

Морфологическая изменчивость крыла *Erebia ligea*
(Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Satyridae) в бициклических
и моновольтинных популяциях на Урале

Wing morphological variation in *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758)
(Lepidoptera: Satyridae) bicyclic and univoltine populations in the
Urals, Russia

Е.Ю. Захарова, А.О. Шкурихин
E.Yu. Zakharova, A.O. Shkurikhin

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

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Vos'mogo Marta Ave. 202, Yekaterinburg 620144 Russia.

Ключевые слова: изменчивость, геометрическая морфометрия, форма крыла, крыловой рисунок, бициклическость, моновольтинность, *Erebia ligea*, Урал.

Key words: variation, geometric morphometrics, wing shape, wing pattern, biennialism, univoltinism, *Erebia ligea*, Urals.

Резюме. Изучено влияние географической и временной изоляции на процессы формообразования в популяциях бициклического вида *Erebia ligea* (Lepidoptera: Satyridae) на территории Свердловской области методами традиционной и геометрической морфометрии. Показано, что имаго *E. ligea* из северной тайги отличаются от особей из южнотаёжных и предлесостепных местообитаний как по форме переднего крыла, так и по размерам самого крыла и глазчатых пятен крылового рисунка. Популяции, удалённые друг от друга на относительно небольшое расстояние (80–90 км), различаются только по комплексу метрических признаков, но не по форме крыла. В случае двух близко расположенных (около 10 км) популяций, лёг имаго в которых строго приурочен к нечётным и чётным годам, изоляция временем приводит к формированию двух морфологических форм, различающихся по местоположению фокусов глазчатых пятен в субмаргинальной полосе переднего крыла. При рассмотрении других соседних местообитаний, где лёг имаго *E. ligea* происходит ежегодно, различий по всем исследованным морфологическим признакам не обнаружено.

Abstract. The influence of geographical and chronic isolation on the morphogenesis was studied in populations of bicyclic species *Erebia ligea* (Lepidoptera: Satyridae) in the Sverdlovsk region by morphometric methods. It has been shown that northern taiga *E. ligea* adults differ from southern individuals in forewing shape, size and eyespot diameters. Populations spaced at a relatively short distances (80–90 km) differ only by their metric trait complex, and not the forewing shape. In the case of two closely spaced (c. 10 km) populations, where *E. ligea* emerge strictly in odd or even numbered years, chronic isolation leads to the formation of two morphological forms, differing in the distance between the row of ocellated spots and forewing edge. When considering other nearby habitats where *E. ligea* emerge every year, differences in all studied morphological traits were not detected.

Согласно теории жизненных циклов (life-history theory), которая рассматривает эволюцию онтогенеза под действием отбора, одним из ключевых признаков является длительность развития организма [Stearns, 1992; Nylin, Gotthard, 1998]. У насекомых умеренных широт длительность развития и скорость роста обуславливают вольтинность вида, которая может меняться в зависимости от широты местности, высотной поясности, погодных условий конкретного года и т.д. Жизненный цикл, при котором развитие длится более года, и появление имаго строго синхронизировано, является периодическим. Хорошо известны примеры пролонгированных 13 и 17-летних жизненных циклов у цикад *Magicicada* Davis 1925, приведших к симпатрическому видообразованию [Heliövaara et al., 1994; Ritchie, 2001].

Виды рода *Erebia* Dalman, 1816 (Lepidoptera: Satyridae) являются бициклическими или моновольтинными, но никогда не бывают поливольтинными [Warren, 1936]. Периодичность лёта имаго некоторых видов этого рода для разных частей ареала подробно описана в литературе [Ivanov et al., 1987; Wipking, Mengelkoch, 1994; Kleckova et al., 2015]. Если вид имеет двухгодичный жизненный цикл, то при соблюдении условия строгой синхронизации развития, генерации, вылетающие в чётные и нечётные годы, будут репродуктивно изолированы, как и популяции, изолированные географически. В ситуациях, когда наблюдается ежегодный вылет имаго вида, для которого в других частях ареала характерна бициклическость, возникает вопрос: сокращается ли длительность развития и вид переходит к моновольтинности, или существуют изолированные во вре-

мени генерации чётных и нечётных лет. Например, проверка гипотезы о строгой бицикличности ежегодно вылетающих в гористых районах Испании *E. palarica* Chapman, 1905 методами секвенирования митохондриальной ДНК показала наличие моновольтинного жизненного цикла [Vila, Björklund, 2004].

