

УДК 575.21:595.789-147.127.4(470.5+571.1/.5)

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕННИЦЫ
COENONYMPHA HERO (L.) (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE)
В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА**

© Е. Ю. Захарова

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

E-mail: zakharova@ipaе.uran.ru

Поступила 01.04.2015

Изучена изменчивость длины переднего и заднего крыльев, диаметров глазчатых пятен крылового рисунка в выборках двух подвидов *Coenonympha hero* (L.) из центральной части ареала. Обнаружена клинальная изменчивость уральских *C. h. hero*, заключающаяся в постепенном увеличении размеров крыльев и пятен рисунка в направлении с запада на восток. Северные периферийные популяции *C. h. hero* на Урале и *C. h. perseis* в Сибири характеризуются своеобразным крыловым рисунком с более мелкими глазчатыми пятнами, чем южные популяции данных подвидов. Такие климатические факторы, как среднегодовая температура воздуха, количество осадков, длительность безморозного периода и влажность, в большинстве случаев оказывают значимое влияние на изменчивость комплекса изученных морфологических признаков. Используя хроно-географический подход, показано, что иногда различия между выборками, сделанными в одном местообитании в разные годы, оказываются сопоставимыми или превышают географические (при рассмотрении изменчивости в пределах ареала одного подвида). Таким образом, на фенооблик популяции в целом оказывают влияние как климатические факторы, так и погодные условия в данной части ареала в конкретный сезон, что позволяет рассматривать популяции *C. hero* в качестве удобного объекта мониторинга влияния изменений природной среды на насекомых.

Ключевые слова: морфологическая изменчивость, размеры, крыловой рисунок, периферийные популяции, климатические факторы, подвиды, *Coenonympha hero*.

Coenonympha hero (Linnaeus, 1761) — широко распространенный евразиатский лесной вид, ареал которого охватывает умеренную Евразию на север до средней тайги, о. Сахалин, Южные Курильские острова и Японию (Davenport, 1941; Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2007). Предковая форма *C. hero*, вероятно, возникла в Западной Палеарктике, затем вид распространился далеко на восток (Kodandaramaih, Wahlberg, 2009).

В настоящее время на европейской части ареала численность вида сокращается, разрозненные популяции, находящиеся под угрозой исчезновения, часто являются объектами мониторинга и находятся под охраной. Вид в категории «увязанный» (Spec 3) занесен в Красную книгу европейских бабочек (Van Swaay, Warren, 1999). В некоторых странах Западной Европы, например Швейцарии, с 1980-х годов находки не регистрировали и вид считается исчезнувшим (Lutolf et al., 2006). К числу основных причин сокращения численности *C. hero* относят трансформацию естественных местообитаний в

агроценозы. Кроме того, немаловажным фактором в сокращении современного ареала оказывается постепенное потепление климата в Европе. Согласно результатам, полученным на основе моделирования размера потенциального ареала вида по совокупности нескольких климатических факторов, таких, как сумма активных температур, содержание воды в верхних слоях почвы, суммарная годовая температура, количество осадков и др., *C. hero* относится к категории ННР (very high climate change risk) (Settele et al., 2008).

На территории европейской части России *C. hero* внесен в региональные Красные книги Псковской, Ленинградской, Ярославской, Тверской, Московской, Ивановской, Нижегородской и Рязанской областей, а также республик Марий Эл, Татарстан и Чувашия. За исключением Ярославской обл., где *C. hero* отнесен к категории «вероятно, исчезнувший вид» (Красная книга Ярославской..., 2004), в остальных перечисленных регионах он имеет статус редкого вида (статус 3). В азиатской части России *C. hero* весьма обычен и не включен в списки охраняемых видов. Исключение составляют 2 региона: Челябинская обл., в которой данный вид находится в перечне объектов животного мира, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде (Красная книга Челябинской..., 2005, Приложение 2), и Красноярский край, где вид существует в виде локальных, но иногда достаточно крупных популяций на юге региона (Красная книга Красноярского..., 2011).

Естественно, что для вида, обитающего на столь обширной территории, характерна значительная географическая изменчивость, в результате которой разными авторами был описан ряд подвидов. Так, Д. Давенпорт (Davenport, 1941) различал 4 подвида: *C. h. hero* Linnaeus, 1761, *C. h. sabaeus* Fabricius, 1775, *C. h. perseis* Lederer, 1853 и *C. h. neoperseis* Fruhstorfer, 1908. Статус некоторых подвидов вызывает сомнения, например, *C. h. sabaeus* рассматривают в качестве широтной (инфраподвидовой) формы номинативного подвида (Львовский, Моргун, 2007), а *C. h. sabaeus* иногда синонимизируют с *C. h. pilwonis* Matsumura, 1925 (Коршунов, Горбунов, 1995).

В данной работе мы анализируем изменчивость комплекса морфологических признаков (длина крыла и размеры глазчатых пятен крылового рисунка) у двух подвидов *C. hero* из центральной части ареала. Для оценки вклада различных компонент изменчивости (половой, географической, хронографической) и степени влияния климатических факторов на фенооблик природных популяций мы используем хроно-географический подход. Под хронографической изменчивостью мы понимаем проявления изменчивости морфологических признаков в популяции в разные годы (сезоны), характеризующие пределы модификационной изменчивости (Васильев, Васильева, 2009).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили выборки *C. hero* с территории Урала и Сибири (рис. 1). Объем выборок, географические координаты точек сбора и некоторые климатические показатели местности по данным АгроБиоАтласа (АгроЭкологический..., 2008) приведены в табл. 1.

