

## Хроногеографический подход к анализу изменчивости бициклического вида *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) на Урале

Е. Ю. ЗАХАРОВА<sup>1</sup>, А. Г. ТАТАРИНОВ<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
E-mail: zakharova@i-pae.uran.ru

<sup>2</sup> Институт биологии Коми научного центра УрО РАН  
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

Статья поступила 15.05.15

Принята к печати 09.11.15

### АННОТАЦИЯ

Проанализирована фенотипическая изменчивость комплекса метрических признаков (длина переднего и заднего крыльев, диаметры пятен крылового рисунка) в популяциях трансевразийского вида *Erebia ligea* в различных ландшафтно-зональных и климатических условиях Уральского региона. Показано, что для *E. ligea* на территории Урала свойственна протандрия, бициклическость и вылет имаго в основном в нечетные годы. Географическая изменчивость размеров характеризуется клиной, заключающейся в постепенном увеличении размеров имаго в направлении с севера на юг. Хроногеографический подход позволил установить масштаб наблюдаемых различий: наиболее велики различия комплекса анализируемых признаков, обусловленные хроногеографической изменчивостью, затем – половой и географической и только в последнюю очередь – сезонной, т. е. временем вылета имаго в ходе лета генерации.

**Ключевые слова:** хроногеографический подход, изменчивость, Урал, климатические факторы, природные популяции, бициклический вид, *Erebia ligea*.

Глобальное изменение климата, связанное с потеплением является широко обсуждаемой проблемой в современном мире [Houghton, 2004]. Поскольку одним из существенных компонентов биосферы являются насекомые, их реакции на изменения климатических факторов представляют значительный интерес.

Насекомые как пойкилотермные животные реагируют на изменение температуры

по-разному в зависимости от видовых, физиологических и экологических особенностей, сезонного цикла, трофических связей и т. д. В обзоре, представленном Д. Л. Мусолиным и А. Х. Саулич [2012a], выделено шесть категорий реакций насекомых на изменение климата – это изменения: 1) ареалов; 2) численности; 3) фенологии; 4) вольгинизма; 5) морфологии: физиологии, поведения и 6) изменения во взаимоотношениях с другими ви-

дами в структуре сообществ. Нельзя не согласиться с авторами, что смещения ареалов насекомых и изменения их фенологии зарегистрировать проще, чем другие реакции [Yamamura, Kiritani, 1998; Takeda et al., 2010; Мусолин, Саулич, 2011, 2012б]. Расширение ареалов отдельных видов может привести к обогащению локальной фауны, особенно в высоких широтах. Фенологические реакции включают не только сдвиг развития в начале вегетационного сезона на более ранние сроки, но и смещение всей дальнейшей фенологии развивающихся генераций насекомых.

В то же время работы, посвященные анализу изменчивости морфологических признаков насекомых в связи с изменениями климата не столь многочисленны. Как правило, авторы анализируют различия между сезонными генерациями поливольтинных видов, например, полифенизм крылового рисунка чешуекрылых [Shapiro, 1976; Koch et al., 1996; Roskam, Brakefield, 1999; Ослина, 2015; и др.].

В качестве модельного в нашей работе выбран широко распространенный трансевразиатский вид дневных чешуекрылых – чернушка лигея *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Satyridae). Распространение этого вида на Урале ограничено 53° с. ш. на юге и 67° с. ш. на севере, поэтому очевидно, что природные популяции *E. ligea* обитают в различных ландшафтно-зональных (от лесотундровых до лесостепных) и, соответственно, климатических условиях.

В одном из местообитаний вида в условиях южной тайги мы осуществляли фенологические наблюдения и регулярные отловы в течение последовательного ряда лет, что позволяет проанализировать хронографическую изменчивость данной популяции по комплексу морфологических признаков. В качестве хронографической мы рассматриваем проявления изменчивости морфологических признаков в популяции, наблюдающиеся в разные годы (сезоны), характеризующие пределы модификационной изменчивости [Васильев, Васильева, 2009]. Оценка масштаба хронографической изменчивости, обусловленной влиянием случайных колебаний среды, например, климатических условий, таких как температура воздуха или количество осадков, позволяет провести сравнение наблю-

даемых различий во времени с размахом географической изменчивости в пространственном отношении. Этот хроногеографический подход к анализу внутри- и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков вслед за его авторами [Васильев и др., 2000; Васильев, 2005] мы используем при анализе фенотипической изменчивости *E. ligea*. Хорошо известно, что вылет имаго дневных чешуекрылых даже моновольтинных видов растянут во времени, и его длительность может меняться в зависимости от географических и погодных условий. Вылетающие в разное время (начало, середина, окончание лета) имаго могут морфологически различаться, что обусловлено разной скоростью их роста [Захарова, 2004]. Поэтому наряду с межгодовыми важно оценить вклад “сезонных” различий в общую картину изменчивости вида.

Характер лета (год, относительное обилие, сроки появления особей) и другие особенности жизненного цикла *E. ligea* в некоторых частях ареала изучены достаточно полно. Известно, что для *E. ligea*, как и для ряда других видов рода *Erebia*, характерна строгая бицикличность, т. е. двухгодичный жизненный цикл [Иванов и др., 1987; Wipking, Mengelkoch, 1994]. Согласно данным литературы, в ходе развития бабочки переживают две диапаузы (первую на стадии сформировавшейся гусеницы в яйце или только что отродившейся I возраста, вторую – на стадии гусеницы IV возраста). Наблюдения, проводимые в Швейцарских Альпах с 1918 г., показали, что вылет имаго *E. ligea* строго синхронизирован и приурочен к нечетным годам [Wipking, Mengelkoch, 1994]. Согласно нашим данным, на Среднем Урале бабочки вылетают также в нечетные годы. Однако существуют области, где бабочки появляются в четные годы или ежегодно [Иванов и др., 1987; Татаринев, Долгин, 1999, 2001]. Что касается фенологии, лет имаго *E. ligea* в разных частях ареала длится с конца июня до конца августа в одной генерации [Коршунов, Горбунов, 1995; Адаховский, 2005; Gorbunov, Kosterin, 2007; и др.]. Например, в Швейцарских Альпах сроки лета имаго не превышают трех недель, причем продолжительность жизни одной особи составляет 10–14 дней [Wipking, Mengelkoch,

1994], в Финляндии имаго *E. ligea* летают в среднем 32,7 дней [Komonen et al., 2004]. На Урале лёт имаго обычно начинается в первой декаде июля и длится около месяца – до конца первой декады августа.

