном, *C. tullia*, а также встречается в разреженных травянистых сообществах между ивняками по берегу р. Сось. В тундровых местообитаниях, в том числе и в ерниках, данный вид встречается в меньшей численности.

Лишайниковые лиственничники располагаются на каменистых склонах хребтов, иногда на террасовидных площадках в долинах рек. Древостой лесов очень разрежен и обычно сильно угнетён. Кроме лиственницы встречаются отдельные деревья берёзы извилистой и ели. Кустарниковый ярус состоит из карликовой берёзки, ив, шиповника. Травяно-кустарниковый покров разреженный, состоит из водяники, толокнянки альпийской, брусники, багульника, горца, дриады, различных злаков, осок, копеечника и астрагалов.

Моховые лиственничники растут небольшими участками на очень пологих склонах хребтов или на речных террасах. Часто моховые лиственничники соседствуют с массивами плоскобугристых болот, образуя участки сфагнового болота с лиственницей. Эти леса характеризуются угнетённым древостоем из лиственницы с небольшой примесью ели, хорошо развитым кустарниковым покровом из различных ив, карликовой берёзки. Травяно-кустарниковый ярус состоит из морошки, клюквы, брусники, черники, вороники, багульника, пушицы влагилищной, осоки шаровидной. Моховой покров сплошной, составлен большей частью из сфагновых мхов, а также кукушкина льна.

В кустарниковом ярусе березняков присутствуют ивы, рябина, ерник, смородина, шиповник. Хорошо развит травянистый покров из различных злаков, осок, горца большого, княженики, золотой розги, фиалок, иван-чая.

Плотность бабочек *C. tullia* в пик лета в лишайниковых лиственничниках до 10 экз./га, в моховых лиственничниках — до 5–7 экз./га, в березняках и

на рудеральных травянистых участках вдоль железной дороги в 1994 г. составляла более 20 экз./га, в 1999 г. — менее 5 экз./га, в 2001 г. — 5–7 экз./га., в пойменных бичёвниках и ивняках не более 3–5 экз./га, в ерниках — 5–7 экз./га. Период лета — июль.

Камеральная обработка материала включала измерения длин крыльев (переднего — LF и заднего — LH) и диаметров глазчатых пятен крылового рисунка (вдоль срединной линии ячейки крыла, в котором оно расположено) на нижней стороне крыльев. Измерения выполняли на бинокулярном микроскопе МБС-10 с использованием окулярного микрометра при увеличении 8х0,6. Длину переднего крыла измеряли от основания жилки Sc до вершины крыла, а длину заднего крыла — от основания жилки R<sub>c</sub> до вершины жилки Cu<sub>1</sub> (рис. 2). Все промеры были сделаны на левой стороне.

Как уже отмечалось, для *C. tullia* характерна изменчивость числа пятен в крыловом рисунке. Это связано с тем, что некоторые пятна в нём могут отсутствовать. Пятна крылового рисунка можно разделить на две категории: «облигатные» (постоянно присутствующие в нём) и «факультативные» (способные «выпадать» из него). Критерием выделения фена является характер проявления признака — наличие или отсутствие пятна. Для каждой выборки с учётом половых различий был составлен каталог фенов и рассчитаны частоты их встречаемости.

Географическую изменчивость неметрических признаков, то есть дискретных по проявлению в крыловом рисунке глазчатых пятен анализировали с помощью расчёта фенетических дистанций. Фенетические дистанции, или средняя мера дивергенции (mean measure of divergence — MMD) между выборками и их средние стандартные отклонения (mean standard deviation — MSD), рассчитывали по формулам, предложенным Хартманом [Hartman, 1980]. Различия статистически значимы на уровне  $p < 0,05$  при  $MMD > 2MSD$ . Для наглядного отображения фенетических дистанций использовали кластерный анализ с построением дендрограммы отношений сходства — различия между выборками, который проводился методом невзвешенного парного связывания групп с использованием средней арифметической — UPGMA [Васильев и др., 2000].

Для расчёта фенетических дистанций и построения дендрограмм использовался пакет прикладных программ ФЕН 3.0, разработанный А.Г. Васильевым в Институте экологии растений и животных УрО РАН.

Анализ географической изменчивости метрических признаков (размеров глазчатых пятен и длины крыльев) проводился с использованием одного из основных методов многомерной статистики — дискриминантного анализа, основанного на максимизации отношений межгрупповой дисперсии к внутригрупповой, что позволяет наилучшим образом различать выборки с наименьшей потерей информации [Ким и др., 1989]. При анализе географической

Таблица 2. Размеры крыльев и глазчатых пятен для трёх выборок *C. tullia* (мм).