В настоящей статье мы рассматриваем особенности лёта и морфологическую изменчивость имаго *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758) на Среднем Урале. Хорошо известно, что *E. ligea* — широко распространённый трансевразийский вид, для которого на большей части ареала свойственна бицикличность. Для территории Урала отмечен лёт как в нечётные (Южный и Средний), так и в чётные годы (Северный и Приполярный) [Ivanov et al., 1987; Tatarinov, Dolgin, 1999; 2001; Zakharova, Tatarinov, 2016]. В некоторых местообитаниях вид регистрируют ежегодно. Так, в условиях горного ландшафта Южного Урала (Республика Башкортостан, Белорецкий район), согласно результатам многолетних наблюдений старшего научного сотрудника Южно-Уральского государственного природного заповедника Р.Г. Байтерякова, *E. ligea* ежегодно встречается в поймах рек, на полянах и обочинах лесных дорог хр. Малый Ямантау [The observations of phenomena ..., 2015].

Цель данной работы — оценить влияние географической и временной изоляции на процессы формирования в популяциях бициклического вида *E. ligea* на территории Урала.

Мы изучали морфологическую изменчивость крыльев, используя методы традиционной и геометрической морфометрии. Эффективность методов

геометрической морфометрии была неоднократно показана при решении различных задач в области систематики и эволюционной экологии [Zelditch et al., 2004; Virtual morphology... 2013; Vasil'ev et al., 2016]. В последнее время все чаще исследователи анализируют форму крыла Lepidoptera при изучении различных аспектов географической [Sanzana et al., 2013], сезонной изменчивости [Shkurikhin, Oslina, 2016], а также фенотипической пластичности в контексте теории жизненных циклов [Breuker et al., 2010].

Материалы и методы

Для данной работы были использованы выборки самцов *E. ligea* из 5 местообитаний вида с территории Свердловской области (рис. 1А). В таблице 1 приведён объём выборок и некоторые климатические показатели местности [Climatic Atlas..., 1960; <http://meteo.ru/climate>].

Самая северная точка сбора материала — окрестности пос. Бурмантово (61°18'08" с.ш., 60°28'00" в.д., Ивдельский ГО) удалена от других изученных местообитаний с юга области на 500 км (рис. 1А). Согласно схеме ботанико-географического районирования Свердловской области, пос. Бурмантово расположен в подзоне северной тайги таёжной зоны Северного Урала в северной части Ивдельского ботанико-географического округа. Для данного округа в качестве преобладающих растительных сообществ выделяют северотаёжные сосновые (с лиственницей) травяно-кустарничковые леса, вторичные берёзовые и сосново-берёзовые леса [Kulikov et al., 2013].

Таблица 1. Объём выборок самцов *E. ligea* и некоторые климатические показатели местообитаний вида с территории Свердловской области

Table 1. *E. ligea* males samples value and some climate indicators of species habitats from the Sverdlovsk region territory

Точка сбора	Т, °С	Количество осадков, мм	Даты заморозков:		Кол-во дней в году с Т > 5 °С	ГТК Селянинова	Год	N, экз.
			последних	первых				
Пос. Бурмантово	– 2,11	495	13.06	1.09	134	1,97	2013	23
							2006	21
Д. Хомутовка	0,78	499	1.06	11.09	158	1,46	2007	15
							2013	15
							2016	27
							2006	37
Пос. Ильмовка	0,78	499	1.06	11.09	158	1,46	2013	20
							2014	11
							2016	11
							2003	30
Д. Фомино	0,39	511	1.06	11.09	154	1,61	2005	30
							2007	30
							2009	30
							2011	30
							2013	30
							2015	30
							2016	5
Окр. оз. Карасье	0,39	511	1.06	11.09	154	1,61	2002	14
							2008	8