Цель настоящей работы – изучение фенотипической изменчивости бициклического вида дневных чешуекрылых чернушки *Erebia ligea* на Урале в широтном градиенте.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили выборки *E. ligea* из разных природных зон Урала и Республики Коми. В табл. 1 приведены данные по объему выборок, координаты местности, средние даты начала безморозного периода и его длительность согласно данным Климатического атласа СССР [1960], а среднеголетние параметры температуры – по данным сайта <http://meteo.ru/climate/>.

На севере таежной зоны расположены две точки сбора материала. Наиболее северная – среднее течение р. Вангыр, возле горного массива Лапа-Пай (Приполярный Урал, национальный природный парк Югыд ва). Выборка *E. ligea* сделана А. Г. Татариновым с 11 по 13 июля 2011 г. на пойменных смешанно-крупнотравных лугах горно-лесного пояса. Вторая точка – окрестности пос. Сосьва Североуральского округа Свердловской обл. (Северный Урал). Здесь бабочек отлавливали на вырубках, гарях, вторичных лугах и пойме

р. Сосьва с 25 по 29 июля 2009 г. (коллектор П. А. Сибиряков).

В подзоне южной тайги таежной зоны *E. ligea* отлавливали в двух местообитаниях вида на Среднем Урале. Первое из них (Первоуральский р-н Свердловской обл., окрестности дер. Хомутовка) представлено злаково-разнотравными лугами, опушками темнохвойного и производных хвойно-лиственных лесов, просеками и окраиной деревни. Сбор материала проводили 8 и 9 июля 2007 г. (коллектор А. О. Шкурихин). Второе местообитание вида в окрестностях биостанции Уральского федерального университета (УрФУ) (окрестности дер. Фомино Сысертского р-на Свердловской обл.) является ключевым участком, на котором мы (Захарова Е. Ю. при участии сотрудников и студентов УрФУ) проводили долговременные фенологические и популяционные исследования *E. ligea*. Данная территория расположена в Сысертском округе подзоны предлесостепных сосново-березовых лесов, преобладающие растительные сообщества которого представлены южно-таежными и предлесостепными сосновыми травяно-кустарничковыми и травяными лесами, вторичными березовыми и сосново-березовыми травяными лесами [Куликов и др., 2013].

Наблюдения с 2001 (систематический сбор материала начат в 2003 г.) по 2015 г. показали, что массовый вылет имаго *E. ligea* осуществляется исключительно в нечетные годы. В четные годы сделаны единичные находки вида студентами УрГУ в окрестностях оз. Ка-

Т а б л и ц а 1

**Объем выборок *Erebia ligea*, координаты и некоторые климатические показатели местообитаний вида с территории Урала**

| Место           | Год       | Координаты |        | N, экз. |       | Среднегодовая температура воздуха, °С | Число дней в году со среднесуточной температурой выше 0 °С | Средняя дата начала безморозного периода |
|-----------------|-----------|------------|--------|---------|-------|---------------------------------------|--|--|
|                 |           | с. ш.      | в. д.  | самцы   | самки |                                       |  |  |
| Вангыр          | 2011      | 64°58'     | 59°10' | 33      | –     | –3,7                                  | 130–140  | 11–21 июня                               |
| Ухта            | 2006      | 63°33'     | 53°42' | 25      | 33    | –1,5                                  | 170–180  | 11–21 июня                               |
| Сосьва          | 2009      | 60°24'     | 59°59' | 18      | 9     | –0,5                                  | 160–170  | 11–21 июня                               |
| Хомутовка       | 2007      | 56°51'     | 59°49' | 15      | –     | 1                                     | 190–200  | 1–11 июня                                |
| Фомино          | 2003–2015 | 56°36'     | 61°03' | 1283    | 1161  | 1,5                                   | 190–200  | 1–11 июня                                |
| Леоновские горы | 2009      | 53°55'     | 59°01' | 17      | –     | 1                                     | 190–210  | 1 мая – 1 июня                           |

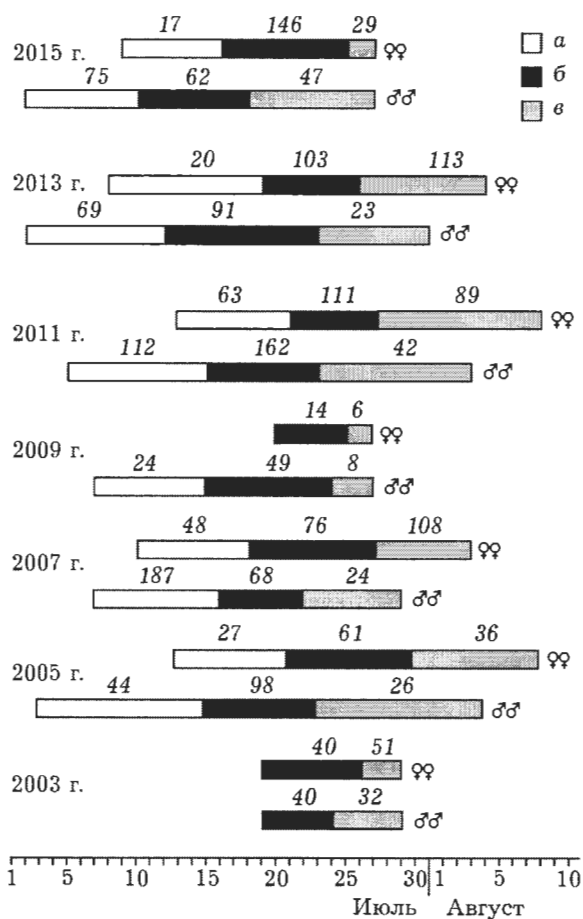


Рис. 1. Сроки и соотношение фаз вылета имаго *Erebina ligea* в окрестности дер. Фомино (Свердл. обл.). а – начало вылета имаго, б – массовый (типичный) вылет, в – окончание лета. Арабские цифры курсивом обозначают объем выборки (экз.) за соответствующий временной интервал

расье (56°32' с. ш., 61°04' в. д.) на расстоянии 10 км от дер. Фомино (2002 г.: 8 ♂♂, коллекторы М. Елькина, С. Зыков, Е. Изварин, В. Сапронов; 4 ♂♂, коллектор П. В. Рудоискатель; 2008 г.: 5 ♂♂, коллекторы К. Фадеев, П. Теплова; 4 ♂♂, 1 ♀, коллекторы П. В. Рудоискатель, А. Берляков, Т. Лукиных). Сроки, соотношение фаз вылета и объем выборок имаго *E. ligea* с 2003 по 2015 г. приведены на рис. 1. В 2003 и 2009 г. сроки сбора материала охватывали не весь период лета имаго, в связи с чем выборки за данные годы представлены неполно, что учитывалось при статистической обработке результатов. Хорошо заметно, что вылет имаго самцов опережает вылет имаго самок в среднем на неделю (от 3 до 10 дней), т. е. для вида характерна протандрия [Захарова, 2010].

