

УДК 575.825.5+595.789(470.55/.56)+574.4(212.6)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ *PROTEREBIA AFRA* (FABRICIUS, 1787) (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Е. Ю. Захарова, Н. В. Золотарева *

e-mail: zakharova@ipae.uran.ru

Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202,
г. Екатеринбург, 620144, Россия

Статья поступила 3 ноября 2009 г.

Введение

Proterebia afra (Fabricius, 1787) — чернушка степная, федея или африканка — вид, представляющий монотипический западно-палеарктический род, распространение которого на территории России охватывает Волго-Донской, Средне- и Нижневолжский, Западно-Кавказский, Южно-Уральский, Южно-Западносибирский, Пред- и Горно-Алтайский регионы [1]. Помимо номинативного, описан ряд подвидов из разных частей ареала: *crimea* (Sheljuzhko, 1929), *zyxuta* (Fruhstorfer, 1918), *hyrcana* (Staudinger, 1901), *fidena* (Fruhstorfer, 1918), *bardines* (Fruhstorfer, 1918) [2], однако, правомерность выделения некоторых подвидовых форм по мнению Ю.П. Некрутенко [3] вызывает сомнения.

Поскольку распространение вида ограничено степной зоной, северная граница его распространения проходит по южной части Челябинской области. Мы рассматриваем изменчивость размеров номинативного подвида *P. afra*, обитающего на территории Оренбургской и Челябинской областей.

1. Материал и методы

Мы отлавливали степных чернушек с 7 по 12 мая 2009 г. Общий объем материала составил 265 экз., величина каждой выборки с учетом пола приведена в таблице.

Камеральная обработка материала включала измерение длины крыльев на бинокулярном микроскопе МБС-10 с использованием окулярного микрометра при увеличении 8×0,6. Длину переднего крыла измеряли от основания жилки Sc до вершины крыла, а длину заднего крыла — от основания жилки R_c до вершины жилки Cu₁. Все промеры были сделаны на левой и правой стороне особи в двух повторностях.

Возможность присутствия направленной и флуктуирующей асимметрии по размерам переднего и заднего крыла проверяли с помощью многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA), как это было показано в ряде работ [4–6]. В таком анализе независимыми факторами являются «особь» и «сторона». Значимость фактора «сторона» свидетельствует о наличии направленной асимметрии. Значимые значения взаимодействия факторов «особь*сторона» означают, что индивидуальные различия между левым и правым (флуктуирующая асимметрия) больше, чем ошибка измерения.

* Захарова Елена Юрьевна, кандидат биологических наук, zakharova@ipae.uran.ru, тел.: (8-343) 210-38-58 (124).

Золотарева Наталья Валерьевна, кандидат биологических наук, zakharova@ipae.uran.ru, тел.: (8-343) 210-38-58 (109).

Параметры изменчивости длины крыла (мм)
в выборках *P. afra* с территории Южного Урала

Место сбора	Пол	N, экз.	Крыло	Левая сторона			Правая сторона		
				$M \pm m$	Min	Max	$M \pm m$	Min	Max
Айтурская степь	самцы	55	Передн.	22,85±1,09	20,02	25,80	22,88±1,03	19,83	24,84
			Заднее	18,47±0,98	15,98	21,18	18,51±1,03	15,02	20,99
	самки	21	Передн.	22,77±1,10	20,22	24,45	22,70±1,08	20,60	24,64
			Заднее	18,06±1,02	15,59	19,83	17,99±0,95	15,98	19,83
г. Верблюжка	самцы	29	Передн.	22,43±1,07	20,22	24,64	22,38±1,08	20,60	24,45
			Заднее	18,01±0,97	16,17	19,83	18,19±0,99	16,37	20,02
	самки	2	Передн.	22,81±1,12	21,76	23,87	22,86±1,28	21,76	24,07
			Заднее	17,66±0,96	16,75	18,68	17,62±0,90	16,75	18,48
с. Кизильское	самцы	119	Передн.	21,54±0,86	18,87	24,07	21,55±0,90	19,06	24,07
			Заднее	17,33±0,75	15,59	19,45	17,47±0,77	15,40	19,64
	самки	37	Передн.	21,74±0,97	19,25	24,07	21,73±0,95	19,25	23,87
			Заднее	17,15±0,91	14,25	18,87	17,27±0,87	15,21	19,06

