

УДК 595.789 : 591.499.6 (471.54)

© Е. Ю. Захарова

**СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДЛИНЫ КРЫЛА
И ГЛАЗЧАТЫХ ПЯТЕН В ПОПУЛЯЦИЯХ
EREBIA LIGEA (L.) (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE)
НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ**

[E. Yu. ZAKHAROVA. SEASONAL VARIABILITY OF WING LENGTH AND EYESPOTS
IN THE POPULATIONS OF EREBIA LIGEA (L.) (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE)
IN THE MIDDLE URALS]

Чернушка лигея, или кофейная, *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758) — широко распространенный трансевразийский вид. На Урале (кроме полярных районов) и в Сибири до Саян он представлен подвидом *E. l. kamensis* Krulikovskiy, 1909. Гусеницы питаются на злаках и осоковых. Лёт имаго в разных районах с конца июня до конца августа в одной генерации (Коршунов, Горбунов, 1995; Коршунов, 2002; Ольшванг и др., 2004).

Erebia ligea — вид с двухгодичной генерацией. Характер лёта (год, относительное обилие, сроки появления особей) может различаться в разных частях ареала. В литературе приводятся сведения о том, что на Южном Урале *E. ligea* встречается только по нечетным годам (Даянов, 1984, цит. по: Иванов и др., 1987). Мы наблюдали периодичность лёта этого вида на Среднем Урале (Сысертский р-н Свердловской обл.) с 2001 г. Бабочки появлялись в 2001, 2003, 2005 и 2007 гг., а в четные годы нами встречены не были. Согласно нашим и литературным данным, для *E. ligea* характерна протандрия — более раннее появление самцов по сравнению с самками. В начале лёта генерации вылетают самцы, затем соотношение полов выравнивается, и в конце лёта преобладают самки (Захарова, 2006, 2008). В связи с этим возникает вопрос о характере фенотипической изменчивости морфологических признаков чернушек не только у разных полов и разных генераций, но и у особей, вылетающих в разное время одного сезона.

В настоящей работе мы анализируем изменчивость метрических признаков крыла и глазчатых пятен крылового рисунка *E. ligea* в зависимости от пола и времени вылета имаго в течение одной генерации.

Автор выражает благодарность сотрудникам и студентам биологического факультета Уральского государственного университета П. В. Рудоискателю, А. О. Шкурихину, Т. С. Ослиной, К. И. Фадееву, П. А. Топорковой, М. Н. Цибизовой за помощь в сборе массового энтомологического материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Президиума РАН (программа «Биологическое разнообразие»), а также программ развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

Отлов бабочек проводили в окрестностях биологической станции Уральского государственного университета (дер. Фомино Сысертского р-на Свердловской обл.) в 2005 и 2007 гг. Бабочек отлавливали ежедневно на протяжении всего срока лёта генерации, за исключением дождливых и пасмурных дней, когда резко снижалась двигательная активность особей. Объем выборки составил 292 особи в 2005 и 511 особей — в 2007 г.

Для анализа влияния фазы лёта на размерные характеристики особи каждая выборка была разбита на 3 «подвыборки»: «начало лёта», «середина лёта» и «окончание лёта», аналогично тому, как это было сделано нами ранее при изучении других видов бархатниц (Захарова, 2004, 2008). В связи с тем что самцы начинают и заканчивают вылет раньше самок, каждая из фаз лёта одного пола смещена по временной шкале на 5—10 дней относительно другого. Соотношение различных фаз лёта, их сроки и объем сделанных выборок представлены на рис. 1.

Камеральная обработка материала включала в себя определение пола особи и измерения длины крыла (переднего — LF и заднего — LH). Длину переднего крыла измеряли от основания жилки Sc до вершины крыла, а длину заднего крыла — от основания жилки Rs до вершины жилки Cu_1 .

Согласно Шванвичу (Schwanwitsch, 1935), у гипотетической формы *Protoerebia*, которая представляет собой реализацию нимфалоидного прототипа крылового рисунка в роде *Erebia*, максимальное число глазчатых пятен на переднем крыле составляет 6, а на заднем крыле — 7 (рис. 2, А). По нашим данным, на переднем крыле *E. ligea* максимально возможно наличие 5 глазчатых пятен, которые расположены в ячейках R_5-M_1 , M_1-M_2 , M_2-M_3 , M_3-Cu_1 , Cu_1-Cu_2 . Эти пятна обозначены нами $P1$, $P2$, $P3$, $P4$, $P5$ соответственно. На заднем крыле также возможно наличие не более чем пяти пятен в ячейках $Rs-M_1$, M_1-M_2 , M_2-M_3 , M_3-Cu_1 и Cu_1-Cu_2 , обозначенных как $G1$, $G2$, $G3$, $G4$ и $G5$ (Захарова, 2008).

Измерения длины крыла и диаметров глазчатых пятен крылового рисунка (вдоль средней линии ячейки крыла, в которой расположено пятно) выполняли на бинокулярном микроскопе МБС-10 с использованием окулярного микрометра при увеличении 8×0.6 . Схема расположения пятен и соответствующих промеров приведена на рис. 2, Б. Все промеры были сделаны с испода левого крыла.

Статистический анализ результатов выполняли с использованием методов дискриминантного и трехфакторного дисперсионного анализа. Статистическую достоверность половых различий размеров особей проверяли с использованием t -критерия. Для описания структуры фенотипических корреляций рассчитывали коэффициенты корреляции Пирсона (r) и проиллюстрировали полученные результаты с помощью кластерного анализа. Вся статистическая обработка материала была проведена в пакете программ Statistica 5.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ

ПРОТАНДРИЯ И РАЗМЕРНЫЙ ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

Лёт чернушки *E. ligea* в Сысертском р-не Свердловской обл. длится с начала июля до начала августа в нечетные годы. Первыми вылетают имаго самцов, через 5—7 дней появляются первые самки, т. е. мы наблюдаем картину типичной протандрии, характерную для многих видов сем. Satyridae. Численность самцов превосходит численность самок приблизительно в 1.2—1.3 раза. Подобная половая структура и динамика соотношения полов характерны также для бархатниц родов *Lopinga*, *Aphantopus*, *Coenonympha* и др. (Wiklund, Forsberg, 1991; Захарова, 2004, 2006).