С целью выяснения влияния фактора изменения погоды (колебания температуры воздуха) за период, предшествующий развитию имаго, на изменчивость морфологических признаков *E. ligea* рассчитаны среднемесячные значения температуры воздуха (°C) на основе данных из архива (<http://www.pogodaiklimat.ru/>). Среднемесячные значения температуры для метеостанции № 28440, расположенной в г. Екатеринбурге (56°49' с. ш., 60°37' в. д. 283 м над ур. м.), приведены в табл. 2.

Наиболее южная точка сбора материала – Леоновские горы (Верхнеуральский р-н Челябинской обл.). Согласно схеме ботанико-географического районирования Челябинской обл. [Куликов, 2005], рассматриваемая территория относится к району южной лесостепи Зауралья пенеблена подзоны южной лесостепи лесостепной зоны и расположена близ границы лесостепной и степной зон. *E. ligea* отлавливали под пологом деревьев в березовых колках с 24 по 27 июня 2009 г. (коллектор Е. Ю. Захарова). По-видимому, в данном местообитании вида на южной границе ареала вылет имаго начинается раньше, чем в северных регионах, и приходится на последнюю декаду июня.

Для сравнения с уральскими популяциями *E. ligea* использовалась выборка с северо-востока Русской равнины из окрестностей г. Ухты (подзона средней тайги). Как показано ранее, данный вид здесь многочислен в четные годы, в то время как в нечетные встречаются только единичные особи [Татаринов, Долгин, 1999, 2001]. Основными местообитаниями вида являются крупнотравные пойменные луга, травянистые окрайки сфагновых болот, опушки, просеки, растительные сообщества на начальных стадиях восстановительных сукцессий в хвойных и смешанных лесах (окна вывала деревьев, гари, вырубки и др.). Лет имаго начинается обычно в первой декаде июля и продолжается по убывающей до середины августа. Бабочек отлавливали с 12 по 15 июля 2006 г. (коллектор А. Г. Татаринов).

Камеральная обработка материала включала в себя измерения длины крыльев (переднего – LF и заднего – LH) и диаметров глазчатых пятен крылового рисунка (вдоль срединной линии ячейки крыла, в которой

Значения среднемесячных температур за периоды, предшествующие вылету имаго *E. ligea* в соответствующем году

| Вылет имаго 2003 г. |         | Вылет имаго 2005 г. |         | Вылет имаго 2007 г. |         | Вылет имаго 2009 г. |         | Вылет имаго 2011 г. |         | Вылет имаго 2013 г. |         | Вылет имаго 2015 г. |         |       |
|---------------------|---------|---------------------|---------|---------------------|---------|---------------------|---------|---------------------|---------|---------------------|---------|---------------------|---------|-------|
| месяц, год          | T, °C   | месяц, год          | T, °C   | месяц, год          | T, °C   | месяц, год          | T, °C   | месяц, год          | T, °C   | месяц, год          | T, °C   | месяц, год          | T, °C   |       |
| 1                   | 07.2001 | 17,8                | 07.2003 | 19,0                | 07.2005 | 19,1                | 07.2007 | 20,0                | 07.2009 | 17,0                | 7.2011  | 19,6                | 7.2013  | 19,7  |
| 2                   | 08.2001 | 15,2                | 08.2003 | 20,4                | 08.2005 | 16,6                | 08.2007 | 18,5                | 08.2009 | 15,8                | 8.2011  | 15,3                | 8.2013  | 17,6  |
| 3                   | 09.2001 | 10,6                | 09.2003 | 11,1                | 09.2005 | 11,1                | 09.2007 | 10,9                | 09.2009 | 12,6                | 9.2011  | 12,7                | 9.2013  | 11,1  |
| 4                   | 10.2001 | 0,4                 | 10.2003 | 4,8                 | 10.2005 | 5,7                 | 10.2007 | 5,2                 | 10.2009 | 4,6                 | 10.2011 | 5,5                 | 10.2013 | 2,1   |
| 5                   | 11.2001 | -4,7                | 11.2003 | -6,3                | 11.2005 | -1,5                | 11.2007 | -5,9                | 11.2009 | -3,9                | 11.2011 | -7,7                | 11.2013 | 1,8   |
| 6                   | 12.2001 | -12,3               | 12.2003 | -5,5                | 12.2005 | -8,5                | 12.2007 | -10,7               | 12.2009 | -15,2               | 12.2011 | -7,8                | 12.2013 | -8,6  |
| 7                   | 01.2002 | -9,1                | 01.2004 | -9,3                | 01.2006 | -20,6               | 01.2008 | -13,4               | 01.2010 | -20,6               | 1.2012  | -12,7               | 1.2014  | -13,5 |
| 8                   | 02.2002 | -4,5                | 02.2004 | -9,5                | 02.2006 | -12,3               | 02.2008 | -8,9                | 02.2010 | -15,7               | 2.2012  | -13,2               | 2.2014  | -14,8 |
| 9                   | 03.2002 | -1,1                | 03.2004 | -3,6                | 03.2006 | -3,3                | 03.2008 | -1,3                | 03.2010 | -4,5                | 3.2012  | -5,1                | 3.2014  | -1,3  |
| 10                  | 04.2002 | 2,9                 | 04.2004 | 0,0                 | 04.2006 | 2,6                 | 04.2008 | 5,3                 | 04.2010 | 6,9                 | 4.2012  | 8,8                 | 4.2014  | 2,7   |
| 11                  | 05.2002 | 9,1                 | 05.2004 | 15,0                | 05.2006 | 12                  | 05.2008 | 11,2                | 05.2010 | 14,4                | 5.2012  | 13,8                | 5.2014  | 14,6  |
| 12                  | 06.2002 | 13,9                | 06.2004 | 16,9                | 06.2006 | 19,2                | 06.2008 | 16,9                | 06.2010 | 18,5                | 6.2012  | 20                  | 6.2014  | 16,3  |
| 13                  | 07.2002 | 19                  | 07.2004 | 21,3                | 07.2006 | 16,2                | 07.2008 | 21,3                | 07.2010 | 20,7                | 7.2012  | 21,9                | 7.2014  | 14,4  |
| 14                  | 08.2002 | 12,9                | 08.2004 | 16,1                | 08.2006 | 15,3                | 08.2008 | 16,4                | 08.2010 | 19,2                | 8.2012  | 18,3                | 8.2014  | 17,2  |
| 15                  | 09.2002 | 11,0                | 09.2004 | 10,4                | 09.2006 | 11,8                | 09.2008 | 7,7                 | 09.2010 | 11,2                | 9.2012  | 10,9                | 9.2014  | 9,1   |
| 16                  | 10.2002 | 2,1                 | 10.2004 | 1,9                 | 10.2006 | 2,4                 | 10.2008 | 6,2                 | 10.2010 | 3,8                 | 10.2012 | 5,3                 | 10.2014 | -1,5  |
| 17                  | 11.2002 | -3,7                | 11.2004 | -3,1                | 11.2006 | -7,1                | 11.2008 | 1,1                 | 11.2010 | -3,1                | 11.2012 | -3,2                | 11.2014 | -5,7  |
| 18                  | 12.2002 | -18,6               | 12.2004 | -13,6               | 12.2006 | -5,7                | 12.2008 | -7,1                | 12.2010 | -14,2               | 12.2012 | -15,1               | 12.2014 | -8,5  |
| 19                  | 01.2003 | -10,7               | 01.2005 | -11,1               | 01.2007 | -5,2                | 01.2009 | -12,8               | 01.2011 | -15,8               | 1.2013  | -14,1               | 1.2015  | -11,7 |
| 20                  | 02.2003 | -13,5               | 02.2005 | -13,1               | 02.2007 | -15,6               | 02.2009 | -10,1               | 02.2011 | -15,7               | 2.2013  | -7,6                | 2.2015  | -6    |
| 21                  | 03.2003 | -3,9                | 03.2005 | -6,2                | 03.2007 | -1,9                | 03.2009 | -1,9                | 03.2011 | -5,8                | 3.2013  | -7,8                | 3.2015  | -2    |
| 22                  | 04.2003 | 4,8                 | 04.2005 | 4,6                 | 04.2007 | 5,4                 | 04.2009 | 2,2                 | 04.2011 | 5,0                 | 4.2013  | 5,2                 | 4.2015  | 4,8   |
| 23                  | 05.2003 | 12,6                | 05.2005 | 14,3                | 05.2007 | 11,5                | 05.2009 | 11,6                | 05.2011 | 12,5                | 5.2013  | 11,6                | 5.2015  | 13,3  |
| 24                  | 06.2003 | 14,7                | 06.2005 | 15,8                | 06.2007 | 13,9                | 06.2009 | 18,0                | 06.2011 | 16,7                | 6.2013  | 18,6                | 6.2015  | 19,7  |
| 25                  | 07.2003 | 19,0                | 07.2005 | 19,1                | 07.2007 | 20,0                | 07.2009 | 17,0                | 07.2011 | 19,6                | 7.2013  | 19,7                | 7.2015  | 15,4  |