Table 2. Sizes of fore and hind wings and eyespots for three *C. tullia* samples (mm).

Признак *	Корткеросский р-н		хр. Мылды-Нырды		хр. Рай-Из
	самцы	самки	самцы	самки	самцы
п, экз.	46	36	46	16	24
LF	16,6±0,1	17,1±0,1	16,2±0,1	16,6±0,3	15,7±0,2
LH	13,0±0,1	13,7±0,1	12,8±0,1	13,1±0,2	12,2±0,1
P2	1,03±0,06	1,21±0,06	0,23±0,06	0,64±0,11	0,24±0,06
P3	-	0,03±0,02	-	-	-
P4	0,01±0,01	0,02±0,02	0,03±0,03	-	-
P5	0,18±0,06	0,22±0,06	-	-	-
G1	0,08±0,03	0,24±0,06	-	0,02±0,02	-
G2	0,03±0,02	0,23±0,05	0,01±0,01	-	-
G3	0,14±0,03	0,23±0,05	0,02±0,01	0,04±0,04	0,04±0,03
G4	0,41±0,04	0,45±0,06	0,05±0,02	0,05±0,03	0,10±0,05
G5	0,67±0,05	0,79±0,06	0,12±0,04	0,11±0,05	0,14±0,05
G6	0,25±0,05	0,36±0,06	0,03±0,03	0,02±0,02	0,02±0,02
G7	-	0,02±0,02	-	-	-

\* обозначения как на рис. 2.

\* indications as in Fig. 2.

Таблица 3. Обобщенные расстояния Махаланобиса между выборками *C. tullia* по комплексу метрических признаков.

Table 3. Squared Mahalanobis distances between *C. tullia* samples by complex of metric traits.

		Корткеросский р-н		хр. Рай-Из	хр. Мылды-Нырды	
		самцы	самки	самцы	самцы	самки
Корткеросский р-н	самцы	-	2,73	6,65	7,48	6,86
	самки		-	10,86	8,41	5,74
хр. Рай-Из	самцы			-	2,00	6,14
хр. Мылды-Нырды	самцы				-	2,74
	самки					-

изменчивости вида очевидна задача диагностики подвидов, которая с успехом может быть решена с помощью расчёта дискриминантного ключа, как это было предложено М.Н. Мейером и А.Э. Дитятевым [1989]. Данный метод позволяет отнести некоторую особь к одному из двух подвидов на основании измерения нескольких признаков.

### Результаты

Средние значения длины левого и правого крыла, а также диаметров пятен крылового рисунка для трёх выборок *C. tullia* с учётом пола приведены

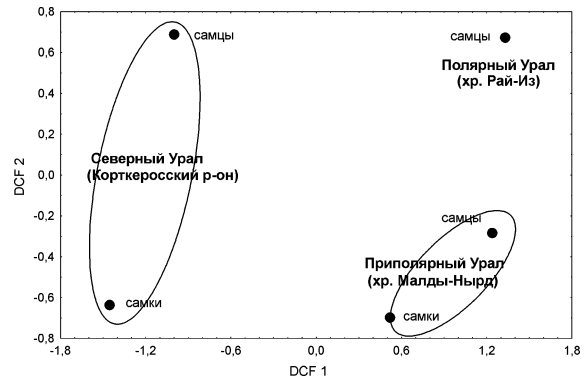


Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа крыловой длины и размеров глазчатых пятен *C. tullia* с территории Европейского Северо-Востока России.

Fig. 3. Results of discriminant analysis for wing length and eyespots sizes of *C. tullia* from the European North-East of Russia.

в таблице 2. Выборка самок из района Красного Камня (хр. Рай-Из) не использована при статистической обработке материала из-за её небольшого объёма (n=6 экз.). Бабочки, обитающие в Корткеросском районе Коми и на хребте Малды-Нырды, крупнее бабочек с Полярного Урала. Соответственно, более крупные особи, как правило, обладают более крупными глазчатыми пятнами.

Результаты дискриминантного анализа (рис. 3, табл. 3) свидетельствуют о наличии достоверных географических различий между всеми тремя местообитаниями. Все значения обобщённых расстояний Махаланобиса статистически значимы по F-критерию при p<0,05. Наибольшие различия обнаружены между выборкой самцов с хребта Рай-Из и выборками самок из Корткеросского района и самцами с хребта Малды-Нырды.