Первая (окр. с. Аракаево, пос. Бажуково) и вторая (окр. дер. Хомутовка, пос. Ильмовка) точки сбора материала, отстоящие одна от другой на 50 км, расположены в подзоне южной тайги Среднего Урала. *Coenonympha hero* отлавливали на разнотравных лугах, в поймах рек и ручьев, по обочинам лесных дорог. Наиболее северная точка сбора материала № 3 — окр. г. Карпинск — находится на Северном Урале в подзоне средней тайги таежной

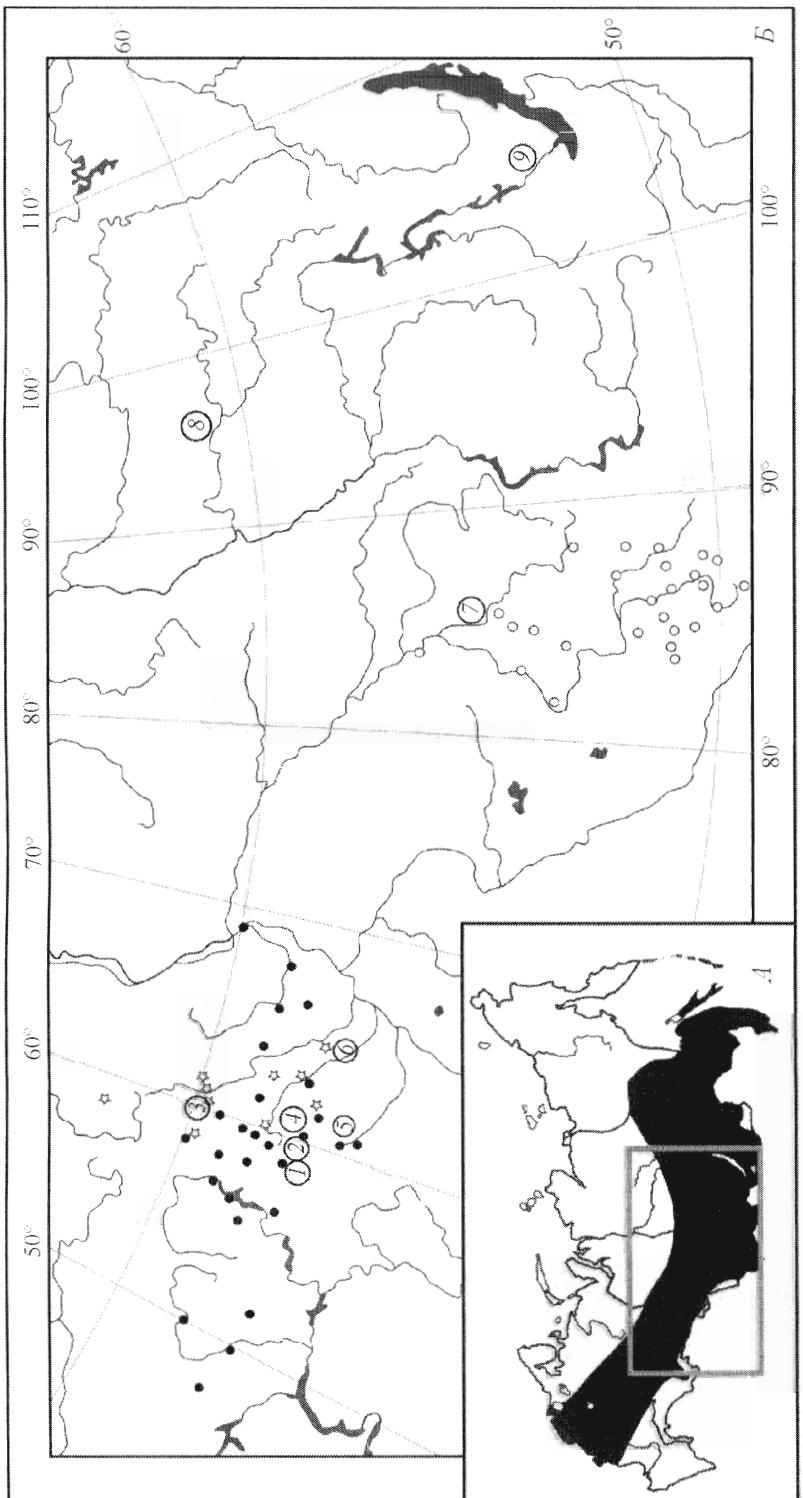


Рис. 1. Ареал *Coenoprympha hero* (L.) на территории России (по: Гогильев, 2001) (A) и распространение вида на территории Урала и Сибири (B), по данным разных авторов.

Звездочки — местонахождения *C. hero* на Урале (по: Татаринов, Горбунов, 2014); *черные кружки* — местонахождения *C. hero hero* (L.) на Урале (по: Lukhtanov, Lukhtanov, 1994); *светлые кружки* — местонахождения *C. hero perseis* Leclerq в Западной Сибири (по: Lukhtanov, Lukhtanov, 1994).

1—9 — точки сбора материала (табл. 1).

Таблица 1

Объем выборок *Coenonympha hero* (L.), координаты и некоторые климатические показатели местонахождений вида с территории Урала и Сибири

№	Пункт сбора материала	Географические координаты, с. ш., в. д.	Природная зона (подзона)	Среднегодовая температура, °C	Среднегодовое количество осадков, мм	Средняя длительность безморозного периода, дни	Гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК)	Год взятия выборки	Самцы, экз.	Самки, экз.	Коллектор
1	С. Аракаево, пос. Бажуково	56°44' 59°22'	Тайга (южная тайга)	0.25	518	102	1.79	2002	10	0	Е. Ю. Захарова
2	Дер. Хомутовка, пос. Ильмовка	56°49' 59°48'	То же	0.34	519	102	1.71	2003	18	8	То же
3	Г. Карпинск	59°46' 59°58'	Тайга (средняя тайга)	-0.68	480	81	1.68	2006	7	5	А. О. Шкурихин
4	Дер. Фомино	56°36' 61°03'	Тайга (предлесостепенные сосново-березовые леса)	0.98	473	102	1.46	2013	8	3	Т. С. Ослина
5	Пос. Метлино	55°47' 60°59'	Лесостепь (северная лесостепь)	1.08	427	102	1.37	2001	16	2	П. В. Рудоминский
6	Дер. Красный Бор	56°00' 64°34'	То же	0.93	379	105	1.07	2007	29	35	Е. Ю. Захарова
								2014	25	8	М. В. Чибиряк

Таблица 1 (продолжение)

№	Пункт сбора материала	Географические координаты, с. ш., в. д.	Природная зона (подзона)	Среднегодовая температура, °С	Среднегодовое количество осадков, мм	Средняя длительность безморозного периода, дни	Гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК)	Год взятия выборки	Самцы, экз.	Самки, экз.	Коллекция ЗИН
7	Дер. Вороново	55°59' 83°48'	Тайга (мелколиственные леса)	-0.58	442	103	1.34	2013	16	1	Т. К. Тунева
8	С. Байкит	61°40' 96°23'	Тайга (средняя тайга)	-8.33	473	72	1.86		9	0	
9	Г. Иркутск	52°27' 104°31'	Тайга (южная тайга)	-2.93	309	83	1.48		8	0	То же

зоны. Точка сбора материала № 4 — биостанция Уральского федерального университета в окрестностях дер. Фомино Свердловской обл., расположена в междуречье рек Исеть и Сысерть и относится к предлесостепным сосново-березовым лесам таежной зоны.