оно расположено) на нижней стороне крыльев. Измерения выполняли на бинокулярном микроскопе МБС-10 с использованием окулярного микрометра при увеличении  $8 \times 0,6$ . Длину переднего крыла измеряли от основания жилки Sc до вершины крыла, а длину заднего крыла – от основания жилки Rs до вершины жилки Cu<sub>1</sub>. При анализе фенотипической изменчивости комплекса метрических признаков использованы промеры четырех пятен, расположенных в ячейках M<sub>1</sub>-M<sub>2</sub>, M<sub>2</sub>-M<sub>3</sub>, M<sub>3</sub>-Cu<sub>1</sub>, Cu<sub>1</sub>-Cu<sub>2</sub> переднего крыла, и четырех пятен, расположенных в тех же гомологичных ячейках заднего крыла. Все промеры были сделаны на левой и правой сторонах особи.

Анализ изменчивости комплекса метрических признаков и оценку влияния климатических факторов на анализируемые признаки проводили с использованием дискриминантного, дисперсионного и кластерного анализов в пакетах программ PAST 2.17 и Statistica 8.0 (StatSoft, Inc.).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализируемые выборки *Erebia ligea* должны быть отнесены к подвиду *E. l. kamensis* Krulikovsky, 1909, распространенному на Урале (кроме полярных районов) и в Сибири до Саян. Согласно Б. Уоррену [Warren, 1936], размах крыльев имаго этого подвида варьирует незначительно, в пределах 52–54 мм. Наши данные подтверждают литературные. Результаты измерений длины переднего и заднего крыльев приведены в табл. 3. Наименьшая длина крыла характерна для самцов с Вангыра (наиболее северной точки сбора материала), в то время как особи из более южных районов крупнее. Клиальная изменчивость размеров *E. ligea* в широтном градиенте Урала заключается в увеличении размеров имаго по направлению с севера на юг и проиллюстрирована на рис. 2, а. Результаты многомерного однофакторного дисперсионного анализа (MANOVA) свидетельствуют о наличии достоверного влияния факто-

Т а б л и ц а 3  
 Параметры изменчивости длины крыла и диаметров пятен крылового рисунка (мм)  
 в выборках *E. ligea* с территории Урала