2. Характеристика растительного покрова в местах сбора материала

1. Оренбургский государственный заповедник, участок «Айтурская степь» (51°06'3,36" с.ш., 57°40'5,78" в.д.) расположен на левобережье реки Урал в бассейне рек Алимбета и Айтуарки, левых притоков Урала, находится в степной зоне, в пределах подзоны дерновиннозлаковых степей. Чернушек отлавливали 8, 9 мая 2009 г. у границы заповедника по склонам холмов (рис. 1А). Участок отличается сочетанием большого числа фитоценозов, относящихся к разным типам растительности — лесному, луговому, степному, что связано с особенностями мелкосопочного рельефа. Наибольшее распространение имеют растительные сообщества петрофитноразнотравных и петрофитноразнотравно-злаковых каменистых степей. Для широких межрядовых равнин характерны разнотравно-типчаковые и разнотравно-ковыльные степи. Встречаются приречья чернoolьшанники, осиново-березовые колки, ивняки по мочажинам, заросли степных кустарников [7].

2. Окрестности д. Ижберда Гайского р-на Оренбургской области (51°17'0,24" с.ш., 58°02'1,49" в.д.) находятся в степной зоне, в подзоне разнотравно-дерновиннозлаковых степей [8]. Широко распространены являются разнотравно-степномятликово-красноковыльные степи, которые под воздействием выпаса преобразуются в тырсовоковыльные [9]. Мелкосопочный, в значительной степени изрезанный рельеф обуславливает разнообразие растительных сообществ: по каменистым вершинам и крутым южным склонам распространены петрофитноразнотравные и петрофитноразнотравно-злаковые каменистые степи, по тенистым склонам — заросли степных кустарников, в поймах рек и ручьев — чернoolьшанники. Местообитание *P. afra* было обнаружено 7 мая 2009 г. на склонах холмов (рис. 1Б), расположенных непосредственно у деревни, однако, из-за неблагоприятных погодных условий и сильного ветра было поймано только 2 особи (1♂, 1♀), вследствие чего выборку из данной географической точки мы не включаем в статистический анализ.

3. Гора Верблюжка Беляевского района Оренбургской области (51°23'2,13" с. ш., 56°48'3,10" в.д.) расположена в месте впадения р. Елшанки в р. Урал, является флористическим памятником Оренбургской области, находится в степной зоне, в южной части подзоны разнотравно-дерновиннозлаковых степей. Бабочек отлавливали по склонам горы 11 мая 2009 г. (рис. 1В). Гора сложена известняками, характеризуется крутыми склонами, где наиболее распространены являются фитоценозы петрофитноразнотравных и петрофитноразнотравно-злаковых каменистых степей. На тенистых склонах и в западинах представлены заросли степных кустарников. Пойменные леса по Уралу образованы преимущественно белым и черным тополем, вязом шершавым, ивами и черемухой. У подножья горы отмечено насаждение дуба [10].