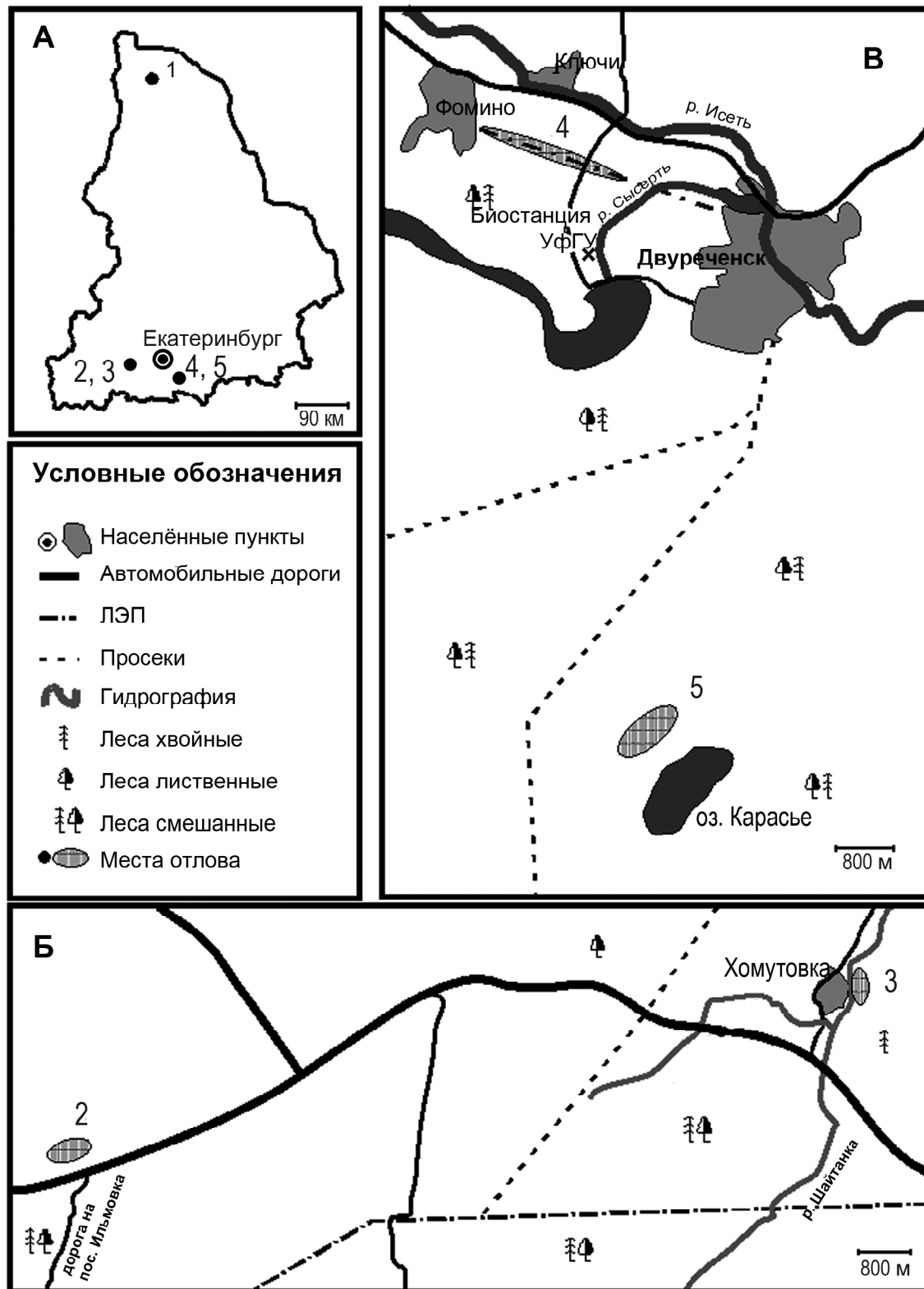


Рис. 1. Карты-схемы района исследований: А — в Свердловской области, Б — в Первоуральском ГО, В — в Сысертском районе. 1 — пос. Бурмантово; 2 — пос. Ильмовка; 3 — дер. Хомутовка; 4 — дер. Фомино; 5 — окр. оз. Карасье.

Fig. 1. Maps of the study area: А — on the Sverdlovsk region territory, В — on the Pervouralsk district, С — on the Sysert district. 1 — settlement Burmantovo; 2 — settlement Ilmovka; 3 — village Khomutovka; 4 — village Fomino; 5 — environs of Karas'e lake.

В подзоне южной тайги таёжной зоны *E. ligea* отлавливали в двух местообитаниях: первое (Первоуральский ГО, окр. д. Хомутовка 56°51'38" с.ш., 59°49'29" в.д.) и второе (Первоуральский ГО, окр. пос. Ильмовка 56°49'55" с.ш., 59°37'18" в.д.) удалены друг от друга на расстояние около 12 км. Предпочитаемые чернушками биотопы представлены злаково-разнотравными лугами, опушками темнохвойных и производных хвойно-лиственных лесов, просеками и полянами. Какие-либо изолирующие географические барьеры между данными двумя локалитетами отсутствуют (рис. 1Б). Как показали наши наблюдения, на данной территории *E. ligea* встречаются ежегодно. Годы сбора материала приведены в таблице 1. Отсутствие выборки из Ильмовки в 2007 г. и из Хомутовки в 2014 г. обусловлено не особенностями вылета имаго, а субъективными причинами при сборе материала, и для данных двух лет не отражает естественный характер лёта вида на этих соседних участках.