Помимо географических, существуют размерные половые различия. Самцы, как правило, мельче и имеют более мелкие пятна крылового рисунка, чем самки. Это наблюдение подтверждает общую закономерность, свойственную другим бархатницам, имеющим моновольтинный жизненный цикл и протандрию в природных популяциях [Захарова, 2002].

### ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ. ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

При описании подвидов авторы, как правило, ограничиваются следующими замечаниями по поводу глазчатых пятен в крыловом рисунке *C. tullia*: «глазки всегда хорошо развиты», «снизу как правило полный набор глазков» или «редукция глазков и белых пятен снизу на крыльях» [Коршунов, Горбунов, 1995; Коршунов, 2002]. Согласно данным, приведённым в работе К. Портера [Porter, 1980], максимальное число пятен на переднем крыле достигает 5, а на заднем крыле — 7. В наших выборках не обнаружены бабочки с пятью пятнами на переднем крыле, т.к. никогда не были встречены особи с пятном P1 в ячейке R5–M1. Частота встречаемости всех остальных пятен рисунка приведена в таблице 4.

Таблица 4. Частота встречаемости (%) глазчатых пятен в крыловом рисунке *C. tullia* из трёх местобитаний.

Table 4. Eyespots frequency (%) in *C. tullia* wing color pattern from tree territories.

	Корткеросский р-н		хр. Мылды-Нырды		хр. Рай-Из
	самцы	самки	самцы	самки	самцы
п, экз.	46	36	46	16	24
P2 *	97,8	94,4	28,3	81,3	45,8
P3	-	5,6	-	-	-
P4	6,5	5,6	4,4	-	-
P5	21,7	33,3	-	-	-
G1	15,2	38,9	-	6,3	-
G2	10,9	47,2	2,2	-	-
G3	37,0	52,8	4,4	6,3	8,3
G4	84,8	77,8	8,7	18,8	20,8
G5	93,5	91,7	17,4	31,3	33,3
G6	39,1	55,6	4,4	6,3	4,2
G7	-	2,8	-	-	-

\* обозначения как на рис. 2.

\* indications as in Fig. 2.

Таблица 5. Фенетические дистанции между выборками *C. tullia*. Правая верхняя треугольная матрица — значения фенетических дистанций (MMD), левая нижняя — усреднённые стандартные отклонения (MSD).

Table 5. Phenetic distances between *C. tullia* samples. Right upper matrix — means measures of divergence — MMD, left lower matrix — means standard deviation — MSD.

		хр. Мылды-Нырды		Корткеросский р-н		хр. Рай-Из
		самцы	самки	самцы	самки	самцы
хр. Мылды-Нырды	самцы	-	0,080*	0,954*	1,200*	0,012
	самки	0,018	-	0,495*	0,727*	0,010
Корткеросский р-н	самцы	0,009	0,018	-	0,101*	0,672*
	самки	0,010	0,019	0,010	-	0,953*
хр. Рай-Из	самцы	0,013	0,022	0,013	0,015	-

\* — различия статистически достоверны по  $\chi^2$  ( $p < 0,05$ ).

Как видно из таблицы, частота встречаемости всех обнаруженных пятен рисунка меньше 100%. Это означает, что данные признаки обладают дискретным характером проявления, т.е. могут рассматриваться в качестве фенотипов. С целью выяснения степени фенотипической дифференциации природных популяций были рассчитаны фенетические дистанции между выборками *C. tullia* (табл. 5).

Кластерный анализ позволил выявить отдельные наиболее близкие друг к другу в фенетическом

Таблица 6. Значения нестандартизованных коэффициентов дискриминантной функции для морфологических признаков крыла *C. tullia*.

Table 6. Non-standardized coefficients for canonic variable for morphological wing traits of *C. tullia*.

Признак *	Коэффициенты дискриминантной функции	Значимость вклада переменной
LF	- 0,8191	$p = 0,067$
LN	0,4107	$p = 0,411$
P2	- 0,8152	$p < 0,001$
P4	7,0149	$p < 0,001$
G1	- 0,9299	$p = 0,319$
G2	0,7786	$p = 0,545$
G3	5,6041	$p < 0,001$
G4	- 2,7576	$p < 0,007$
G5	- 5,1508	$p < 0,001$
G6	- 0,5913	$p = 0,433$
Константа	5,7151	

\* обозначения как на рис. 2.

\* indications as in Fig. 2.