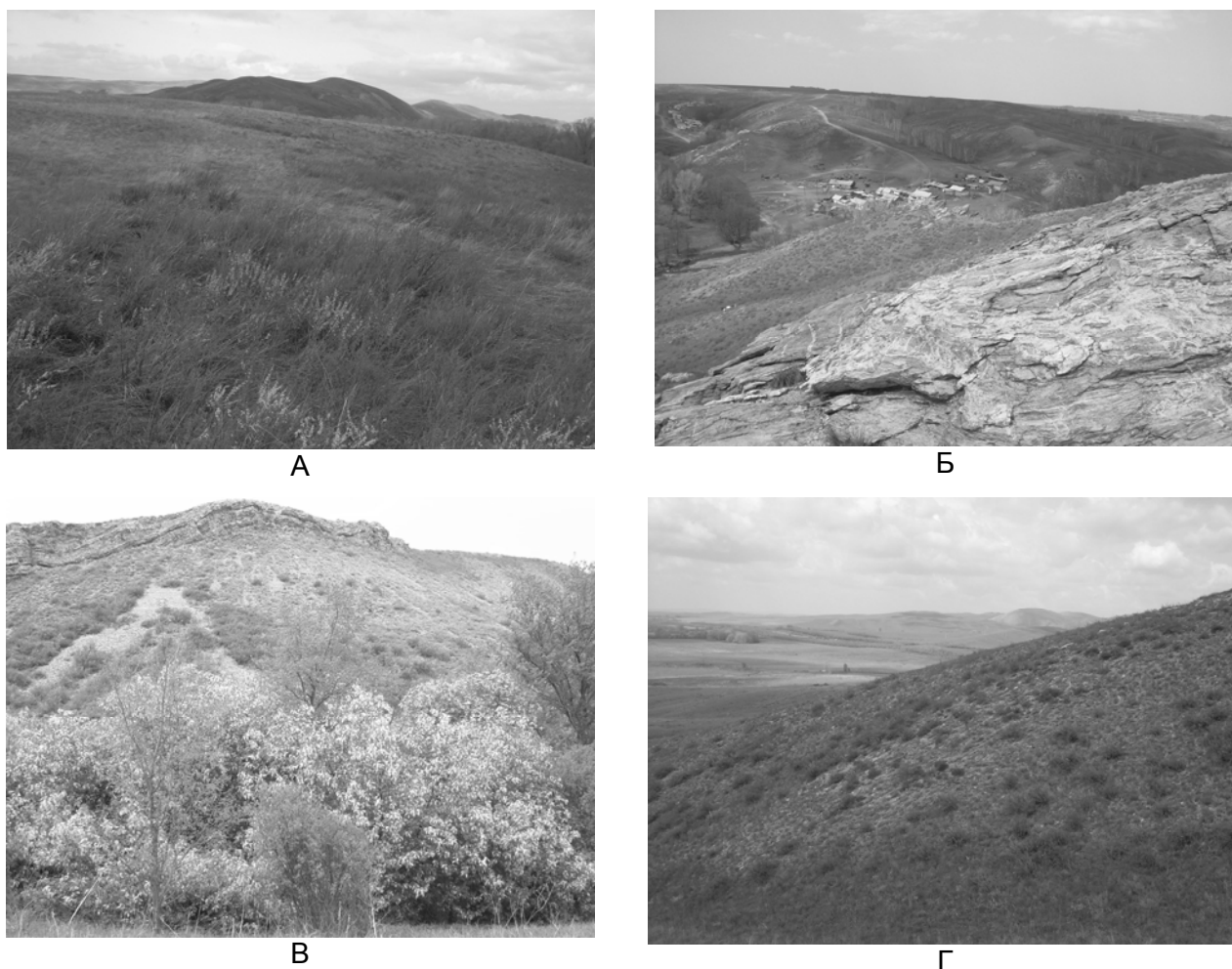


Рис. 1. Типичные местообитания *Proterebia afra* на Южном Урале:

А — Оренбургский заповедник, участок «Айтуарская степь»; Б — вид на д. Ижберда Гайского р-на Оренбургской области; В — г. Верблюжка (Беляевский р-н Оренбург. обл.); Г — пастбище на склоне холма в окр. с. Кизильское Кизильского р-на (Челяб. обл.).

4. Окрестности с. Кизильское Кизильского района ($52^{\circ}45'1,36''$ с. ш., $58^{\circ}52'3,36''$ в. д.). Исследования проводились на левобережье р. Бол. Кизил, имеющем холмисто-увалистый рельеф. Рассматриваемая территория относится к степной зоне, подзоне разнотравно-дерновиннозлаковых степей. Основу растительности составляют разнотравно-ковыльные степи, в ложбинах встречаются луговые степи, остепненные луга и заросли степных кустарников. На вершинах и склонах увалов распространены петрофитноразнотравные степи. В настоящее время разнотравно-ковыльные и луговые степи почти полностью распаханы и заняты посевами и залежами, а незначительные сохранившиеся участки изменены выпасом, сенокошением и регулярными палами, под действием которых степные сообщества трансформировались в бедные по составу тырсовые и типчаковые [11]. Мы отлавливали бабочек 12 мая 2009 г. на сильно выбитом крупным рогатым скотом пастбище (рис. 1Г).

3. Географическая изменчивость размеров *P. afra*.

Согласно данным литературы, длина переднего крыла степной чернушки варьирует в следующих пределах: в азиатской части России 18–23 мм [12] или 20–25 мм [13], в европейской части России и на Алтае 18–25 мм [14, 15], в Крыму и на Кавказе 22–25 мм [3, 16]. Результаты наших измерений для чернушек, отловленных в Айтуарской степи, на г. Верблюжка и в окр. с. Кизильское, приведены в таблице 1. Длина переднего левого крыла самца из окр. Д. Ижберда составляет 22,2 мм, длина заднего — 17,7 мм. Соответствующие параметры размеров самки — 23,3 и 18,2 мм.