Мы измеряли длину переднего и заднего крыльев, а также диаметры пятен крылового рисунка. Средние значения данных метрических признаков для выборок *E. ligea* с учетом фазы вылета имаго приведены в табл. 1. Как видно из полученных данных, существует размерный половой диморфизм. Крылья самцов длиннее, чем крылья самок, на 0.5—1 мм. Наблюдаемые различия достоверны по t -критерию при высоком уровне значимости (2005 г.: $t = 2.69$, $df = 275$, $p < 0.01$; 2007 г.: $t = 9.92$, $df = 494$, $p < 0.0001$).

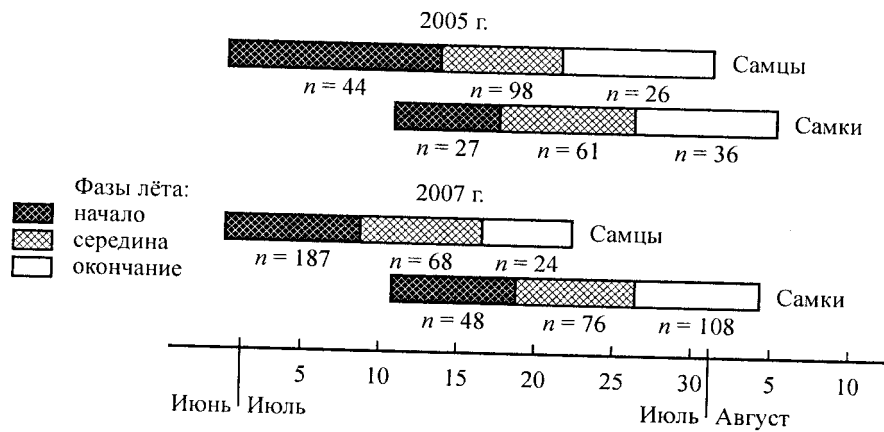


Рис. 1. Сроки, соотношение фаз лёта и объем выборок (n) *Erebia ligea* (L.) в Свердловской обл. (2005 и 2007 гг.).

В пределах ареала разными авторами обнаружены половые различия в длине переднего крыла *E. ligea*. Например, на Дальнем Востоке России длина переднего крыла у самцов варьирует от 20 до 28 мм, у самок — от 22 до 29 мм (Определитель насекомых, 2005). В литературе имеются сведения, касающиеся размерной изменчивости *E. ligea* на европейском Северо-Востоке России. По данным Татарина и Кулаковой (1999), в окрестностях городов Сыктывкар и Ухта в верхнем течении р. Щугор самки крупнее самцов, в то время как на Приполярном Урале (среднее течение р. Малый Паток) и на хр. Яны-Пупу-Ньер самцы крупнее самок. Длина крыла самцов *E. ligea* из Швеции равна 22.3 ± 0.1 мм, а самок — 22.5 ± 0.2 мм, в среднем для континентальной Европы в литературе приводятся соответствующие величины 24.1 ± 0.2 мм и 24.5 ± 0.3 мм (Nylin, Svärd, 1991; Wiklund, Forsberg, 1991).

Несмотря на то что в наших условиях самки в среднем мельче самцов, они обладают более крупными пятнами крылового рисунка (табл. 1). Ре-

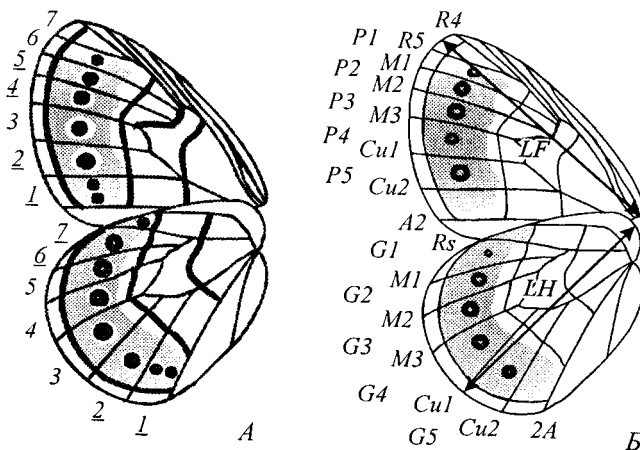


Рис. 2. Глазчатые пятна крылового рисунка в роде *Erebia* Dalman.

А — *Protoerebia*: гипотетическая форма, иллюстрирующая реализацию нимфаловидного прототипа крылового рисунка в роде *Erebia*. Подчеркнутая арабская цифра означает номер ячейки, в которой возможно расположение глазчатого пятна (по: Schwanwitsch, 1935); Б — максимально возможное число пятен на переднем (P1—P5) и заднем (G1—G5) крыльях *Erebia ligea* (L.). LF — длина переднего крыла; LH — длина заднего крыла.