Две точки сбора материала (№ 5 и № 6) расположены в подзоне северной лесостепи лесостепной зоны на территории соответственно Челябинской и Курганской областей.

Выборка из окр. дер. Вороново Томской обл. (точка сбора № 7) была сделана на пойменном разнотравном лугу на берегу р. Обь. Данная территория должна быть отнесена к подзоне мелколиственных лесов (подтайге), основу растительного покрова которой составляют коренные мелколиственные (березовые и осиновые) леса, в плакорных условиях характеризующиеся хорошо развитым злаково-разнотравным покровом. Эти леса часто чередуются с суходольными лугами и заболоченными участками (Ильина и др., 1985). Все собранные материалы хранятся в Музее института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург).

Две выборки *C. hero* из Красноярского края (точка сбора № 8 — с. Байкит) и Иркутской обл. (точка сбора № 9 — г. Иркутск) были сделаны в период с 1892 по 1930 г. и хранятся в фондовых коллекциях Зоологического института РАН (ЗИН; Санкт-Петербург).

Камеральная обработка материала включала измерения длины крыльев (переднего — LF — и заднего — LH) и диаметров глазчатых пятен крылового рисунка на нижней стороне левого переднего и левого заднего крыльев. Длину переднего крыла измеряли от основания жилки *Sc* до вершины крыла, а длину заднего крыла — от основания жилки *Rs* до вершины жилки *Cu₁*. На переднем крыле *C. hero* максимально возможно 5 глазчатых пятен, которые расположены в ячейках *R₅-M₁*, *M₁-M₂*, *M₂-M₃*, *M₃-Cu₁*, *Cu₁-Cu₂*; они обозначены нами соответственно как P1—P5. На заднем крыле глазчатые пятна расположены в ячейках *Rs-M₁*, *M₁-M₂*, *M₂-M₃*, *M₃-Cu₁*, *Cu₁-Cu₂*, *Cu₂-2A* и обозначены нами G1—G6. Седьмое пятно G7, если присут-

ствует, расположено рядом с G6 в ячейке Cu₂-2A. Для выборок из точек сбора № 1—7 измерения выполняли на бинокулярном микроскопе МБС-10 с использованием окуляр-микрометра при увеличении 8 × 0.6 на сухом материале, предварительно отпрепарировав крылья. Бабочек из фоновой коллекции ЗИН фотографировали фотоаппаратом Nikon Coolpix 4500 с помощью насадки через МБС-10 при увеличении 8 × 0.6. По полученным электронным изображениям проводили измерения в программе ImageJ 1.48v (Rasband, 2014).

Анализ изменчивости комплекса метрических признаков (размеров глазчатых пятен и длины крыльев) проводили с использованием дискриминантного анализа в пакете программ Statistica 5.5. Для оценки иерархии отношений сходства между выборками использовали кластерный анализ по обобщенным расстояниям Махalanобиса (D^2) с построением дендрограммы методом невзвешенного парного связывания групп с использованием среднего арифметического — UPGMA в пакете программ Past 2.14 (Hammer et al., 2001). Метод однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) использовали при оценке влияния климатических факторов на изменчивость изучаемых признаков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно литературным данным, номинативный подвид *C. hero* распространен на Урале, в Зауралье и Западной Сибири на восток до Иртыша (рис. 1). В Сибири восточнее Оби распространен подвид *C. h. perseis* (Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Gorbunov, Kosterin, 2007). Выборки с Урала и из Зауралья (точки сбора материала № 1—6) мы относим к подвиду *C. h. hero*, сибирские выборки (точки сбора № 7—9) — к *C. h. perseis*. Результаты статистического анализа фенотипической изменчивости подтверждают наличие значительных различий между уральскими и сибирскими выборками, которые следует принять в качестве подвидовых. Дискриминантный анализ всего комплекса изучаемых признаков (длина переднего и заднего крыльев, диаметры пятен крылового рисунка) показал наличие достоверных различий между выборками *C. hero* из Уральского региона и Сибири: значение обобщенного расстояния Махalanобиса ($D^2 = 14.09$), статистическая значимость — величина T^2 Хотеллинга ($T^2 = 232.36$, $p < 0.01$).

В крыловом рисунке обоих подвидов *C. hero*, как и у других видов рода *Coenonympha* Hübner, некоторые глазчатые пятна обладают дискретным характером проявления, вследствие чего их общее количество на крыле может варьировать. У *C. hero* на переднем крыле возможно наличие в рисунке от 0 до 5 пятен. На заднем крыле возможны всего 2 варианта: 6 или 7 пятен, причем 7-е пятно (G7) располагается на крыле в ячейке Cu₂-2A. Различные варианты фенетических комбинаций *C. hero* из уральских популяций описаны нами ранее (Захарова и др., 2006).