В Сысертском районе Свердловской области, где расположена биостанция Уральского федерального университета (УрФУ), с 2001 г. проводили фенологические наблюдения и долговременный мониторинг состояния популяции *E. ligea* с целью изучения фенотипической изменчивости [Zakharova, 2008, 2010; Zakharova, Tatarinov, 2016]. Как было показано ранее, в окрестностях д. Фомино чернушки появлялись только в нечётные годы. Исключением стал 2016 г., в течение июля которого было отловлено 6 самцов. Однако в чётные годы (2002 и 2008 гг.) *E. ligea* отлавливали студенты и преподаватели УрФУ в окрестностях оз. Карасье, расположенного на расстоянии около 10 км от д. Фомино (рис. 1 В). Специальные поиски имаго *E. ligea* в 2011 и 2013 гг. в окрестностях озера не увенчались успехом, что свидетельствует о лёте вида в данном местообитании в чётные годы.

Обе точки сбора материала, как и в предыдущем случае, не разделены значительными географическими преградами. Чернушек отлавливали на разнотравно-злаковых лугах, опушках и лесных полянах, характерных для предлесостепных сосново-берёзовых лесов Среднего Урала.

Камеральную обработку материала осуществляли следующим образом. Отпрепарированные левые передние крылья фотографировали с вентральной стороны с помощью фотоаппарата Canon Eos 600D, высота и угол наклона которого были фиксированы с помощью штатива. В программе tpsDig 2.29 [Rolhf, 2017] на изображениях крыльев провели расстановку 17 меток (landmarks) согласно схеме на рисунке 2.