| Выборка         | Год   | Пол        | Длина крыла |            | Сумма диаметров глазчатых пятен в крыловом рисунке |              |
|-----------------|-------|------------|-------------|------------|--|--------------|
|                 |       |            | переднее    | заднее     | переднее крыло                                     | заднее крыло |
| Вангыр          | 2011  | Самцы      | 25,0 ± 0,1  | 20,1 ± 0,1 | 4,6 ± 0,2  | 2,9 ± 0,2    |
| Ухта            | 2006  | Самцы      | 25,2 ± 0,2  | 20,8 ± 0,1 | 5,0 ± 0,2  | 3,1 ± 0,2    |
|                 | 2006  | Самки      | 25,5 ± 0,1  | 21,8 ± 0,1 | 5,8 ± 0,2  | 3,2 ± 0,2    |
| Сосьва          | 2009  | Самцы      | 25,8 ± 0,2  | 20,9 ± 0,2 | 4,8 ± 0,2  | 2,7 ± 0,3    |
|                 | 2009  | Самки      | 26,9 ± 0,3  | 22,2 ± 0,2 | 6,5 ± 0,3  | 4,1 ± 0,4    |
| Хомутовка       | 2007  | Самцы      | 26,7 ± 0,2  | 21,9 ± 0,2 | 4,5 ± 0,2  | 2,8 ± 0,3    |
| Фомино          | 2003  | Самцы      | 26,2 ± 0,1  | 21,3 ± 0,1 | 5,0 ± 0,1  | 3,8 ± 0,2    |
|                 | 2003  | Самки      | 25,7 ± 0,1  | 21,2 ± 0,1 | 6,1 ± 0,1  | 4,1 ± 0,1    |
|                 | 2005  | Самцы      | 25,7 ± 0,1  | 21,4 ± 0,1 | 4,4 ± 0,1  | 4,1 ± 0,1    |
|                 | 2005  | Самки      | 25,4 ± 0,1  | 21,3 ± 0,1 | 5,6 ± 0,1  | 4,3 ± 0,1    |
|                 | 2007  | Самцы      | 27,6 ± 0,1  | 22,5 ± 0,0 | 4,9 ± 0,1  | 4,1 ± 0,1    |
|                 | 2007  | Самки      | 26,7 ± 0,1  | 22,2 ± 0,1 | 6,0 ± 0,1  | 4,5 ± 0,1    |
|                 | 2009  | Самцы      | 26,1 ± 0,1  | 21,0 ± 0,1 | 4,5 ± 0,1  | 4,0 ± 0,1    |
|                 | 2009  | Самки      | 26,0 ± 0,2  | 21,5 ± 0,2 | 5,3 ± 0,2  | 4,7 ± 0,3    |
|                 | 2011  | Самцы      | 26,1 ± 0,0  | 21,2 ± 0,0 | 4,9 ± 0,1  | 4,6 ± 0,1    |
|                 | 2011  | Самки      | 25,4 ± 0,1  | 21,0 ± 0,0 | 6,1 ± 0,1  | 4,7 ± 0,1    |
|                 | 2013  | Самцы      | 27,2 ± 0,1  | 21,8 ± 0,1 | 4,9 ± 0,1  | 3,9 ± 0,1    |
|                 | 2013  | Самки      | 26,6 ± 0,1  | 21,8 ± 0,1 | 5,8 ± 0,1  | 4,5 ± 0,1    |
| 2015            | Самцы | 26,6 ± 0,1 | 21,5 ± 0,1  | 4,9 ± 0,1  | 4,2 ± 0,1  |              |
| 2015            | Самки | 26,2 ± 0,1 | 21,4 ± 0,1  | 5,9 ± 0,1  | 4,3 ± 0,1  |              |
| Леоновские горы | 2009  | Самцы      | 26,7 ± 0,2  | 21,9 ± 0,2 | 4,5 ± 0,2  | 2,6 ± 0,3    |

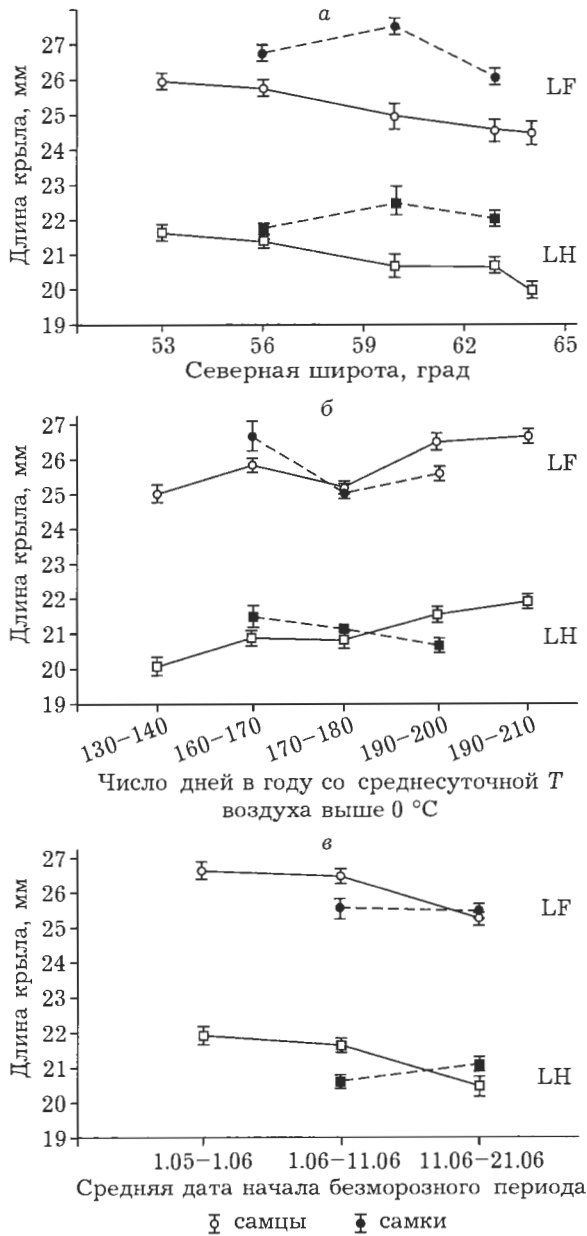


Рис. 2. Изменчивость длины переднего (LF) и заднего (LH) крыльев *E. ligea* (мм) в зависимости от ряда факторов: широты местности (а), числа дней в году со среднесуточной температурой воздуха выше 0 °С (б), начала безморозного периода (в). Приведены средние значения с учетом величин стандартных ошибок

ра “широта местности” на изменчивость длины крыла. Для выборок самцов  $\lambda$  Уилкса = 0,904,  $F(8, 3660) = 23,437$ ,  $p < 0,0001$ , для выборок самок  $\lambda$  Уилкса = 0,974,  $F(4, 2664) = 8,940$ ,  $p < 0,0001$ .

Как показано еще полвека назад А. С. Данилевским [1961], у видов насекомых, для которых характерна большая морозостойкость

диапаузирующих стадий, зимние температурные минимумы не препятствуют распространению к северу. Распространение таких трансевразийских видов определяется в основном суммой эффективных температур, необходимых для развития. У слабо морозостойких видов сумма летних температур ограничивает распространение к северу только в западных районах с мягкими зимами, а северо-восточная граница определяется зимними минимумами. Распространение *E. ligea* в Европе ограничено на севере 70° с. ш. [Nylén, Svärd, 1991], в то время как на территории азиатской части России вид не встречается севернее 63° с. ш., а также в северных и центральных районах Сибири с резко континентальным климатом [Gorbunov, Kosterin, 2007]. В связи с этим логично предположить наличие влияния климатических факторов, таких как начало безморозного периода и количество теплых дней в году (со среднесуточной температурой выше 0 °С) на изменчивость размеров *E. ligea*.