Известно, что для *C. h. perseis* характерны более крупные и яркие глазчатые пятна на исподне крыльев, чем у имаго номинативного подвида (Davenport, 1941; Gorbunov, Kosterin, 2007). П. Ю. Горбунов и О. Э. Костерин отмечают наличие у *C. h. perseis* дополнительных мелких пятен в ячейках Rs-M₁, M₂-M₃ и M₃-Cu₁. Анализ выборок, имеющихся в нашем распоряжении, показал, что данные пятна, которые мы обозначаем как P1, P3 и P4, могут присутствовать также на крыльях *C. h. hero*, но реже, чем у *C. h. perseis*. Частота встречаемости фенов в крыловом рисунке двух подвидов *C. hero* представлена на рис. 2. Пятно P2 в ячейке M₁-M₂ переднего крыла присутствует у 100 % самок *C. h. hero*, но может отсутствовать в крыловом рисунке самцов. В целом для самок характерна большая стабильность в проявлении пя-

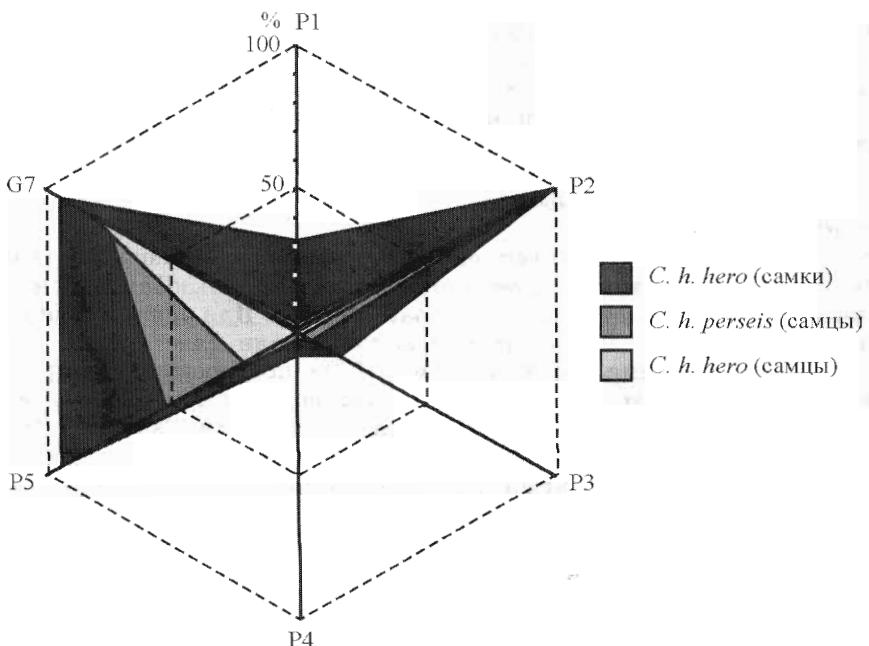


Рис. 2. Частоты встречаемости (%) глазчатых пятен в крыловом рисунке имаго двух подвидов *Coenopomyrpha hero* (L.).

P1—P5 — пятна рисунка переднего крыла, G7 — пятно на заднем крыле.

тен, чем у самцов. В свою очередь самцы *C. h. perseis* характеризуются большей стабильностью пятен крылового рисунка, чем самцы номинативного подвида. Например, фен Р5 встречается у 51.5 % самцов *C. h. perseis* и только у 21.1 % *C. h. hero* (рис. 2).

Мы проанализировали географическую изменчивость длины крыла и размеров глазчатых пятен крылового рисунка, используя выборки самцов из всех 9 точек сбора. Для оценки географической изменчивости пятен мы рассматривали их изменчивость не по отдельности для каждого пятна, а суммировав значения всех диаметров пятен на крыле и получив количественный параметр интегральной оценки «пятнистости» — суммарный диаметр глазчатых пятен на крыле. Фактор «долгота местности» оказался значимым для всех анализируемых признаков при использовании дисперсионного анализа (ANOVA): для признака «длина переднего крыла» $F(8, 310) = 19.69, p < 0.001$; для признака «длина заднего крыла» $F(8, 304) = 15.78, p < 0.001$; для признака «суммарный диаметр пятен переднего крыла» $F(8, 308) = 2.77, p < 0.01$ и для признака «суммарный диаметр пятен заднего крыла» $F(8, 289) = 3.44, p < 0.001$.

Для популяций *C. h. hero* с Урала и из Зауралья характерна клинальная изменчивость, которая проявляется в увеличении размеров имаго и глазчатых пятен в направлении с запада на восток (рис. 3). Средняя длина переднего крыла самцов из Уральского региона составляет 17.7 ± 0.1 мм и превышает значение этого параметра у имаго данного подвида с территории Швеции (15.7 ± 0.1 мм) и из других районов Западной Европы (16.0 ± 0.2 мм) (Nylin, Svard, 1991). Как правило, более крупные имаго имеют более крупные пятна крылового рисунка. Исключение составляет самая северная выборка из окр. г. Карпинск, где при среднем значении длины переднего крыла 17.9 ± 0.3 мм имаго имеют относительно мелкие пятна; значение суммарного диаметра пятен переднего крыла составило 0.5 ± 0.2 мм, заднего —

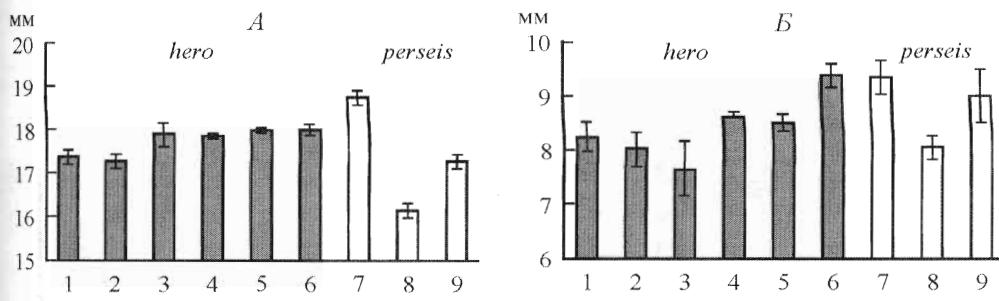


Рис. 3. Географическая изменчивость длины переднего крыла (A) и суммарного диаметра глазчатых пятен заднего крыла (Б) самцов *Coenonympha hero* (L.).

1—9 — номера выборок (табл. 1).

7.6 ± 0.5 мм. Из трех имеющихся в нашем распоряжении выборок самцов *C. h. perseis* самыми мелкими оказались имаго из самого северного местонахождения (окр. с. Байкит), для которых также характерны наиболее мелкие пятна крылового рисунка.