Для оценки изменчивости размеров крыла использовали промеры, характеризующие длину крыла (LF), длину медиальной ячейки (LMC) и расстояние от ряда глазчатых пятен до края крыла (LE), для чего в программе tmorphgen6 пакета программ IMP [Sheets, 2003] рассчитали значения промеров между метками 1–3, 1–11 и 5–16 (рис. 2). Характер изменчивости глазчатых пятен в крыловом рисунке *E. ligea* в

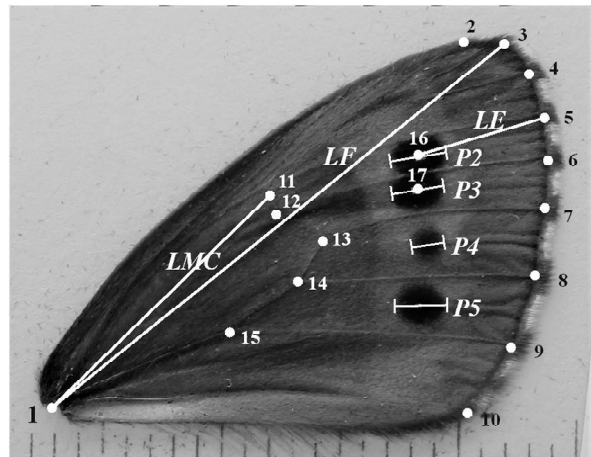


Рис. 2. Схема меток и промеров на переднем крыле *E. ligea*. 1–17 — номера меток; LF — длина крыла, LMC — длина медиальной ячейки, LE — расстояние от ряда глазчатых пятен до края крыла, P2, P3, P4, P5 — диаметры глазчатых пятен.

Fig. 2. Scheme of measurements and landmarks position on *E. ligea* forewing. 1–17 — landmarks numbers; LF — forewing length, LMC — medial cell length; LE — distance between eyespots row and wing edge; P2, P3, P4, P5 — eyespots diameters.

качестве метрических и неметрических признаков подробно описан ранее [Zakharova, 2008, 2010]. В данной работе мы рассматриваем изменчивость диаметров четырёх глазчатых пятен, обозначенных как P2, P3, P4, P5 (рис. 2), которые измеряли в программе ImageJ 1.48v [Rasband, 2014].

Изменчивость формы крыльев изучали методами геометрической морфометрии, позволяющими количественно описать форму биологических объектов [Zelditch et al., 2004; Virtual morphology ..., 2013]. Как видно из рисунка 2, метки 1–10 расставляли по контуру крыла, метки 11–15 — по контуру медиальной ячейки, а метками 16 и 17 маркировали положение фокусов пятен P2 и P3 на маргинальной области крыла. Поскольку для методов геометрической морфометрии должно выполняться требование об одинаковом наборе меток для каждого объекта анализа, на пятна с дискретным характером проявления в крыловом рисунке (P4 и P5) метки не ставили. Такой набор меток позволяет одновременно рассматривать форму контура крыла, структуры его жилкования и положения глазчатых пятен крылового рисунка как единый многомерный признак, изменчивость которого даёт возможность оценить различия между выборками.

Статистическую значимость различий по комплексу метрических признаков (длины LF, LMC, LE и диаметры пятен P2, P3, P4, P5) между выборками оценили с помощью канонического дискриминантного анализа в программе Statistica 8.0. Для оценки значимости различий по форме крыла провели канонический дискриминантный анализ в программе

Part 2.17c [Hammer et al., 2001]. В качестве меры величины различий использовали квадрат дистанции Махаланобиса D^2 .

Результаты

Прежде всего, была проанализирована географическая изменчивость формы переднего крыла самцов *E. ligea*. Для этого мы использовали выборки, собранные синхронно в июле 2013 г. в четырёх локалитетах (Бурмантово, Фомино, Хомутовка, Ильмовка). Результаты дискриминантного канонического

анализа проиллюстрированы на рис. 3, где по первой канонической переменной (CV 1), на которую приходится 58,6 % дисперсии, проявились различия между северной и южными популяциями. Только различия между выборкой из Бурмантово и тремя остальными выборками из южной части Свердловской области оказались статистически значимы. Передние крылья самцов *E. ligea* из южнотаёжных и предлесостепных местообитаний имеют более вытянутую форму, более острый апекс и менее выпуклый маргинальный край, чем имаго из северной тайги (рис. 3).