Существует четкая зависимость между размерами самцов данного вида бабочек и числом теплых дней в году (см. рис. 2, б). Влияние данного фактора на изменчивость длины переднего и заднего крыла достоверно ( $\lambda$  Уилкса = 0,819;  $F(8, 3660) = 23,199$ ;  $p < 0,0001$ ). Также на изменчивость анализируемых признаков значимо влияние фактора “средняя дата начала безморозного периода” ( $\lambda$  Уилкса = 0,920;  $F(4, 3664) = 39,208$ ;  $p < 0,0001$ ) (см. рис. 2, в). Наблюдаемую тенденцию можно охарактеризовать следующим образом: чем раньше начинается безморозный период и чем больше теплых дней в году, тем крупнее крылья самцов *E. ligea*. Очевидно, что чем раньше наступает безморозный период, тем длиннее вегетационный период в целом, позволяющий гусеницам кормиться в среднем дольше, чем в районах с более коротким летом [Blanckenhorn et al., 2006].

К сожалению, мы располагаем выборками самок только из трех изученных местобитаний (см. табл. 1), что не позволяет в полной мере оценить характер их изменчивости в зависимости от анализируемых климатических факторов. Направление изменчивости размеров самок не всегда совпадает с направлением изменчивости этих признаков у самцов (см. рис. 2). Имеющиеся в нашем рас-

положении данные свидетельствуют о том, что в пределах ареала вида индекс полового диморфизма, т. е. отношение размеров особей одного пола к другому, не является стабильным видовым показателем. Он может варьировать как в разных частях ареала, так и в зависимости от времени взятия выборки, т. е. фазы вылета имаго [Захарова, 2013]. Например, в окрестностях Ухты и Сосьвы самцы несколько мельче самок. Отношение длины переднего крыла самцов к этому же показателю у самок для Ухты составляет 0,99, для Сосьвы – 0,96. В окрестностях дер. Фомино самцы несколько крупнее самок, значение соответствующего индекса равно 1,02.

Следующий этап работы представлял собой анализ фенотипической изменчивости длины крыла и диаметров глазчатых пятен крылового рисунка *E. ligea*. Как показано ранее, глазчатые пятна бархатниц можно рассматривать в качестве фенотипических признаков, так как некоторые из них обладают дискретным характером проявления в крыловом рисунке [Захарова, 2010]. Мы проанализировали весь комплекс метрических признаков (длина переднего и заднего крыльев, диаметры четырех пятен на переднем крыле и четырех – на заднем) с помощью дискриминантного анализа. На первую дискриминантную каноническую функцию (ДКФ 1) приходится 46,0 % межгрупповой дисперсии, на ДКФ 2 – 24,3 %, на ДКФ 3 – 14,9 %. Для наглядности представления результатов методом невзвешенного среднего парного связывания групп (UPGMA) по матрице дистанций обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D^2$ ) выполнен кластерный анализ (рис. 3).

Как видно из полученной дендрограммы, выборки *E. ligea* сгруппировались в два крупных кластера. Рассмотрим первый кластер, который сформирован выборками из дер. Фомино за период 2003–2011 г. Анализ порядка связей свидетельствует о существовании четких половых различий в крыловом рисунке *E. ligea*. Внутри отдельных кластеров самок и самцов выборки объединились следующим образом: наиболее фенотипически сходны выборки 2011, 2003, 2005 и 2009 гг. Значительное своеобразие обнаружено для выборки 2007 г. Величина различий между выборками разных фаз лета генерации (ранней, типичной и поздней), как правило, не пре-

вышает величины различий между годами. Обнаружены незначительные исключения из этого правила.

Второй кластер на дендрограмме образуют выборки из дер. Фомино 2013 и 2015 гг. и из всех остальных изученных местообитаний. Наибольшим фенотипическим своеобразием отличаются имаго *E. ligea* из северных местообитаний вида (Сосьвы, Ухты и Вангыра). Выборки самцов из более южных территорий (Хомутовка и Леоновские горы) сходны между собой, и различия между ними не достоверны (значение расстояния Махаланобиса  $D^2 = 0,348$ ;  $F = 0,483$ ;  $df = 11,44$ ;  $p = 0,91$ ). При этом они довольно тесно связаны с выборками самцов из дер. Фомино 2013 и 2015 гг., хотя в данном случае наблюдаемые различия статистически значимы.

Полученный результат является весьма интересным и в некоторой степени неожиданным, поскольку демонстрирует возможность значительных межгодовых внутривидовых изменений фенотипа одной популяции, способных превышать величину различий между популяциями, географически достаточно удаленными друг от друга. Следует отметить, что имаго *E. ligea* 2007, 2013 и 2015 гг. характеризуются наибольшими размерами крыльев и в целом более крупными пятнами крылового рисунка (см. табл. 3). Возможно, обнаруженные отличия от остальных лет наблюдений обусловлены влиянием погодных условий. По значениям среднемесячных температур (см. табл. 2) методом кластерного анализа на основе евклидовых расстояний получена дендрограмма (рис. 4). Наиболее близкими по погодным условиям (среднемесячным температурам) оказались периоды преимагинального развития *E. ligea*, отловленных в 2005, 2013 и 2009 гг. Нетипичными по погодным условиям оказались периоды, предшествовавшие вылету имаго в июле 2007 и 2015 г., так как зимы 2006/2007 и 2014/2015 гг. были значительно теплее, чем все остальные сравниваемые зимние периоды. Так, средняя температура декабря 2006 г. составляла  $-5,7$  °С, а января 2007 г.  $-5,2$  °С, что в среднем на  $5-10$  °С выше, чем в остальные соответствующие месяцы десятилетия (2001–2010 гг.). При этом среднемесячная температура февраля 2007 г. находилась в пределах нормы ( $-15,6$  °С). Среднемесячные по-