Таблица 1

Средние значения длины крыла и диаметров глазчатых пятен (мм)
Erebia ligea L. в зависимости от времени вылета имаго

Вылет имаго	Число, экз.	LF	P2	P3	P4	P5
2005 г., самцы						
Ранний	44	25.93 ± 0.88	1.69 ± 0.37	1.66 ± 0.35	0.06 ± 0.21	1.00 ± 0.54
Типичный	98	25.75 ± 0.97	1.69 ± 0.39	1.69 ± 0.42	0.08 ± 0.22	1.03 ± 0.52
Поздний	26	25.56 ± 0.96	1.63 ± 0.37	1.69 ± 0.34	0.13 ± 0.30	1.01 ± 0.44
		25.75 ± 0.94	1.67 ± 0.38	1.68 ± 0.37	0.09 ± 0.24	1.02 ± 0.50
2005 г., самки						
Ранний	27	25.04 ± 1.60	2.00 ± 0.33	1.99 ± 0.36	0.24 ± 0.45	1.41 ± 0.41
Типичный	61	25.50 ± 1.01	1.96 ± 0.39	1.92 ± 0.33	0.26 ± 0.46	1.45 ± 0.43
Поздний	36	25.62 ± 0.84	1.98 ± 0.48	1.96 ± 0.45	0.29 ± 0.44	1.47 ± 0.52
		25.39 ± 1.15	1.98 ± 0.40	1.96 ± 0.38	0.27 ± 0.45	1.44 ± 0.45
2007 г., самцы						
Ранний	187	27.59 ± 0.93	1.89 ± 0.38	1.80 ± 0.42	0.11 ± 0.31	1.22 ± 0.50
Типичный	68	27.40 ± 0.91	1.85 ± 0.38	1.79 ± 0.30	0.07 ± 0.21	1.25 ± 0.46
Поздний	24	27.51 ± 0.83	1.78 ± 0.49	1.68 ± 0.43	0.02 ± 0.12	1.23 ± 0.36
		27.50 ± 0.89	1.84 ± 0.42	1.76 ± 0.39	0.07 ± 0.21	1.23 ± 0.44
2007 г., самки						
Ранний	48	26.97 ± 0.94	2.15 ± 0.33	2.18 ± 0.33	0.25 ± 0.39	1.64 ± 0.38
Типичный	76	26.71 ± 1.02	2.10 ± 0.32	2.05 ± 0.31	0.33 ± 0.47	1.53 ± 0.41
Поздний	108	26.56 ± 0.95	2.07 ± 0.38	2.01 ± 0.38	0.31 ± 0.47	1.48 ± 0.39
		26.75 ± 0.97	2.10 ± 0.34	2.08 ± 0.34	0.30 ± 0.45	1.55 ± 0.39

Таблица 1 (продолжение)

Вылет имаго	Число, экз.	LH	G1	G2	G3	G4	G5
2005 г., самцы							
Ранний	44	21.59 ± 0.93	—	0.27 ± 0.38	1.47 ± 0.46	1.04 ± 0.51	1.45 ± 0.38
Типичный	98	21.40 ± 0.86	—	0.30 ± 0.40	1.47 ± 0.45	1.10 ± 0.49	1.45 ± 0.46
Поздний	26	21.13 ± 0.95	—	0.18 ± 0.30	1.29 ± 0.57	1.00 ± 0.45	1.38 ± 0.41
		21.37 ± 0.91	—	0.25 ± 0.36	1.41 ± 0.49	1.04 ± 0.48	1.43 ± 0.42
2005 г., самки							
Ранний	27	21.13 ± 1.59	—	0.23 ± 0.34	1.54 ± 0.47	1.29 ± 0.44	1.53 ± 0.47
Типичный	61	21.31 ± 1.09	—	0.19 ± 0.32	1.50 ± 0.45	1.14 ± 0.54	1.54 ± 0.44
Поздний	36	21.76 ± 0.86	—	0.19 ± 0.42	1.55 ± 1.23	1.54 ± 1.69	1.55 ± 0.42
		21.40 ± 1.18	—	0.20 ± 0.36	1.53 ± 0.72	1.32 ± 0.89	1.54 ± 0.44
2007 г., самцы							
Ранний	187	22.40 ± 0.85	0.01 ± 0.11	0.23 ± 0.36	1.40 ± 0.47	1.05 ± 0.45	1.43 ± 0.42
Типичный	68	22.16 ± 0.87	0.01 ± 0.08	0.30 ± 0.44	1.48 ± 0.52	1.09 ± 0.38	1.51 ± 0.44
Поздний	24	22.62 ± 0.72	—	0.33 ± 0.43	1.45 ± 0.54	1.07 ± 0.51	1.39 ± 0.51
		22.39 ± 0.81	0.01 ± 0.06	0.29 ± 0.41	1.44 ± 0.51	1.07 ± 0.44	1.44 ± 0.46
2007 г., самки							
Ранний	48	22.35 ± 0.88	0.03 ± 0.12	0.31 ± 0.40	1.55 ± 0.52	1.19 ± 0.44	1.68 ± 0.36
Типичный	76	22.02 ± 1.01	0.06 ± 0.15	0.31 ± 0.38	1.43 ± 0.56	1.18 ± 0.47	1.55 ± 0.44
Поздний	108	22.02 ± 0.84	0.07 ± 0.17	0.39 ± 0.41	1.43 ± 0.48	1.13 ± 0.40	1.53 ± 0.37
		22.13 ± 0.91	0.06 ± 0.14	0.34 ± 0.40	1.47 ± 0.52	1.17 ± 0.44	1.58 ± 0.39

Обобщенные расстояния Махаланобиса между выборками *Erebia ligea* (L.) по комплексу метрических признаков (***) — $p < 0.0001$)

	Самцы, 2005 г.	Самки, 2005 г.	Самцы, 2007 г.	Самки, 2007 г.
Самцы, 2005 г.	—	2.053***	4.434***	2.712***
Самки, 2005 г.		—	7.627***	2.461***
Самцы, 2007 г.			—	2.238***
Самки, 2007 г.				—

зультаты оценки изменчивости длины крыльев и диаметров глазчатых пятен методом дискриминантного анализа (табл. 2) свидетельствуют о достоверности различий между выборками разных полов, сделанными в разные годы.

СТРУКТУРА ФЕНОТИПИЧЕСКИХ КОРРЕЛЯЦИЙ
МЕЖДУ МЕТРИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ *EREBIA LIGEA* L.