Для оценки влияния особенностей климата на изменчивость морфологических признаков мы применяли многомерный однофакторный дисперсионный анализ (MANOVA), в котором в качестве независимого фактора использовали тот или иной климатический показатель по данным, приведенным в табл. 1. Из-за отсутствия выборок самок в большинстве пунктов сбора материала они были исключены из анализа. Мы проанализировали влияние 4 климатических показателей на изменчивость следующих метрических признаков самцов *C. hero*: длина переднего и заднего крыльев, суммарный диаметр пятен переднего крыла и суммарный диаметр пятен заднего крыла. Влияние климатических факторов на изменчивость морфологических признаков *C. h. perseis* достоверно, в то время как влияние на изменчивость номинативного подвида среднегодовой температуры воздуха и длительности безморозного периода в пределах Уральского региона оказалось статистически незначимым (табл. 2).

Известно, что не столько сами по себе среднегодовые температура и суммарное количество осадков играют роль в распространении насекомых на какой-либо территории, сколько такие важные характеристики среды, как содержание воды в верхних горизонтах почвы и суммы эффективных темпе-

Таблица 2

Результаты многомерного однофакторного дисперсионного анализа длины крыльев и суммарных диаметров глазчатых пятен в крыловом рисунке самцов *Coenonympha hero* (L.)

Климатический показатель	Подвид	λ Уилкса	F	df 1	df 2	p
Среднегодовая температура воздуха	<i>C. hero hero</i>	0.972	1.82	4	251	0.125
	<i>C. hero perseis</i>	0.191	8.38	8	52	<0.0001
Среднегодовое количество осадков	<i>C. hero hero</i>	0.809	4.57	12	659	<0.0001
	<i>C. hero perseis</i>	0.191	8.38	8	52	<0.0001
Средняя длительность безморозного периода	<i>C. hero hero</i>	0.972	1.82	4	251	0.125
	<i>C. hero perseis</i>	0.191	8.38	8	52	<0.0001
Увлажненность территории (ГТК)	<i>C. hero hero</i>	0.783	3.94	16	758	<0.0001
	<i>C. hero perseis</i>	0.191	8.38	8	52	<0.0001

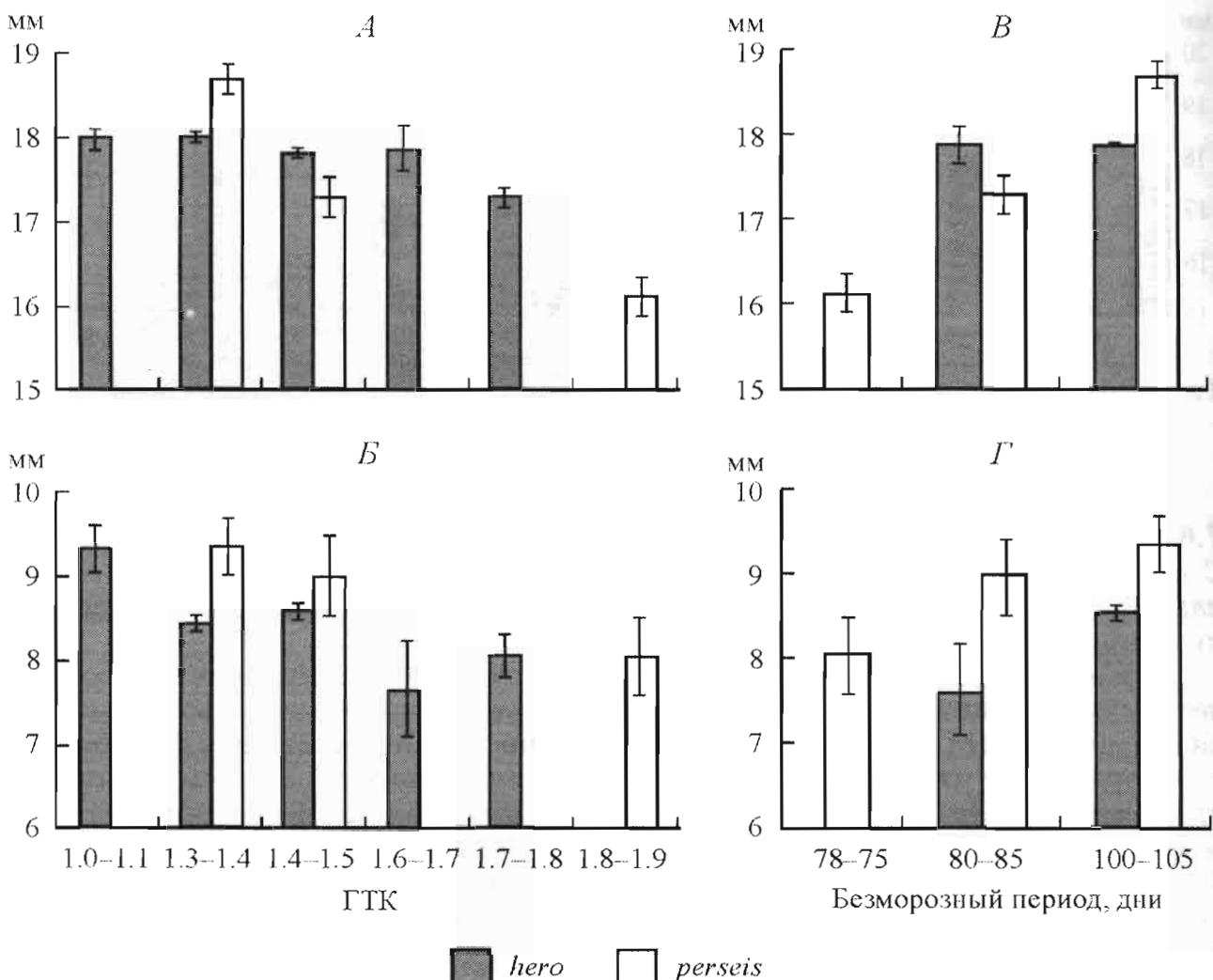


Рис. 4. Изменчивость длины переднего крыла (A, B) и суммарного диаметра глазчатых пятен заднего крыла (B, Г) самцов *Coenonympha h. hero* (L.) и *C. h. perseis* Lederer в зависимости от увлажненности территории (ГТК; см. объяснение в тексте) (A, B) и длительности безморозного периода (B, Г).