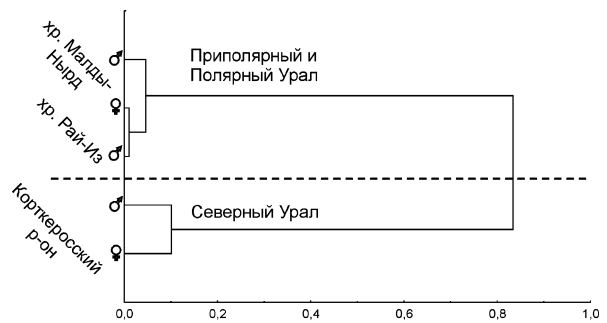


Рис. 4. Кластерный анализ (UPGMA) выборок *C. tullia* по неметрическим признакам крылового рисунка.

Fig. 4. Cluster analysis (UPGMA) of nonmetric traits of wing color pattern in *C. tullia* samples.

отношении выборки. На дендрограмме (рис. 4) видно два четко обособленных кластера. Один кластер образован выборками самцов и самок из Корткеросского района Республики Коми, другой — выборками с территории Приполярного и Полярного Урала. Различия между выборками, образующими второй кластер, статистически недостоверны (табл. 5), что свидетельствует о значительном фенетическом сходстве популяций бабочек из этих двух местобитаний.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ КРИТЕРИИ ДИАГНОСТИКИ ДВУХ ПОДВИДОВ *C. TULLIA* И РАСЧЁТ ДИСКРИМИНАНТНЫХ КЛЮЧЕЙ

Чтобы иметь возможность индивидуальной подвидовой диагностики, достаточно использовать

дискриминантный ключ по набору признаков. Способ расчёта дискриминантного ключа был использован и подробно описан для диагностики видов-двойников обыкновенной полёвки [Мейер, Дитятев, 1989]. Он представляет собой линейную комбинацию:  $y = \text{константа} + a1 \cdot x1 + a2 \cdot x2 \dots + an \cdot xn$ , где  $a1 - an$  — нестандартизованные коэффициенты дискриминантной функции, а  $x1 - xn$  — индивидуальные значения соответствующих промеров для данной особи. Нестандартизованные коэффициенты дискриминантной функции приведены в таблице 6. Используя их значения, искомая функция представляет собой уравнение:  $y = 5,7151 - 0,8191 \cdot LF + 0,4107 \cdot LH - 0,8152 \cdot P2 + 7,0149 \cdot P4 - 0,9299 \cdot G1 + 0,7786 \cdot G2 + 5,6041 \cdot G3 - 2,7576 \cdot G4 - 5,1508 \cdot G5 - 0,5913 \cdot G6$ .

Для примера рассчитаем значения дискриминантных ключей для двух особей, взятых из разных выборок.

Самец № 2 из выборки с биостанции СыктГУ:  $5,7151 - 0,8191 \cdot 8,5 + 0,4107 \cdot 6,8 - 0,8152 \cdot 0,8 + 7,0149 \cdot 0,1 - 0,9299 \cdot 0,3 + 0,7786 \cdot 0,0 + 5,6041 \cdot 0,0 - 2,7576 \cdot 0,3 - 5,1508 \cdot 0,4 - 0,5913 \cdot 0,4 = -1,8075$ .

Самец № 3 с Красного Камня:  $5,7151 - 0,8191 \cdot 7,8 + 0,4107 \cdot 6,3 - 0,8152 \cdot 0,2 + 7,0149 \cdot 0,0 - 0,9299 \cdot 0,0 + 0,7786 \cdot 0,0 + 5,6041 \cdot 0,0 - 2,7576 \cdot 0,0 - 5,1508 \cdot 0,1 - 0,5913 \cdot 0,0 = 1,2361$ .

Критическая величина, относительно которой идёт отнесение особи к той или иной группе в данном случае равна 0,0733 (полусумма значений групповых центроидов, проецируемые на первую каноническую переменную). При получении значения большего этой величины, особь следует отнести к подвиду, обитающему на горных хребтах Приполярного и Полярного Урала, а при меньшем значении — к подвиду, обитающему на равнинной части изучаемой территории. При сравнении с критической величиной (0,0733) первого самца *C. tullia* следует отнести к «равнинному» ( $-1,8075 < 0,0733$ ), а второго — к «горному» подвиду ( $1,2361 > 0,0733$ ).