Начиная с 90-х годов прошлого столетия, в печати появилось большое количество работ, посвященных анализу генетической и фенотипической изменчивости элементов крылового рисунка чешуекрылых. Используя крыловой рисунок уже ставших классическими объектами видов *Bicyclus anupana* (Butler, 1879) и *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758) (Satyridae), а также *Junonia coenia* Hübner [1822] (Nymphalidae), авторы описали различные аспекты изменчивости размеров глазчатых пятен (Monteiro et al., 1994; Beldade et al., 2002), их формы (Monteiro et al., 1997a), расположения относительно других элементов рисунка и структуру корреляций между различными признаками крылового рисунка (Paulsen, Nijhout, 1993; Monteiro et al., 1997b; Beldade, Brakefield, 2003; Beldade et al., 2005; Breuker et al., 2007, и др.).

При анализе структуры фенотипических корреляций нимфалиды *Junonia coenia* Паулсен и Ничаут (Paulsen, Nijhout, 1993) не обнаружили значительной связи между элементами рисунка различных серий гомологов, в частности между парафокусными элементами и глазчатыми пятнами. Для гомологичных элементов рисунка, напротив, была отмечена высокая корреляция и по метрическим показателям расположения, и по размеру. Наиболее тесно связаны друг с другом пятна, расположенные на дорсальной и вентральной сторонах одной крыловой ячейки; пятна, расположенные в соседних ячейках крыла, а также пятна, расположенные в гомологичных ячейках переднего и заднего крыльев.

Мы проанализировали структуру корреляций длины крыльев и диаметров пятен отдельно для каждого пола, поскольку был обнаружен размерный половой диморфизм. Результаты вычисления коэффициентов корреляции для самцов и самок *E. ligea* представлены на рис. 3. У обоих полов наблюдается значительное сходство в общей структуре и порядке формирования кластеров. Как видно из дендрограмм, все метрические признаки образуют 2 обособленных кластера, первый из которых составляют значения длины переднего и заднего крыльев (LF и LH), а второй — значения диаметра пятен крылового рисунка. Структура второго кластера отражает степень корреляции между стабильными и дискретными в своем проявлении пятнами крылового рисунка. Наиболее тесно связаны пятна $P2$, $P3$, $P5$, $G3$, $G4$, $G5$, величина коэффициентов корреляции (r) между размерами кото-

рых варьирует от 0.55 до 0.85, причем именно эти пятна являются наиболее крупными и стабильными по степени проявления в крыловом рисунке (табл. 1). Размеры пятен *P4* и *G2* слабо коррелируют с остальными пятнами рисунка. Частота встречаемости данных пятен варьирует от 12.3 до 41.8 %. Пятно *G1* можно отнести к категории редких, оно встречается в основном у самок с частотой около 6 %, у самцов, как правило, отсутствует, поэтому его нет и на дендрограмме (рис. 3, А). Пятно *P1* — самое редкое, оно было обнаружено нами всего у одной самки в выборке 2007 г.; таким образом, частота его встречаемости составила десятую долю процента, и мы не рассчитывали значения *r* между его диаметром и диаметрами остальных пятен рисунка (Захарова, 2008).

Полученные нами результаты во многом согласуются с закономерностями, обнаруженными другими авторами (Paulsen, Nijhout, 1993; Breuker et al., 2007, и др.). Между длиной переднего и заднего крыльев существует тесная связь (значения *r* варьируют от 0.80 до 0.85), однако размеры глазчатых пятен крылового рисунка слабо зависят от размеров крыла, на котором они присутствуют. Наиболее тесно связаны пятна рисунка одного крыла, расположенные в соседних крыловых ячейках (например, пятна *P2* и *P3*; *G3* и *G4*). Значительные корреляции имеются между пятнами, расположенными в гомологичных ячейках переднего и заднего крыльев.

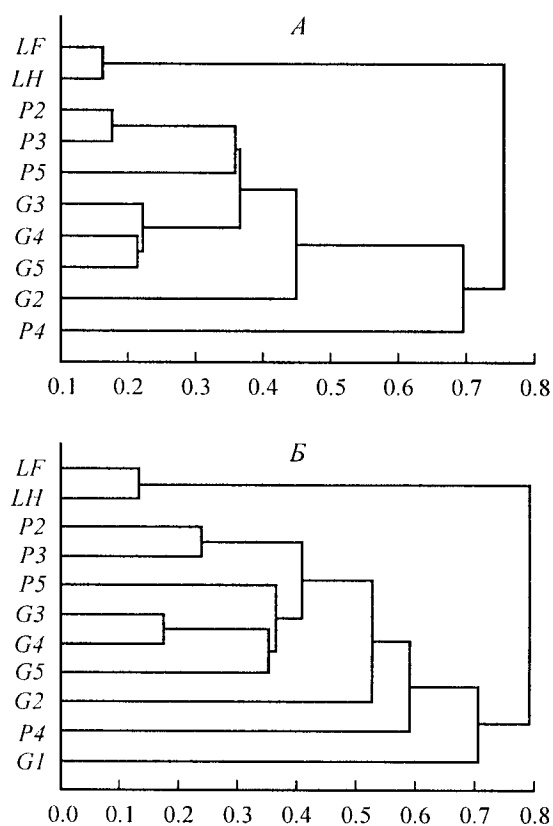


Рис. 3. Дендрограмма сходства длины крыльев и размеров глазчатых пятен *Erebia ligea* (L.). По оси абсцисс — значения коэффициентов корреляции $(1 - r)$.

Обозначения признаков, как на рис. 2, Б.
А — самцы, Б — самки.