Как видно из данных таблицы 1, изменчивость размеров степной чернушки в пределах Южного Урала обнаруживает клинальный характер. По направлению с юга на север длина крыла данного вида уменьшается (рис. 2). Обнаруженные различия статистически достоверны. Двухфакторный дисперсионный анализ длины переднего и заднего крыла показал наличие значимого влияния фактора географического расположения популяции, т. е. места сбора материала ($F=55,903$, $p<0,01$) и фактора пола ($F=56,612$, $p<0,01$), а также их взаимодействия ($F=4,495$, $p<0,05$).

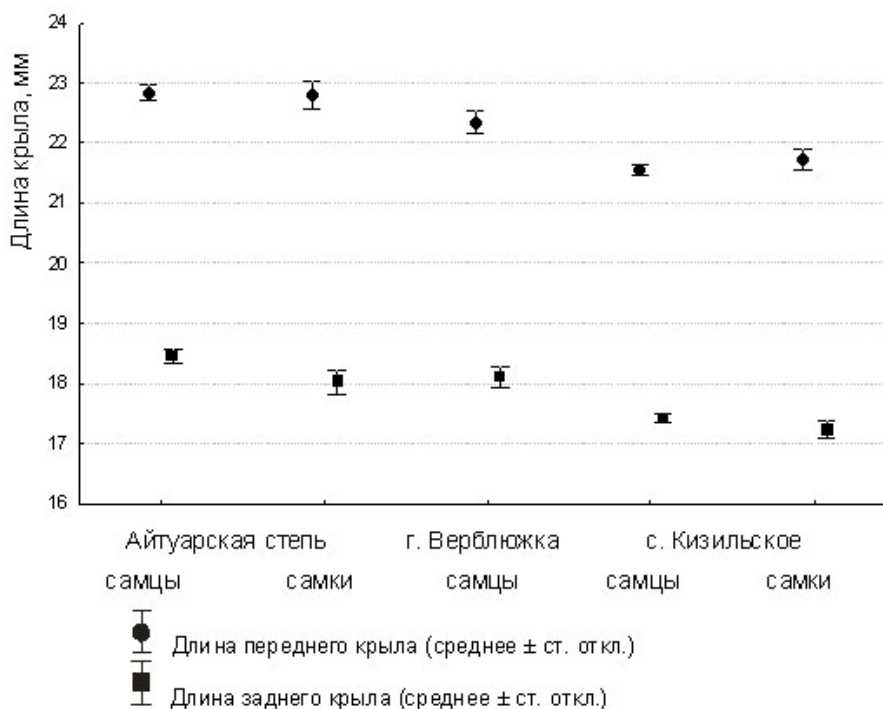


Рис. 2. Изменчивость размеров *P. afra* в Оренбургской и Челябинской областях

Изменчивость размеров *P. afra* на данной части ареала противоречит правилу Бергмана, впервые установленному для теплокровных животных. Однако в последнее время накопилось значительное количество сведений о характере широтной изменчивости размеров как за, так и против правила Бергмана, особенно при анализе этого явления в различных группах беспозвоночных животных [17]. Согласно одной из выдвигаемых гипотез, можно предположить, что размеры тела насекомых в южных местообитаниях будут больше, чем в северных, из-за относительно большей продолжительности благоприятного для развития периода времени на юге, чем на севере. Постепенное увеличение размеров имаго с севера на юг можно ожидать для моновольтинных видов или для би- и поливольтинных видов, у которых возможен переход к моновольтинности. В случае, когда имеет место переход от моно- к бивольтинности, зависимость размеров от широты местности приобретает зубцеобразный характер. Таким образом, наши данные аналогичны результатам, полученным для других видов чешуекрылых, для которых характерны моновольтинность и низкая миграционная активность, например, таких как *Lasiommata petropolitana* F. и *Erebia ligea* L [18].

С помощью двухфакторного дисперсионного анализа мы провели проверку возможности наличия асимметрии (направленной или флуктуирующей) по длине переднего и заднего крыла во всех изучаемых выборках. Оказалось, что только для самцов из окр. с. Кизильское характерна флуктуирующая асимметрия (ФА) по длине заднего крыла. У самцов из данного местообитания правые задние крылья достоверно больше, чем левые (см. таблицу), (взаимодействие факторов «особь*сторона» превышает ошибку измерения, $F=6,3$, $p<0,05$). Мы предполагаем, что наличие ФА по размерам у самцов из данного местообитания может свидетельствовать об относительно неблагоприятных условиях обитания (северная граница ареала, значительный антропогенный прессинг на сообщество в виде усиленного выпаса скота) по сравнению с более южными местообитаниями вида в Оренбургской области.