ратур в течение безморозного периода (Settele et al., 2008). В качестве характеристики увлажненности (влагообеспеченности) территории мы использовали гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК), величина которого для уральской и сибирской частей ареала *C. hero* варьирует в пределах от 1.07 до 1.86 (табл. 1). При анализе фенотипической изменчивости *C. hero* в зависимости от степени увлажненности местности для обоих изученных подвидов выявлена следующая тенденция: в районах с меньшей увлажненностью, соответствующих подзоне северной лесостепи, имаго *C. hero* крупнее, чем в районах таежной зоны с большей увлажненностью (рис. 4, А). При этом направление изменчивости размеров глазчатых пятен крылового рисунка в зависимости от величины ГТК совпадает с направлением изменчивости длины крыла (рис. 4, Б).

Как правило, существует четкая зависимость между размерами имаго моновольтинных видов чешуекрылых и продолжительностью вегетационного периода: чем длиннее вегетационный период в целом, позволяющий гусеницам кормиться дольше, тем больших размеров в итоге достигает имаго (Nylin, Svärd, 1991; Захарова, 2012). Имаго *C. h. perseis* достоверно мельче в районах с коротким и соответственно крупнее в районах с длинным вегетационным (безморозным) периодом (рис. 4, В, Г). При анализе изменчивости уральских *C. h. hero* влияние фактора «средняя длительность безморозного периода» оказалось незначимым (табл. 2), но характерна та же тенденция в направлении изменчивости, что и у сибирского подвида.

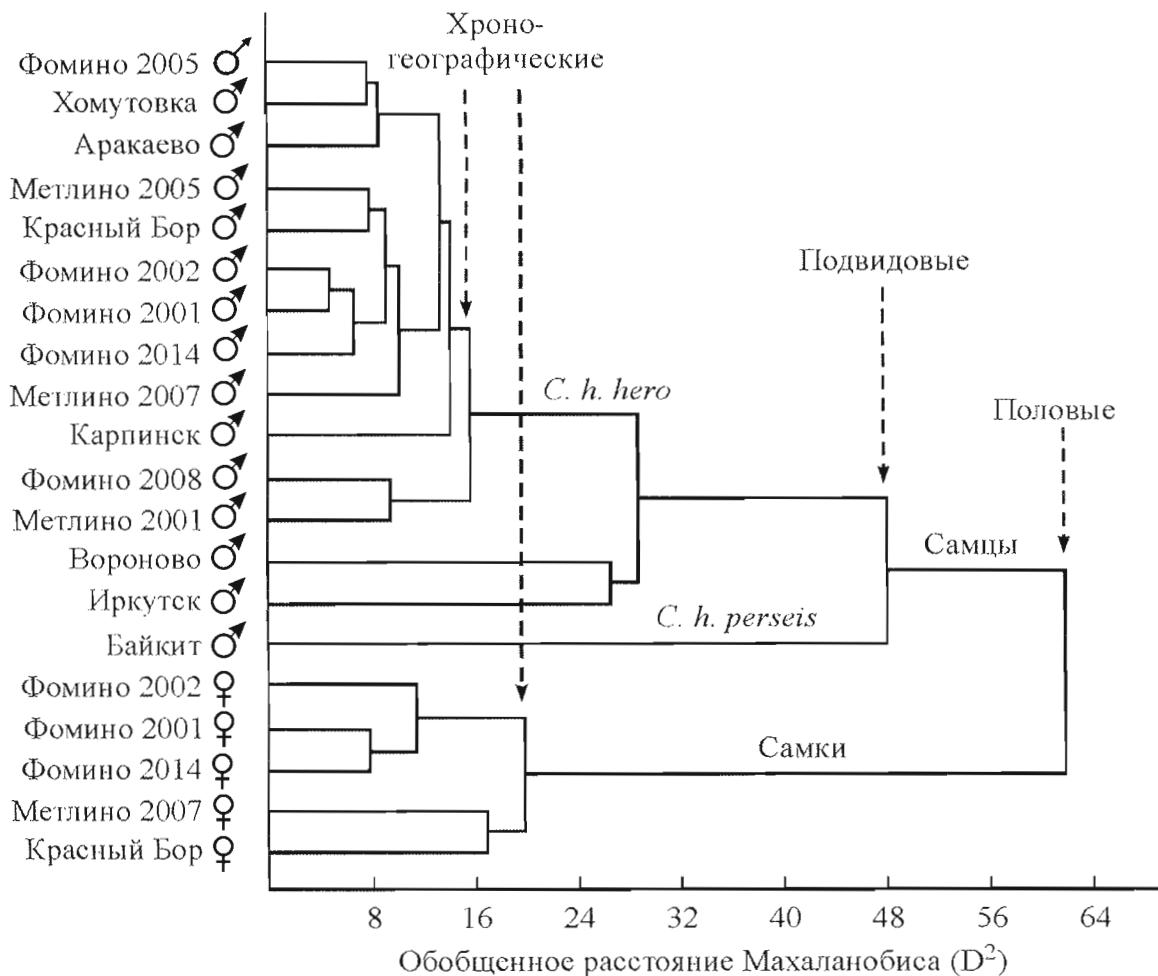


Рис. 5. Кластерный анализ (UPGMA) обобщенных расстояний Махalanобиса (D^2) между выборками самцов и самок *Coenopumtra hero* (L.) по комплексу метрических признаков (длина крыльев и диаметры пятен крылового рисунка).

Поскольку в двух местонахождениях (дер. Фомино и пос. Метлино) *C. hero* отлавливали в течение ряда лет, это позволило проанализировать хронографическую изменчивость данных популяций по комплексу морфологических признаков. Оценка масштаба хронографической изменчивости, обусловленной влиянием случайных колебаний среды, позволяет провести сравнение наблюдаемых различий во времени с размахом пространственной географической изменчивости. Этот хроно-географический 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 *C. hero*.

На основе рассчитанной матрицы расстояний Махalanобиса была построена дендрограмма методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA) для всех выборок *C. hero*, имеющихся в нашем распоряжении, с учетом половой принадлежности, места и года взятия выборки (рис. 5). Как видно из рисунка, четко обособленными оказались 2 кластера. Первый объединяет выборки самцов, второй — выборки самок. Внутри кластера выборок самок отдельную группу образуют выборки из дер. Фомино, сделанные за 3 года (2001, 2002 и 2014). Несколько обособлены от них 2 выборки из лесостепной зоны (пос. Метлино и дер. Красный Бор), фенотипически сходные между собой.