Общий паттерн корреляций определяют стабильные пятна, всегда присутствующие на крыле. Размеры редких пятен (*P4*, *G1* и *G2*) варьируют практически независимо от размеров других пятен крылового рисунка.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФАЗЫ ВЫЛЕТА ИМАГО

Проведенный нами дискриминантный анализ длины крыльев и диаметров пятен крылового рисунка показал существование достоверных различий между полами и генерациями (табл. 2). Однако возникает вопрос об однородности по метрическим показателям чернушек одного пола, вылетающих в разное время в течение одной генерации. Для описания сезонной изменчивости мы применили метод дисперсионного анализа, поскольку он пригоден для решения задач, связанных с изучением изменчивости качественных признаков (Гриценко и др., 1998). В проводимом нами анализе независимыми являются факторы «пол» и «фаза вылета имаго». Помимо этих двух факторов, мы рассматриваем в качестве независимого фактора наличия одного из пятен крылового рисунка. Поскольку частота встречаемости разных пятен в крыловом рисунке не одинакова, мы рассматриваем пятна, обладающие дискретным характером проявления, в качестве фенотипов (пятна *P1*, *P4* и *P5* переднего крыла и *G1*, *G2*, *G3*, *G4* — заднего) (Захарова,

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа длины крыльев (*LF*, *LH*)
и диаметров пятен переднего крыла (*P2*, *P3*, *P5*)

Параметр	λ Уилкса	<i>F</i>	<i>df1</i>	<i>df2</i>	<i>p</i>
2005 г.					
Пол	0.876	9.16	4	258	0.000001
Фаза вылета имаго	0.979	0.69	8	516	0.696539
Наличие пятна <i>P4</i>	0.888	8.17	4	258	0.000003
Пол × фаза вылета имаго	0.937	2.14	8	516	0.030372
Пол × наличие пятна <i>P4</i>	0.996	0.24	4	258	0.914006
Фаза вылета × наличие <i>P4</i>	0.976	0.78	8	516	0.620114
Пол × фаза вылета × наличие <i>P4</i>	0.979	0.70	8	516	0.691493
2007 г.					
Пол	0.895	9.95	5	423	0.000001
Фаза вылета имаго	0.954	2.00	10	846	0.030500
Наличие пятна <i>P4</i>	0.961	3.41	5	423	0.004939
Пол × фаза вылета имаго	0.991	0.38	10	846	0.954904
Пол × наличие пятна <i>P4</i>	0.985	1.32	5	423	0.253712
Фаза вылета × наличие <i>P4</i>	0.954	2.00	10	846	0.030671
Пол × фаза вылета × наличие <i>P4</i>	0.963	1.62	10	846	0.095015
2005 и 2007 гг.					
Пол	0.884	17.52	5	669	0.000000
Фаза вылета имаго	0.969	2.16	10	1338	0.018129
Наличие пятна <i>P4</i>	0.900	14.90	5	669	0.000000
Пол × фаза вылета имаго	0.965	2.41	10	1338	0.007814
Пол × наличие пятна <i>P4</i>	0.996	0.58	5	669	0.714330
Фаза вылета × наличие <i>P4</i>	0.985	1.02	10	1338	0.424614
Пол × фаза вылета × наличие <i>P4</i>	0.986	0.91	10	1338	0.520522

2008). Как показал анализ структуры фенотипических корреляций, диаметры пятен *P4*, *G1* и *G2* слабо коррелируют с диаметрами других пятен крылового рисунка. При дисперсионном анализе в качестве третьего независимого фактора мы принимали наличие пятна *P4* для оценки сезонной изменчивости признаков переднего крыла и наличие пятна *G2* для оценки сезонной изменчивости признаков заднего крыла.

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа приведены в табл. 3 и 4 и проиллюстрированы на рис. 4. При анализе всех выборок значимы влияние пола и наличие пятна на крыле (*P4* или *G2*). Мы делаем вывод о том, что пятно *P4* развивается на передних, а пятно *G2* на задних крыльях с крупными пятнами, достигшими определенного порогового размера. Иными словами, если размеры пятен *P2*, *P3*, *P5* или *G3*, *G4*, *G5* не достигают пороговой величины, то пятна *P4* и *G2* в крыловом рисунке отсутствуют. Полученные результаты позволяют рассматривать дискретные в своем проявлении пятна в качестве фенотипических состояний пороговых признаков, как это предлагается Васильевым (1988, 1996, 2005 и др.).

Фактор времени вылета имаго не всегда оказывает значимое влияние на анализируемые признаки, но обнаружены значимые взаимодействия с данным фактором (табл. 3, 4).

При изучении сезонной изменчивости длины крыла оказалось, что помимо половых различий (самцы крупнее самок) существуют достоверные

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа длины крыльев (*LF*, *LH*) и диаметров пятен переднего крыла (*G3*, *G4*, *G5*)

Параметр	λ Уилкса	<i>F</i>	<i>df1</i>	<i>df2</i>	<i>p</i>
2005 г.					
Пол	0.874	6.21	5	215	0.000021
Фаза вылета имаго	0.938	1.40	10	430	0.176540
Наличие пятна <i>G2</i>	0.785	11.75	5	215	0.000001
Пол × фаза вылета имаго	0.876	2.94	10	430	0.001392
Пол × наличие пятна <i>G2</i>	0.931	3.18	5	215	0.008662
Фаза вылета × наличие <i>G2</i>	0.889	2.62	10	430	0.004265
Пол × фаза вылета × наличие <i>G2</i>	0.917	1.91	10	430	0.041621
2007 г.					
Пол	0.823	16.36	5	381	0.000000
Фаза вылета имаго	0.962	1.48	10	762	0.140742
Наличие пятна <i>G2</i>	0.828	15.83	5	381	0.000000
Пол × фаза вылета имаго	0.961	1.54	10	762	0.121186
Пол × наличие пятна <i>G2</i>	0.995	0.39	5	381	0.852335
Фаза вылета × наличие <i>G2</i>	0.989	0.44	10	762	0.929023
Пол × фаза вылета × наличие <i>G2</i>	0.992	0.30	10	762	0.981279
2005 и 2007 гг.					
Пол	0.912	11.76	5	612	0.000000
Фаза вылета имаго	0.958	2.67	10	1224	0.003132
Наличие пятна <i>G2</i>	0.828	25.45	5	612	0.000000
Пол × фаза вылета имаго	0.970	1.87	10	1224	0.044960
Пол × наличие пятна <i>G2</i>	0.990	1.28	5	612	0.271130
Фаза вылета × наличие <i>G2</i>	0.983	1.03	10	1224	0.415699
Пол × фаза вылета × наличие <i>G2</i>	0.994	0.36	10	1224	0.964745