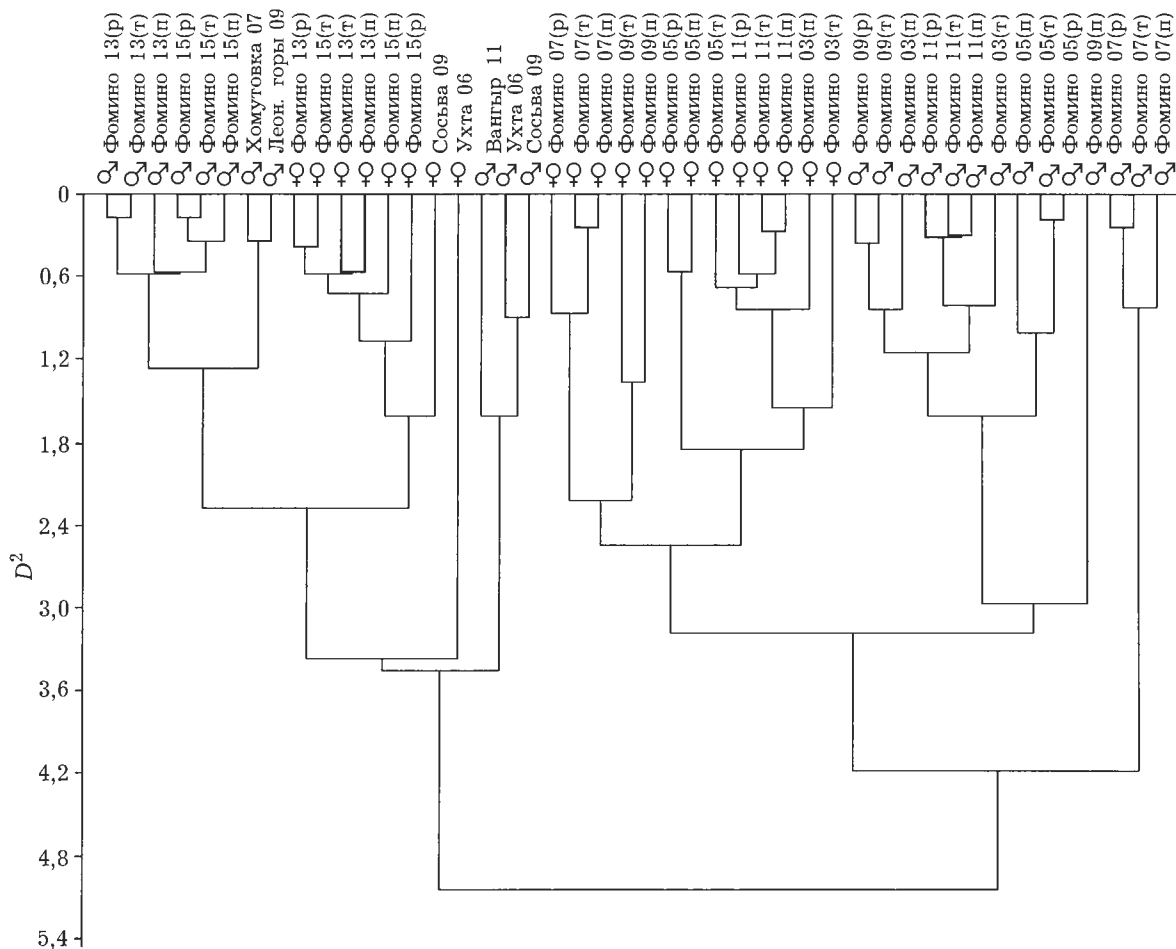


Рис. 3. Кластерный анализ обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D^2$ ) между выборками самцов и самок *E. ligea* с территории Урала. Арабские цифры обозначают год взятия выборки, буквы в скобках (р), (т), (п) – раннюю, типичную и позднюю фазу вылета имаго

казатели зимы 2014/2015 гг. также оказались выше нормы (см. табл. 2). Однако изменения фенооблика популяции *E. ligea* в 2013 г., так-

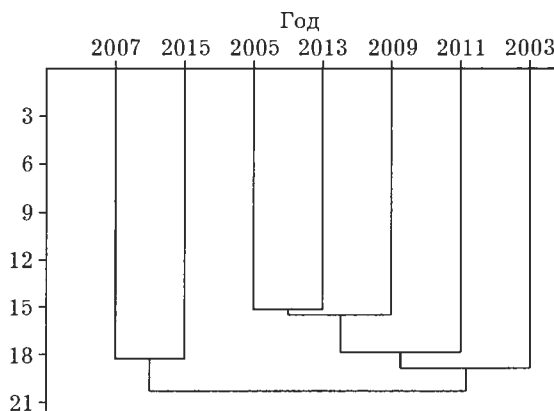


Рис. 4. Кластерный анализ среднемесячных температур за периоды, предшествующие вылету имаго *E. ligea* в соответствующем году

же характеризующегося увеличением размера крыльев и пятен рисунка, не могут быть объяснены особенностями погодных условий зимнего периода 2012/2013 гг., которые укладываются в среднееголетнюю норму. Вероятнее всего, наблюдаемая хронографическая изменчивость морфологических признаков обусловлена целым комплексом факторов среды, не только климатических, но и таких, как доступность кормовых растений, степень антропогенной нагрузки на сообщество и т. д., количественная оценка которых весьма субъективна и затруднительна.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для жизненного цикла чернушки лигеи *Erebia ligea* на территории Урала свойственна протандрия, бицикличность и вылет има-

го в основном в нечетные годы. За период с 2003 по 2015 г. не происходило заметного сдвига фенологии вылета имаго, что согласуется с данными литературы по другим видам чешуекрылых, изученным на Южном Урале [Гордиенко, Соколов, 2009].

Географическая изменчивость размеров (длина переднего и заднего крыльев) характеризуется клиной, заключающейся в постепенном увеличении размеров имаго в направлении с севера на юг, что в целом характерно для моновольтинных чешуекрылых [Nylin, Svärd, 1991; Blanckenhorn et al., 2006].

В литературе обсуждается адаптивное значение клинальной изменчивости размеров разных видов животных. По мнению Р. Стиллвелла [Stillwell, 2010], анализ удаленных друг от друга популяций недостаточен для оценки масштаба географической изменчивости, поскольку без проводимых параллельно генетических лабораторных экспериментов по скрещиванию невозможно оценить вклад генетической и средовой компонент. Мы полагаем, что использование хроногеографического подхода, предложенного А. Г. Васильевым с соавт. [2000], позволяет оценить степень межгодовых различий по сравнению с географическими. Проведенный анализ фенотипической изменчивости комплекса метрических признаков (длина крыла, диаметры пятен крылового рисунка) свидетельствует о том, что наибольший вклад в изменчивость этих признаков на данной части ареала могут вносить условия конкретного года взятия выборки, т. е. хроногеографические различия могут превышать географические. Половая компонента изменчивости оказывается велика и может быть сопоставима с географической, либо превышать ее. Наименьший вклад в общую картину фенотипической изменчивости *E. ligea* оказывает фаза вылета имаго в ходе лета генерации. Таким образом, хроногеографический подход позволил установить масштаб наблюдаемых различий: наиболее велики различия комплекса анализируемых признаков, обусловленные хроногеографической изменчивостью, затем – половой и географической и в последнюю очередь – сезонной, т. е. временем вылета имаго в ходе лета генерации.

Авторы выражают благодарность сотрудникам и студентам департамента “биологический факультет” Уральского федерального университе-

та П. В. Рудоискателю, А. В. Иванову, А. О. Шкурихину, Т. С. Ослиной, П. А. Сибирякову, К. И. Фадееву и др. за помощь в сборе массового энтомологического материала.