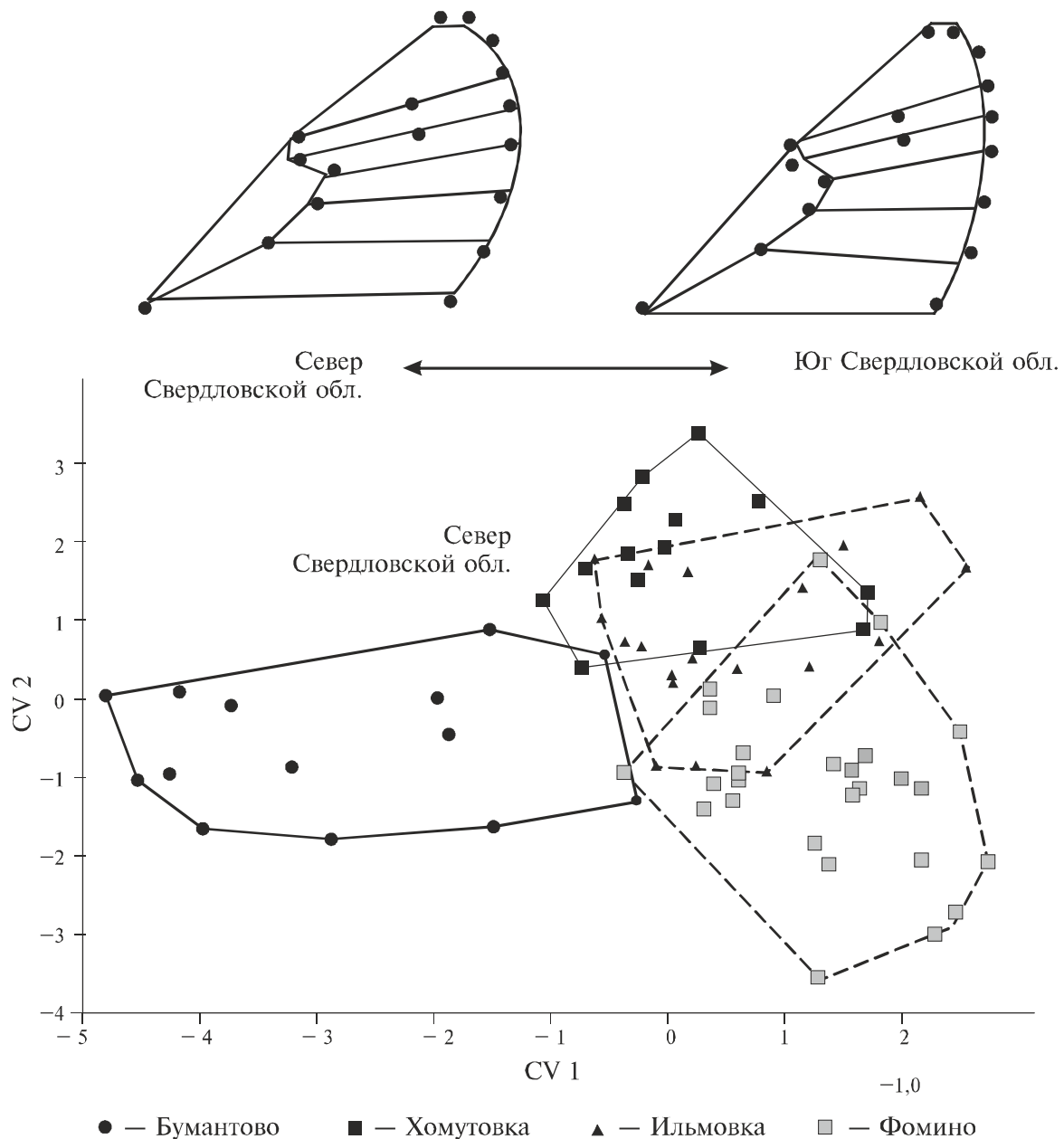


Рис. 3. Результаты дискриминантного канонического анализа географической изменчивости формы переднего крыла самцов *E. ligea* с территории Свердловской области.