различия между особями одного пола, отловленными в разное время. В течение лета одной генерации первыми вылетают наиболее крупные самцы, затем средние по размеру и последними — самые мелкие. У самок наблюдается обратная тенденция: вначале вылетают наиболее мелкие самки, в конце лета — наиболее крупные, но эти различия не всегда достоверны (рис. 4, А). Для самцов обнаружено, что особи, у которых в крыловом рисунке отсутствует пятно *P4*, крупнее особей, у которых оно есть. У самок достоверных различий по длине крыла между особями с пятном *P4* и особями без него не обнаружено.

Несмотря на то, что в целом самки мельче самцов, пятна их крылового рисунка крупнее. Направление сезонной изменчивости диаметров пятен переднего крыла (табл. 3; рис. 4, Б) одинаково у обоих полов. В начале лета генерации вылетают имаго с более крупными пятнами, чем в конце. Например, вылетающие в начале сезона самцы, в рисунке которых есть пятно *P4*, имеют средний диаметр пятна *P5* 1.7 мм, а вылетающие последними имеют диаметр этого пятна 1.2 мм, т. е. разница составляет около 0.5 мм. Сезонные различия в размере пятна *P5* у самцов, не имеющих пятна *P4*, невелики и недостоверны (1.14 мм — у «ранних» и 1.11 мм — у «поздних»).

Характер сезонной изменчивости размеров пятен *G3*, *G4* и *G5* у особей без фена *G2* на крыле одинаков у обоих полов: пятна наиболее крупные у особей, вылетающих в середине летнего сезона, а наиболее мелкие — у особей, вылетающих в конце (рис. 4, В). При изучении выборок особей, имеющих в крыловом рисунке фен *G2*, оказалось, что у самцов пятна наиболее крупные у особей, вылетающих в середине летнего сезона, а наиболее мелкие — у особей, вылетающих в конце. Самки с пятном *G2* на крыле, вылетающие в начале лета, имеют мелкие пятна *G3* и *G4*, а вылетающие в конце — наиболее крупные. Диаметр пятна *G5* у самок варьирует аналогично этому параметру у самцов.

ОБСУЖДЕНИЕ

У кофейной чернушки *Erebia ligea* на Среднем Урале обнаружены половые и сезонные различия по длине крыльев и диаметрам глазчатых пятен на них. Согласно литературным данным и полученным нами результатам, в одних частях ареала самцы крупнее самок, а в других, наоборот, самки крупнее самцов. Таким образом, значение «индекса полового диморфизма», (отношение средней длины крыла самцов к средней длине крыла самок), который предлагается использовать в ряде работ (Wiklund, Forsberg, 1991; Nylin et al., 1993), у *E. ligea* подвержено географической изменчивости и варьирует от 0.99 (Швеция) до 1.02 (Средний Урал).

На большей части ареала вид является бициклическим (Иванов и др., 1987) и для него характерна протандрия. На юге Свердловской обл. чернушки появляются исключительно в нечетные годы и имаго самцов вылетают на 5—7 дней раньше самок. В течение лета генерации вылетающие в разное время особи неоднородны по размеру. Мы обнаружили разнонаправленность сезонной изменчивости размеров самцов и самок: в начале лета появляются наиболее крупные самцы и мелкие самки, затем средние по размеру, а в конце — самые мелкие самцы и крупные самки. Несмотря на то что аналогичная закономерность неоднократно описана в литературе, например для *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758) (Satyridae) и *Lycaena tityrus* (Poda, 1761) (Lycaenidae) (Fischer, Fiedler, 2001), адаптивное значение этого явления не получило еще однозначного объяснения. Предполагается, что особи разного пола по-разному реагируют на давление отбора, напри-