Работа выполнена при поддержке программы УрО РАН “Живая природа” № 12 (проект 15-12-4-25) и гранта НШ-2840.2014.4.

## ЛИТЕРАТУРА

- Адаховский Д. А. Фенологические особенности булавовых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии // Вестн. Удмурт. ун-та. 2005. № 10. С. 71–80.
- Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2000. 132 с.
- Васильев А. Г., Васильева И. А. Феногенетический мониторинг импактных популяций растений и животных в условиях антропогенного пресса // Науч. вед. БелГУ. 2009. № 3 (58). С. 5–12.
- Гордиенко Н. С., Соколов Л. В. Анализ долговременных изменений сроков сезонных явлений у растений и насекомых Ильменского заповедника в связи с климатическими факторами // Экология. 2009. № 2. С. 96–102.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1961. 243 с.
- Захарова Е. Ю. Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) // Евразият. энтомол. журн. 2004. Т. 3, № 1. С. 59–65.
- Захарова Е. Ю. Сезонная изменчивость длины крыла и глазчатых пятен в популяциях *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera, Satyridae) на Среднем Урале // Энтомол. обозр. 2010. Т. 89, № 2. С. 320–332.
- Захарова Е. Ю. Протандрия и сезонная изменчивость размеров чернушки *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) на Среднем Урале // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: мат-лы докл. II Всерос. конф. Сыктывкар. 2013. С. 81–83.
- Иванов А. И., Лухтанов В. А., Прасолов В. Н., Соколов Б. М. Периодичность лета бабочек *Erebia ligea* L., *E. embla* Thunb. и *Oeneis jutta* Hbn. (Lepidoptera, Satyridae) в Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1987. Вып. 2 (№ 10). С. 8–12.
- Климатический атлас СССР. М., 1960. Т. 1.
- Коршунов Ю. П., Горбунов П. Ю. Дневные бабочки азиатской части России: справочник. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1995. 202 с.
- Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
- Куликов П. В., Золотарева Н. В., Подгаевская Е. Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: Голицкий, 2013. 612 с.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Изменения естественных ареалов насекомых в условиях современного потеп-

- ления климата // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2011. Вып. 196. С. 246–254.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. X. Реакции начекомых на современное изменение климата: от физиологии и поведения до смещения ареалов // Энтомол. обозр. 2012а. Т. 91, № 1. С. 3–35.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. X. Вольтинизм насекомых в условиях современного изменения климата // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнической академии: Вып. 200. СПб.: СПб ГЛТУ, 2012б. С. 208–221.
- Ослина Т. С. Анализ закономерностей морфологической изменчивости крыльев белянок (Lepidoptera: Pieridae: Pierini) Уральского региона: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2015. 20 с.
- Татаринов А. Г., Долгин М. М. Булавоусые чешуекрылые. (Фауна европейского Северо-Востока России. Т. VII, ч. 1: Булавоусые чешуекрылые). СПб.: Наука, 1999. 183 с.
- Татаринов А. Г., Долгин М. М. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России. СПб.: Наука, 2001. 244 с.
- Blanckenhorn W. U., Stillwell R. C., Young K. A. et al. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? // Evolution. 2006. Vol. 60, N 10. P. 2004–2011.
- Gorbunov P., Kosterin O. The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature. Moscow: "Rodina & Fodio", 2007. Vol. II. 408 p.
- Houghton J. Global Warming. The Complete Briefing. 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2004. 382 p.
- Koch P. B., Brakefield P. M., Kesbeke F. Ecdysteroids control eyespot size and wing color pattern in the polyphenic butterfly *Bicyclus anynana* (Lepidoptera: Satyridae) // J. Insect Physiol. 1996. Vol. 42, N 3. P. 223–230.
- Komonen A., Grapputo A., Kaitala V., Kotiaho J., Pajunen J. The role of niche breadth, resource availability and range position on the life history of butterflies // Oikos. 2004. Vol. 105. P. 41–54.
- Nylin S., Svård L. Latitudinal patterns in the size of European butterflies // Holarct. Ecol. 1991. Vol. 14. P. 192–202.
- Roskam J. C., Brakefield P. M. Seasonal polyphenism in *Bicyclus* (Lepidoptera: Satyridae) butterflies: different climates need different cues // Biol. Journ. Linnean Soc. 1999. Vol. 66. P. 345–356.
- Shapiro A. M. Seasonal polyphenism // Evol. Biol. 1976. Vol. 9. P. 259–333.
- Stillwell R. C. Are latitudinal clines in body size adaptive? // Oikos. 2010. Vol. 119. P. 1387–1390.
- Takeda K., Musolin D., Fujisaki K. Dissecting insect responses to climate warming: overwintering and post-diapause performance in the southern green stink bug, *Nezara viridula*, under simulated climate-change conditions // Physiol. Entomol. 2010. Vol. 35. P. 343–353.
- Warren B. C. S. Monograph of the genus *Erebia*. British Museum (Natural History). L., 1936. 407 p.
- Wipking W., Mengelkoch C. Control of alternate-year flight activities in high-alpine *Ringlet butterflies* (*Erebia*, Satyridae) and *Burnet moths* (*Zygaena*, Zygaenidae) from temperate environments // Insect Life-cycle Polymorphism / ed. H. V. Danks. 1994. P. 313–347.
- Yamamura K., Kiritani K. A simple method to estimate the potential increase in the number of generations under global warming in temperate zone // Appl. Entomol. and Zool. 1998. Vol. 33, N 2. P. 289–298.

## Chrono-Geographic Approach to the Analysis of Variability of a Bicyclic Species *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) in the Urals

E. Yu. ZAKHAROVA<sup>1</sup>, A. G. TATARINOV<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS  
620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202  
E-mail: zakharova@ipae.uran.ru

<sup>2</sup> Institute of Biology of the Komi Science Centre, UB RAS  
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28

The phenotypic variation of the morphological traits complex (length of fore and hind wings and diameters of wing eyespot patterns) in the populations of a Trans-Eurasian species *Erebia ligea* in different landscape and climatic conditions of the Urals region was analyzed. It was shown that protandry, bicyclicity and imago emergence in odd-numbered years were characteristic of *E. ligea* in the Urals. Geographic variability of imago size was characterized by the cline with a gradual increase in the north-south direction. The chrono-geographical approach allowed us to establish the scale of the observed differences: chronographic variability had the biggest impact on morphological traits; then went sexual and geographical factors. The least effect on the morphological traits complex had the seasonal factor, i.e. the moment of imago emergence during the generation flight.

**Key words:** chrono-geographic approach, variability, the Urals, climatic factors, natural populations, bicyclic species, *Erebia ligea*.