Заключение

Степная чернушка *Proterebia afra*, обитающая на Южном Урале, имаго которой летают с конца апреля до конца мая; была исследована в двух подзонах степной зоны: (северных) разнотравно-дерновиннозлаковых и (типичных) дерновиннозлаковых степях, в первом случае зональным видом является *Stipa zalesskii*, во втором — *S. lessingiana*. При продвижении с севера на юг происходит смена как эдификаторов степных сообществ (виды ковылей), так и степного разнотравья от более мезофильных к более ксерофильным видам.

Для *P. afra* характерна клинальная изменчивость размеров, причем бабочки из северной части ареала мельче, чем из более южных, что, как правило, свойственно моновольтинным, немигрирующим видам чешуекрылых [18]. Популяция, обитающая на северном краю ареала (окр. с. Кизильское) характеризуется не только более мелкими размерами, но и флуктуирующей асимметрией по длине задних крыльев у самцов, не обнаруженной для остальных изученных выборок. Возможно, это косвенно свидетельствует об относительно неблагоприятных условиях данного местообитания по сравнению с более южными, поскольку повышенный уровень ГА часто рассматривается как показатель нестабильности развития [19, 20].

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность за организацию полевых экспедиционных работ д.б.н. В.Л. Вершинину и к.б.н. С.Д. Середюк, за помощь в сборе материала к.б.н. Т. К. Туновой и П. В. Рудоискателю.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 07_04_96096 p_урал_a), программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), а также Президиумом УрО РАН (грант поддержки молодых ученых).

Список литературы

1. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / под ред. С.Ю. Синева. — СПб.; М.: КМК, 2008. — 424 с.
2. Tuzov V. K., Bogdanov P. V., Devyatkin A. L. et al. Guide to the Butterflies of Russia and Adjacent Territories / Hesperioidea, Papilionoidea, Pieridae, Satyridae // Sofia-Moscow. — 1997. — Vol. 1. — 480 p.
3. Некрутенко Ю. П. Дневные бабочки Кавказа. — Киев: Наук. думка, 1990. — 216 с.
4. Palmer A. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: Developmental instability: its origin and evolutionary implications. — Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994. — P. 335–364.
5. Windig J. Evolutionary genetics of fluctuating asymmetry in the peacock butterfly (*Inachis io*) // Heredity. — 1998. — Vol. 80. — P. 382–392.
6. Windig J., Rintamaki P., Cassel A., Nylin S. How useful is fluctuating asymmetry in conservation biology: Asymmetry in rare and abundant *Coenonympha* butterflies // Journal of Insect Conservation. — 2000. — Vol. 4. — P. 253–261.
7. Рябина З. Н. Растительный покров степей Южного Урала (Оренбургская область). — Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2003. — 224 с.
8. Географический атлас Оренбургской области. — М.: Изд-во ДИК, 1999. — 96 с.
9. Морозова Л. М. Динамика степной растительности Южного Урала под воздействием выпаса // Растительный мир Урала и его антропогенные изменения: Сб. науч. трудов. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. — С. 89–99.
10. Чибилев А. А. Природное наследие Оренбургской области. Учеб. пособие. — Оренбург: Оренбургское книжное издательство, 1996. — 384 с.
11. Куликов П. В. Коспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). — Екатеринбург — Мисс: Геотур, 2005. — 537 с.
12. Коршунов Ю. П., Горбунов П. Ю. Дневные бабочки азиатской части России: Справочник. — Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1995. — 202 с.
13. Gorbunov P., Kosterin O. The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature. — Vol. II. — Moscow «Rodina & Fodio», 2007. — 408 p.
14. Львовский А. Л., Моргун Д. В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. — Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2007. — 443 с.
15. Определитель насекомых Дальнего Востока России. — Т. V. Ручейники и чешуекрылые. — Ч. 5. — Владивосток: Дальнаука, 2005. — 575 с.
16. Некрутенко Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Крыма. — Киев: Наук. думка, 1985. — 152 с.
17. Blanckenhorn W.U., Stillwell R.C., Young K.A. et al. 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? // Evolution. — 60 (10). — P. 2004–2011.

18. Nylin S., Svärd L. Latitudinal patterns in the size of European butterflies // *Holarct. Ecol.* — 1991. — Vol. 14. — P. 192–202.
19. Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). — М.: Наука, 1987. — 216 с.
20. Захаров В. М., Жданова Н. П., Кирик Е. Ф., Шкиль Ф. Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // *Онтогенез.* — 2001. — Т. 32. — № 6. — С. 404–421.