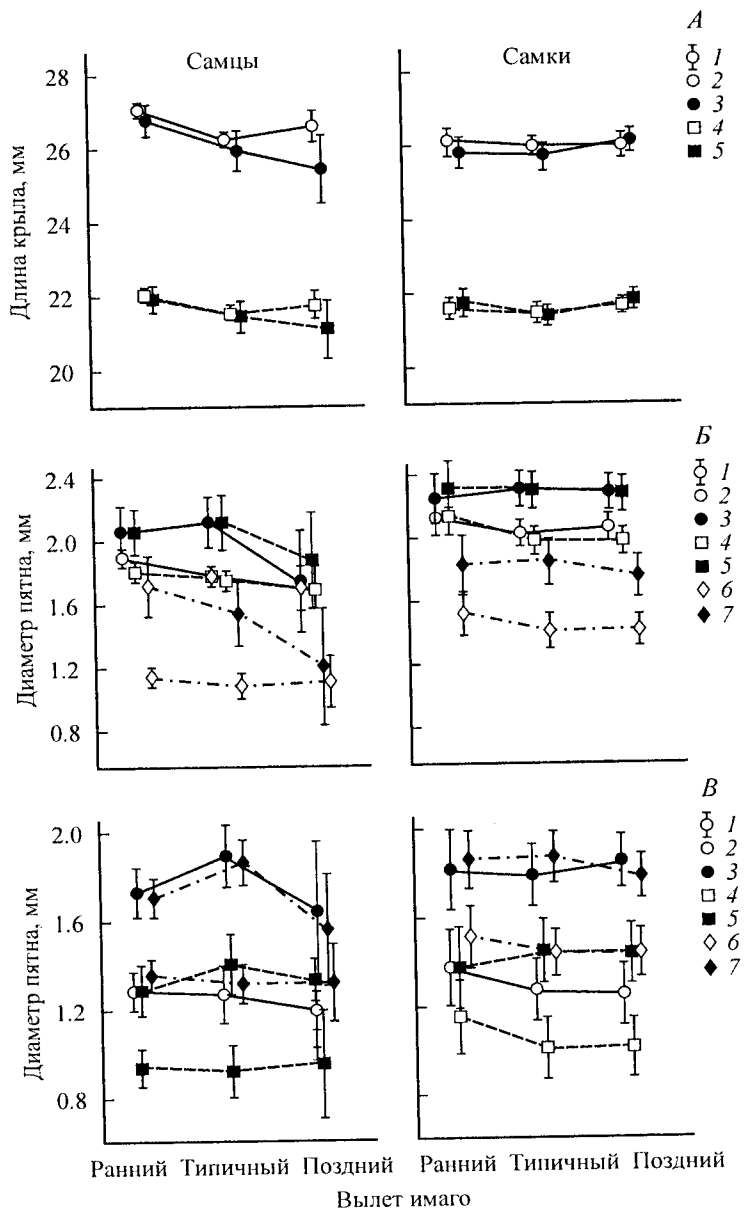


Рис. 4. Изменчивость длины крыла (А) и диаметров пятен переднего (В) и заднего (В) крыльев *Erebia ligea* (L.) в зависимости от пола, фазы вылета имаго и проявления в рисунке фенотипов P4 и G2. А: 1 — среднее ± стандартное отклонение, 2 — длина переднего крыла (отсутствует пятно P4), 3 — то же (присутствует пятно P4), 4 — длина заднего крыла (отсутствует пятно P4), 5 — то же (присутствует пятно P4). В: 1 — среднее ± стандартное отклонение, 2 — диаметр P2 (отсутствует пятно P4), 3 — то же (присутствует пятно P4), 4 — диаметр P3 (отсутствует пятно P4), 5 — то же (присутствует пятно P4), 6 — диаметр P5 (отсутствует пятно P4), 7 — то же (присутствует пятно P4). В: 1 — среднее ± стандартное отклонение, 2 — диаметр G3 (отсутствует пятно G2), 3 — то же (присутствует пятно G2), 4 — диаметр G4 (отсутствует пятно G2), 5 — то же (присутствует пятно G2), 6 — диаметр G5 (отсутствует пятно G2), 7 — то же (присутствует пятно G2).

мер на изменения температурного режима, при котором происходит развитие гусеницы.

Размеры глазчатых пятен крылового рисунка слабо коррелируют с размерами крыльев, на которых они расположены. Несмотря на то что самцы крупнее самок, последние имеют более крупные пятна крылового рисунка. Сезонная изменчивость диаметров пятен рисунка переднего крыла в значительной степени сходна у обоих полов: для *E. ligea* характерен ранний вылет особей с крупными пятнами и поздний — особей с мелкими пятнами.

При анализе сезонной изменчивости размеров пятен с учетом стабильности их проявления в рисунке при помощи метода дисперсионного анализа был проиллюстрирован пороговый характер проявления глазчатых пятен. Глазчатые пятна, рассматриваемые нами в качестве фенотипов, развиваются на крыле при условии, что остальные пятна рисунка достигнут определенной пороговой величины (Brakefield, van Noordwijk, 1985; Захарова, 2002; Васильев, 2005). Оказалось, что вектор сезонной изменчивости размеров глазчатых пятен направлен в противоположные стороны в зависимости от наличия у особей фена *G2* (пятно в ячейке M_1-M_2 заднего крыла). Пятна *G3*, *G4* и *G5* наиболее крупные у самок без фена *G2*, вылетающих в начале теплого сезона, а наиболее мелкие — у самок, вылетающих в конце. Самки с пятном *G2* на крыле, вылетающие в начале лета, имеют мелкие пятна *G3* и *G4*, а вылетающие в конце — наиболее крупные. Разнонаправленность сезонной изменчивости метрических признаков в выборках особей, несущих фены-маркеры (например, *P4* и *G2*) и лишенных этих фенотипов, может свидетельствовать об эпигенетических причинах наблюдаемого явления, т. е. о различных путях онтогенеза в ответ на влияние среды на популяционном уровне. Поскольку при анализе изменчивости глазчатых пятен мы имеем дело с дискретными в своем проявлении устойчивыми состояниями пороговых признаков, необходимо учитывать, что изменения размеров некоторых пятен взаимосвязаны с проявлением фенотипов в рисунке. По-видимому, пороговый характер изменчивости этих элементов крылового рисунка является причиной изменчивости соотношения фенотипических комбинаций глазчатых пятен у особей, вылетающих в разное время в течение лета генерации. Таким образом, при описании фенотипической изменчивости на популяционном уровне необходимо учитывать, что процентное соотношение «морф» или фенотипических комбинаций может варьировать в течение лета генерации, особенно у видов, для которых характерна протандрия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М., 1988. С. 158—169.
- Васильев А. Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1996. 47 с.
- Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.
- Гриценко В. В., Глотов Н. В., Орлинский Д. Б. Эколого-генетический анализ изменчивости центральных элементов рисунка переднеспинки у колорадского жука (*Lepidoptarisa decemlineata*) // Зоол. журн. 1998. Т. 77, вып. 3. С. 278—284.
- Даянов В. И. Состояние фауны булавоусых чешуекрылых (*Rhopalosera*) горных степей Башкирского государственного заповедника // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Аскания-Нова, 1984. Цит. по: Иванов и др., 1987.
- Захарова Е. Ю. Анализ закономерностей фенотипической изменчивости глазчатых пятен бархатниц (*Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae*). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2002. 23 с.