Точность диагностирования сениц двух подвидов оценивалась методом «экзамена», т.е. для всех особей, включённых в обучающую выборку, проводили определение по вычисленным коэффициентам дискриминантных функций. Отношение неправильно определённых экземпляров к общему количеству особей являлось оценкой вероятности ошибочной классификации [Мейер, Дитятев, 1989]. Процент верной диагностики составил для самцов «равнинного» и «горного» подвидов 84,8 и 83,3 %, для самок соответственно 90,0 и 76,7 %.

Разные авторы при выделении подвидов основываются на чрезвычайно различных стандартах. На практике широко применяется «правило 75%», согласно которому популяция признаётся самостоятельным подвидом, если 75 % составляющих её особей отличаются от «всех» (= 97 %) особей ранее выделенного подвида [Майр, 1971]. Таким образом, полученный результат при использовании формулы для расчёта дискриминантного ключа согласуется с «правилом 75 %» и может считаться вполне

удовлетворительным при отнесении особи к тому или иному подвиду.

## Обсуждение

Анализ географической изменчивости длины крыльев, а также размеров и встречаемости глазчатых пятен крылового рисунка *C. tullia*, отловленных на европейском Северо-Востоке России, показал, что наибольшими размерами обладают бабочки равнинной части средней тайги Республики Коми, а наименьшими — с Полярного Урала. Средняя длина переднего крыла самцов на биостанции СыктГУ равна 16,6 мм, на Приполярном Урале — 16,2 мм, на Полярном Урале — 15,7 мм.

Размеры и частота встречаемости глазчатых пятен также уменьшаются в северном направлении. Расчёт фенетических дистанций показал значимые различия между выборками с равнинной части средней тайги и группой выборок с Приполярного и Полярного Урала. В фенетическом отношении бабочки с хребта Мылды-Нырды неотличимы от бабочек с хребта Рай-Из.

Таким образом, использование фенетического подхода к анализу географической изменчивости позволило достаточно чётко подразделить исследованные выборки *C. tullia* на две группы, которые, по-видимому, надо рассматривать как два разных подвида. Бабочки, обитающие на болотах Корткеросского района Республики Коми, таким образом, должны быть отнесены к подвиду *C. tullia timanensis* Sedykh, 1977 (ошибочно обозначенного в работах Ю.П. Коршунова и П.Ю. Горбунова [1995], А.Г. Татаринова и М.М. Долгина [1999а–б] как *C. tullia timanica*), так как его типовое местонахождение находится сравнительно недалеко от биостанции СыктГУ. Этот подвид распространён, вероятно, по всей таёжной зоне северо-востока Европы, включая Архангельскую область (по крайней мере до правобережья Северной Двины), а также Северный Урал и Предуралье. Насколько значимы отличия *C. tullia timanensis* от других северо-европейских форм (*tullia* Müll., *suevica* Hemm., *demophile* Hbn., *isis* Bckl.) должно быть выяснено в ходе специального исследования.

Подвидовую принадлежность особей с территории горных хребтов Малды-Нырды и Рай-Из установить сложнее. В настоящей работе за бабочками, распространёнными в приполярных и полярных районах Урала, целесообразно сохранить название *C. tullia fridolini* Kusnetzov in Davenport, 1941. Эта форма была описана с Полярного Урала (г. Пайер) и, очевидно, распространена ещё в Большеземельской тундре и на Ямале. Что касается отождествления *C. tullia fridolini* с *C. tullia suevica* [Tuzov et al., 1997; Коршунов, 2002] и с *C. tullia viluensis* [Gorbunov, 2001], то решение данного вопроса требует отдельного исследования.

Для отнесения особи к тому или иному подвиду, т.е. решению на практике задачи классификации был вычислен дискриминантный ключ, который

представляет собой функцию:  $y = 5,7151 - 0,8191 \cdot LF + 0,4107 \cdot LH - 0,8152 \cdot P2 + 7,0149 \cdot P4 - 0,9299 \cdot G1 + 0,7786 \cdot G2 + 5,6041 \cdot G3 - 2,7576 \cdot G4 - 5,1508 \cdot G5 - 0,5913 \cdot G6$ . Критическая величина, относительно которой идёт отнесение особи к конкретному подвиду, равна 0,0733. При получении значения больше этой величины, особь следует отнести к подвиду *C. tullia fridolini*, обитающему на горных хребтах Приполярного и Полярного Урала, а при меньшем значении — к подвиду *C. tullia timanensis*, обитающему на равнинной части изучаемой территории.

Точность диагностирования сенниц двух подвигов с помощью рассчитанного ключа составляет 83–84 % для самцов и 76–90 % для самок. Принимая во внимание «правило 75 %», формула позволяет различать подвиды с достаточной степенью точности.

## Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность д.б.н. А.Г. Васильеву за ценные критические замечания и советы при подготовке настоящей статьи. Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (гранты №№ 04-04-48352 и 04-04-96100 Урал 2004).

## Литература

- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2000. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. 132 с.
- Захарова Е.Ю. 2002. Анализ закономерностей фенотипической изменчивости глазчатых пятен бархатниц (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyriinae). Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Екатеринбург. 23 с.
- Ким Дж.-О., Мюллер Ч.У., Клекка У.Р. 1989. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. 215 с.
- Коршунов Ю.П. 2002. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии // Москва: Товарищество научных изданий КМК. 424 с.
- Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. 1995. Дневные бабочки азиатской части России: Справочник. Екатеринбург: Изд-во Урал. университета. 202 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики // М.: Мир. 455 с.
- Мейер М.Н., Дитятев А.Э. 1989. Применение линейного дискриминантного анализа в диагностике видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, Microtinae) // Зоологический журнал. Т.68. No.7. С.119–129.
- Некрутенко Ю.П. 1965. Необычная изменчивость *Satyris actae* Esp. (Lepidoptera, Satyridae) в Крыму и возможные её причины // Зоологический журнал. Т.44. No.4. С.617–620.
- Седых К.Ф. 1977. Новые виды, подвиды и дополнения к фауне чешуекрылых Коми АССР // Географические аспекты охраны флоры и фауны на северо-востоке Европейской части СССР. Сыктывкар. С.97–108.
- Татаринов А.Г. 1997. О внутривидовой изменчивости бархатницы *Oeneis bore* Schn. (Lepidoptera, Satyridae) на Полярном Урале // Успехи энтомологии на Урале. Сборник научных трудов. Екатеринбург. С.201–202.
- Татаринов А.Г. 1998. Заметки об изменчивости и биологии тундровой бархатницы *Oeneis bore* (Schneider, 1792) (Lepidoptera: Satyridae) на Полярном Урале // Русский энтомологический журнал. Т.7. Nos 1–2. P.71–75.
- Татаринов А.Г., Долгин М.М. 1998. К познанию внутривидовой изменчивости бархатниц рода *Oeneis* Hbn. (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России // Проблемы энтомологии в России. Сборник научных трудов XI Съезда Русского энтомологического общества 23–26 сентября 1997, С.-Петербург. Т.2. С.154–155.
- Татаринов А.Г., Долгин М.М. 1999а. Булавоусые чешуекрылые // Фауна европейского Северо-Востока России. Булавоусые чешуекрылые. Т.VII. Ч.1. СПб.: Наука. 183 с.
- Татаринов А.Г., Долгин М.М. 1999б. Определитель дневных бабочек Республики Коми: Учебное пособие. Сыктывкар. 104 с.
- Татаринов А.Г., Долгин М.М. 1999в. К познанию внутривидовой изменчивости бархатницы *Erebia euryale* Esp. (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России // Энтомологическое обозрение. Т.88. Вып.1. С.155–162.
- Antti Roine Lepibase CD. Finland. 2001.
- Dennis R., Eales H. 1997. Patch occupancy in *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera: Satyridae); habitat quality matters as much as patch size and isolation // Journal of Insect Conservation. Vol.1. P.167–176.
- Gorbunov P.Yu. 2001. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). Ekaterinburg: Thesis. 320 p.
- Hartman S.E. 1980. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial yraits // Journal of Mammology. Vol.61. No.3. P.436–448.
- Higgins L.G., Riley N.D. 1993. Butterflies of Britain and Europe. London: Harper Collins Publisher. 384 p.
- Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Churkin S.V., Devyatkin A.L., Kaabak L.V., Korolev V.A., Murzin V.S., Samodurov G.D., Tarasov E.A. 1997. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Vol.1. Sofia–Moscow: Pensoft. 480 p. 79 col. pl.
- Kudrna O. 2002. The Distribution Atlas of European Butterflies // Oedipus. No.20. 343 p.
- Porter K. 1980. A quantitative treatment of clinal variation in *Coenonympha tullia* (Müller) (Lep., Satyridae) // Entomologist's monthly magazine. Vol.116. Oct.27. P.71–82.
- Terner J.R.G. 1963. A quantitative study of a Welsh colony of the Large Heath Butterfly, *C. tullia* (Lep.) // Proceedings of Entomological Society of London. A. Vol.38. P.101–12.
- Scott J.A. 1986. The Butterflies of North America. A Natural History and Field Guide. Stanford. 583 p.