Анализ иерархии связей в кластере выборок самцов показывает, что в наибольшей степени проявляются «макрogeографические», т. е. подвидовые различия. Среди самцов *C. h. perseis* выборка из подзоны средней тайги (окр. с. Байкит) фенотипически наиболее обособлена от выборок из более южных частей ареала в Сибири (окр. дер. Вороново и Иркутска). Изменчи-

вость самцов номинативного подвида с территории Урала и Зауралья можно охарактеризовать следующим образом: между популяциями из всех географических точек сбора существуют достоверные различия по комплексу метрических признаков. Хронографические различия в некоторых случаях, например для выборок из дер. Фомино 2001, 2002, 2014 гг., оказались статистически незначимыми, в других случаях хронографические различия достоверны и сопоставимы с географическими или превышают их.

Таким образом, анализ иерархии соподчинения кластеров свидетельствует о том, что в изменчивость комплекса метрических признаков *C. hero* на данной части ареала различные компоненты изменчивости вносят разный вклад. Наиболее значительно участие половой компоненты, затем следуют географическая (при сравнении популяций из удаленных друг от друга регионов — Урала и Сибири) и, наконец, хроно-географическая.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение географической изменчивости размеров имаго и числа глазчатых пятен в крыловом рисунке различных видов нимфалид и сатирид (*Lepidoptera: Nymphalidae, Satyridae*) продолжается уже в течение целого столетия. Начало ему было положено работами английских авторов по изучению полиморфизма глазчатых пятен на примере *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758) (Creed et al., 1962; Ford, 1965). Исследования были продолжены в конце XX—начале XXI в. в свете современных представлений нового синтеза генетики, эволюционной биологии и биологии развития (Nijhout, 1990; Brakefield et al., 1996; Beldade et al., 2002; Dilao, Sainhas, 2004; Held, 2013, и др.). Существует много подходов к изучению крылового рисунка чешуекрылых. Многие из этих исследований представляют значительный теоретический интерес в различных областях современной энтомологии, экологии и эволюционной биологии. Так, по мнению ряда авторов, изменчивость крылового рисунка в локальных краевых популяциях при смещении границы ареала, например, в связи с изменениями климата, может представлять собой удобную модель для изучения «эволюции в действии» (Parmesan, 2006; Monteiro, Prudic, 2010).

Особенности распространения и условия обитания, а также некоторые аспекты морфологической и аллозимной изменчивости *C. hero* на европейской части ареала были изучены А. Кассел-Лундхаген с соавт. (Cassel et al., 2001; Cassel, Tammaru, 2003; Cassel-Lundhagen et al., 2008, 2009). При анализе аллозимной изменчивости европейских *C. hero* было обнаружено, что периферийные популяции (территория Эстонии) характеризуются большим своеобразием по сравнению с изолированными (территория Швеции) или центральными (Россия: Средний Урал) популяциями (Cassel, Tammaru, 2003). Однако анализ комплекса морфологических признаков, таких как форма и размер крыла, диаметр некоторых пятен и ширина белой полосы в крыловом рисунке, свидетельствует о большем своеобразии изолированных популяций по сравнению с периферийными и центральными. Авторы предполагают, что причина наблюдаемых морфологических различий заключается в особенностях условий существования изолированных популяций и протекающего в них отбора, в то время как влияние инбридинга или проявление фенотипической пластичности кажется им менее вероятными (Cassel-Lundhagen et al., 2009).

Наши результаты исследования изменчивости комплекса морфологических признаков (длина крыла и размеры глазчатых пятен крылового рисунка) из популяций *C. hero* с Урала и из Сибири отчасти согласуются с результатами А. Кассел-Лундхаген, полученными для европейских популяций.

Несмотря на то что все выборки, имеющиеся в нашем распоряжении, можно рассматривать как выборки из центральной части широкого евразиатского ареала вида, наиболее северные точки сбора материала должны быть отнесены к периферийным популяциям. Как раз для периферийных северных популяций характерен своеобразный крыловый рисунок, в котором глазчатые пятна имеют меньшие размеры, чем в выборках из более южных местонахождений. Наибольшее фенотипическое своеобразие периферийной северной популяции обнаружено как при анализе изменчивости номинативного подвида с территории Урала (окр. г. Карпинск), так и подвида *C. h. perseis* (окр. с. Байкит). Обе эти периферийные популяции обитают на краю ареала вида в подзоне средней тайги.

Оценка роли климатических факторов, характеризующих экологические условия обитания той или иной популяции, в изменчивости морфологических признаков *C. hero* показала наличие значимого влияния (в большинстве случаев) таких параметров, как среднегодовая температура воздуха, количество осадков, длительность безморозного периода и степень увлажненности территории. Гипотезу о значительном влиянии абиотической среды и проявлении фенотипической пластиичности в зависимости от изменений внешних условий косвенно подтверждают результаты анализа хронографической изменчивости. В ряде случаев различия между выборками, сделанными в одном местообитании в разные годы, оказываются сопоставимыми или превышают географические (при рассмотрении изменчивости в пределах ареала подвида). Таким образом, на фенооблик популяции в целом оказывают влияние как климатические факторы, так и погодные условия в данной части ареала в конкретный сезон, что позволяет рассматривать популяции *C. hero* в качестве удобного объекта мониторинга влияния изменений природной среды на насекомых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я выражаю искреннюю признательность за возможность работы с фондовыми коллекциями дневных чешуекрылых Зоологического института РАН, а также всестороннюю помощь и консультации заведующему Лабораторией систематики насекомых ЗИН С. Ю. Синёву и сотруднику отделения чешуекрылых А. Л. Львовскому. Благодарю моих коллег Т. С. Ослину, П. В. Рудоискателя, Т. К. Туневу, М. В. Чибиряка, Ю. М. Чибиряка и А. О. Шкурихи на за помощь в сборе материала и предоставленные выборки.

Работа выполнена при поддержке программы УрО РАН «Живая природа» № 12 (проект 15-12-4-25) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-01831а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агрэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения [Электронный ресурс] / Под ред. А. Н. Афонина и др. 2008. URL: <http://www.agroatlas.ru>.
- Васильев А. Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. 2000. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: Издательство «Екатеринбург». 132 с.
- Васильев А. Г., Васильева И. А. 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 511 с.