- Захарова Е. Ю. Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) // Евразиат. энтомол. журн. 2004. Т. 3, вып. 1. С. 59—65.
- Захарова Е. Ю. Половая структура и протандрия в популяциях некоторых моно- и бивольтинных видов бархатниц на Южном и Среднем Урале // Биоразнообразие степных сообществ. Матер. междунар. конф. Костанай, 2006. С. 74—78.
- Захарова Е. Ю. Сезонная изменчивость крылового рисунка *Erebia ligea* L. (Lepidoptera: Satyridae) на Среднем Урале // Современные проблемы эволюции. XII Любимцевские чтения, Т. 2: Секция экологии и биологии. Ульяновск, 2008. С. 30—38.
- Иванов А. И., Лухтанов В. А., Прасолов В. Н., Соколов Б. М. Периодичность лёта бабочек *Erebia ligea* L., *E. embla* Thunb. и *Oeneis jutta* Hbn. (Lepidoptera, Satyridae) в Ленинградской области // Вестник ЛГУ, сер. 3. 1987. Вып. 2 (№ 10). С. 8—12.
- Коршунов Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2002. 424с.
- Коршунов Ю. П., Горбунов П. Ю. Дневные бабочки азиатской части России: Справочник. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1995. 202 с.
- Ольшванг В. Н., Нуппонен К. Т., Лагунов А. В., Горбунов П. Ю. Чешуекрылые Ильменского заповедника. Екатеринбург: ИГЗ УрО РАН, 2004. 288 с.
- Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 5. Ручейники и чешуекрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука, 2005. 575 с.
- Татаринов А. Г., Кулакова О. И. К познанию изменчивости бархатницы *Erebia ligea* (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России // Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере: Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар, 1999. С. 190—191.
- Beldade P., Brakefield P. M. Concerted evolution and developmental integration in modular butterfly wing patterns // *Evol. Dev.* 2003. Vol. 5. P. 169—179.
- Beldade P., Brakefield P. M., Long A. D. Generating phenotypic variation: prospects from «evo-devo» research on *Bicyclus anynana* wing patterns // *Evol. Dev.* 2005. Vol. 7. P. 101—107.
- Brakefield P. M., van Noordwijk A. J. The genetics of spot pattern characters in the meadow brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae) // *Heredity*. 1985. Vol. 54. P. 275—284.
- Breuker C. J., Gibbs M., Van Dyck H., Brakefield P. M., Klingenberg C. P., Van Dongen S. Integration of wings and their eyespots in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria* // *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*. 2007. Vol. 308B. P. 454—463.
- Fischer K., Fiedler K. Sexual differences in life-history traits in the butterfly *Lycaena tityrus*: a comparison between direct and diapause development // *Ent. Exp. Appl.* 2001. Vol. 100. P. 325—330.
- Monteiro A. F., Brakefield P. M., French V. The evolutionary genetics and developmental basis of wing pattern variation in the butterfly *Bicyclus anynana* // *Evolution*. 1994. Vol. 48, N 4. P. 1147—1157.
- Monteiro A. F., Brakefield P. M., French V. The relationship between eyespot shape and wing shape in the butterfly *Bicyclus anynana*: A genetic and morphometrical approach // *J. Evol. Biol.* 1997a. Vol. 10. P. 787—802.
- Monteiro A. F., Brakefield P. M., French V. Butterfly eyespots: the genetics and development of the color rings // *Evolution*. 1997b. Vol. 51, N 4. P. 1207—1216.
- Morbey Y., Ydenberg R. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review // *Ecology Letters*. 2001. Vol. 4. P. 663—673.
- Nylin S., Svärd L. Latitudinal patterns in the size of European butterflies // *Holarct. Ecol.* 1991. Vol. 14. P. 192—202.
- Nylin S., Wiklund C., Wickman P., Garcia-Barros E. Absence of trade-offs between sexual size dimorphism and early male emergence in a butterfly // *Ecology*. 1993. Vol. 74, N 5. P. 1414—1427.
- Paulsen S. N., Nijhout H. F. Phenotypic correlation structure among elements of the color pattern in *Precis coenia* (Lepidoptera: Nymphalidae) // *Evolution*. 1993. Vol. 47, N 2. P. 593—618.
- Schwanwitsch B. N. Evolution of the wing-pattern in palaeartic Satyridae III. *Pararge* and five other genera // *Acta Zool.* 1935. P. 143—281.
- Wiklund C., Forsberg J. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae // *Oikos*. 1991. Vol. 60. P. 373—381.
- Wiklund C., Nylin S., Forsberg J. Sex-related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly, *Pieris napi* // *Oikos*. 1991. Vol. 60. P. 241—250.

SUMMARY

The flight period of *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758) in the Sysert District of Sverdlovsk Province lasts from early July until early August only in the odd-numbered years. The protandry is characteristic of this species, its males emerging 5—7 days before females.

Erebia ligea manifests sexual and seasonal variation of the wing length and diameter of the eyespots in the Middle Urals. According to the literature and newly obtained data, the relative male/female wing length varies within the species range. The vectors of the seasonal variation of the body size are opposite in the males and females: in early summer largest males and smallest females occur, then medium-sized individuals appear, while smallest males and largest females fly at the end of the warm period.

Although the males of *Erebia ligea* are larger than females, the latter have larger eyespots on the wings. Seasonal variation of the diameters of the eyespots on the fore wing is largely similar in the both sexes: individuals with larger spots appear earlier in the season than the individuals with small spots.

The eyespots treated as phenes in this study develop on the wings only if the rest spots of the wing pattern attain a threshold size. A threshold nature was shown for the $P4$ spot in the M_3-Cu_1 cell of the fore wing and the $G2$ spot in the cell M_1-M_2 of the hind wing. Individuals with and without phene $G2$ have opposite vectors of seasonal variation of the sizes of the rest spots of the hind wing pattern. It is apparently the threshold character of variation of these elements of the wing pattern that defines the variation of the proportion of phenetic combinations of the eyespots in the individuals emerging in different periods of the season. Describing phenetic variation at the population level, one should remember that the percentage of the «morphs» or phenetic combinations may vary during a season, especially in the protandric species.