- Захарова Е. Ю. 2012. Фенотипическая изменчивость урало-сибирских популяций сенница *Coenonympha amaryllis* (Stoll, 1782). Экология. 2: 143—149.
- Захарова Е. Ю., Чибиряк М. В., Рудоискатель П. В. 2006. Использование спектров изменчивости при анализе числа и размеров глазчатых пятен в крыловом рисунке *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). Известия Челябинского научного центра. 4 (34): 85—90.
- Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Б. А., Махно В. Д. 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. 251 с.
- Коршунов Ю. П. 2002. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 424 с.
- Красная книга Красноярского края. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. 2011. Красноярск: СФУ. 205 с.
- Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы. 2005. Екатеринбург: Издательство Уральского университета. 450 с.
- Красная книга Ярославской области. 2004. Ярославль: Издательство Александра Рутмана. 384 с.
- Beldade P., Brakefield P. M., Long A. D. 2002. Contribution of Distal-less to quantitative variation in butterfly eyespots. Nature. 415: 315—317.
- Brakefield P. M., Gates J., Keys D., Kesbeke F., Wijngaarden P. J., Monteiro A., French V., Carroll S. B. 1996. Development, plasticity and evolution of butterfly eyespot patterns. Nature. 384: 236—242.
- Cassel A., Windig J., Nylin S., Wiklund C. 2001. Effects of population size and food stress on fitness-related characters in the scarce heath, a rare butterfly in Western Europe. Conservation Biology. 15 (6): 1667—1673.
- Cassel A., Tammaru T. 2003. Allozyme variability in central, peripheral and isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero*: Lepidoptera, Nymphalidae): Implications for conservation. Conservation Genetics. 4: 83—93.
- Cassel-Lundhagen A., Sjogren-Gulve P., Berglind S. A. 2008. Effects of patch characteristics and isolation on relative abundance of the scarce heath butterfly *Coenonympha hero* (Nymphalidae). Journal of Insect Conservation. 12: 477—482.
- Cassel-Lundhagen A., Tammaru T., Windig J., Ryholm N., Nylin S. 2009. Are peripheral populations special? Congruent patterns in two butterfly species. Ecography. 32: 591—600.
- Creed E. R., Dowdeswell W. H., Ford E. B., McWhirter K. G. 1962. Evolutionary studies on *Maniola jurtina*: the English mainland, 1958—1960. Heredity. 17: 237—265.
- Davenport D. 1941. The butterflies of the satyrid genus *Coenonympha*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. 87: 215—349.
- Dilão R., Sainhas J. 2004. Modelling butterfly wing eyespot patterns. Proceedings of the Royal Society of London. B 271: 1565—1569.
- Ford E. B. 1965. Ecological Genetics. 2nd edn. London: Methuen. 335 p.
- Gorbunov P., Kosterin O. 2007. The Butterflies (Hesperioidae and Papilionoidea) of North Asia (Asian Part of Russia) in Nature. Moscow: Rodina & Fodio. Vol. 2. 408 p.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica. 4 (1): 1—9.
- Held L. I. Jr. 2013. Rethinking Butterfly Eyespots. Evolutionary Biology. 40 (1): 158—168.
- Kodandaramaiah U., Wahlberg N. 2009. Phylogeny and biogeography of *Coenonympha* butterflies (Nymphalidae: Satyrinae) — patterns of colonization in the Holarctic. Systematic Entomology. 34: 315—323.
- Lukhtanov V., Lukhtanov A. 1994. Die Tagfalter Nordwestasiens. Herbiolina. Markleuthen. 440 p.
- Lüttolf M., Kienast F., Guisan A. 2006. The ghost of past species occurrence: improving species distribution models for presence-only data. Journal of Applied Ecology. 43: 802—815.
- Monteiro A., Prudic K. 2010. Multiple approaches to study color pattern evolution in butterflies. Trends in Evolutionary Biology. 2(e2): 7—15.

- Nijhout H. F. A. 1990. Comprehensive model for colour pattern formation in butterflies. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. 239 (1294): 81—113.
- Nylin S., Svärd L. 1991. Latitudinal patterns in the size of European butterflies. Holarctic Ecology. 14: 192—202.
- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to climate changes. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 37: 637—669.
- Rasband W. S. ImageJ [Data analysis software system] / W. S. Rasband. — 2014. — URL: <http://imagej.nih.gov/ij/>
- Settele J., Kudrna O., Harpke A., Kühn I., van Swaay C., Verovnik R., Warren M., Wiemers M., Hanspach J., Hickler T., Kühn E., van Halder I., Veling K., Vliegenthart A., Wynhoff I., Schweiger O. 2008. Climatic Risk Atlas of European Butterflies. BioRisk № 1. Pensoft. 712 p.
- Van Swaay C. A. M., Warren M. S. 1999. Red Data Book of European Butterflies (Rhopalocera). Nature and Environment. No. 99. Strasbourg: Council of Europe Publishing. 260 p.

PHENOTYPIC VARIATION OF THE SCARCE HEATH,
COENONYMPHA HERO (L.) (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE)
IN CENTRAL PART OF ITS RANGE

E. Yu. ZAKHAROVA

Key words: morphological variation, wing size, wing pattern, peripheral populations, climatic factors, subspecies, *Coenonympha hero*.

SUMMARY

Variation of the fore and hind wings lengths and diameters of wing pattern eyespots in two *Coenonympha hero* (L.) subspecies from central part of the species range was analyzed. Clinal variation of the wing size and eyespots diameters is manifested in a gradual increase of these parameters from west to east in the Urals. Both in *C. h. hero* in the Urals and in *C. h. perseis* in Siberia northern peripheral populations are characterized by a specific wing pattern with eyespots smaller than in more southern parts of the ranges. Estimation of the role of climatic factors in the variability of morphological traits of *C. hero* has shown a significant influence (in most cases) of such parameters as the average annual air temperature, rainfall, the duration of the frost-free period, and humidity. Chrono-geographical analysis of variability has shown that in some cases the differences between the samples collected in the same locality in different years are comparable to or exceed the geographical variation in the subspecies range. Thus, population as a whole is influenced by climatic factors and weather conditions in a particular part of the range at a particular season, that allows considering *C. hero* as a suitable object for monitoring the impact of environmental changes on insects.