Fig. 3. Canonical analysis results of geographic forewing shape variation in *E. ligea* males from the Sverdlovsk region territory.

Таблица 2. Значения обобщённых расстояний Махаланобиса D^2 (верхняя треугольная матрица) и уровни значимости p (нижняя треугольная матрица) при сравнении выборок самцов *E. ligea* (2013 г.) по комплексу метрических признаков крыла и пятен крылового рисунка

Table 2. The generalized Mahalanobis distance D^2 values (upper triangular matrix) and significance levels p (lower triangular matrix) for *E. ligea* male samples (2013 year) compared by the metric traits complex of forewing and eyespots

	Фомино	Хомутовка	Ильмовка	Бурмантово
Фомино		3,61	2,27	2,56
Хомутовка	< 0,001		0,79	2,68
Ильмовка	< 0,001	0,55		2,57
Бурмантово	< 0,001	0,02	0,01	

Дискриминантный анализ комплекса метрических признаков (длины LF, LMC, LE и диаметры пятен P2, P3, P4, P5) показал наличие значимых различий между всеми сравниваемыми выборками 2013 г. за исключением пары Хомутовка и Ильмовка (табл. 2).

Таким образом, морфологические различия обнаружены между удалёнными друг от друга популяциями. Наиболее северная популяция (Бурмантово) отличается от остальных по совокупности размерных признаков крыла и пятен рисунка, а также по форме переднего крыла. Популяции из Фомино и района Ильмовки–Хомутовки, удалённые друг от друга на расстояние 80–90 км, различаются только по комплексу метрических признаков.

Отсутствие каких-либо значимых различий между выборками, собранными синхронно в 2013 г., из удалённых на небольшое расстояние (12 км) соседних местообитаний — Ильмовки и Хомутовки, позволяет предположить, что мы имеем дело с выборками из одной популяции. Для проверки этой гипотезы мы провели сравнения по всем имеющимся выборкам, собранным за ряд лет из этих местообитаний (табл. 2). Дискриминантный канонический анализ показал отсутствие значимых различий по форме переднего крыла. По комплексу метрических признаков был получен следующий результат. Выборка из Ильмовки (2006 г.) значимо отличалась от выборок из Ильмовки (2016 г.) ($D^2 = 3,14$; $F = 3,27$; $df = 7,13$; $p < 0,01$) и выборки из Хомутовки (2016 г.) ($D^2 = 2,09$; $F = 4,02$; $df = 7,13$; $p < 0,01$). При этом между выборками из Ильмовки и Хомутовки, собранными в 2016 г., различий не было обнаружено. Данный результат согласуется с полученным ранее: величина межгодовых различий по размерным признакам иногда превышает географические, что может быть обусловлено особенностями погодных условий конкретного года взятия выборки [Zakharova, Tatarinov, 2016]. Таким образом, на территории, включающей в себя окрестности Ильмовки и Хомутовки, обитает единая популяция *E. ligea*, имаго которой вылетают ежегодно. Нарушение бицикличности возможно по ряду причин, например, из-за перехода части особей к трёхгодичному жизненному циклу [Douwes, 1980] либо существования

на данной территории популяции с одногодичным циклом развития, что было отмечено, для *E. ligea* на юго-западе Алтая [Ivanov et al., 1987].

Теперь рассмотрим подробно изменчивость формы и размеров крыла *E. ligea*, обитающих в окрестностях д. Фомино и оз. Карасье. Как и в случае Ильмовки и Хомутовки, данные территории удалены друг от друга на расстояние около 10 км. Однако из-за строгой бицикличности жизненного цикла чернушек, наблюдаемой в этих местообитаниях, мы предполагаем, что время (чётный или нечётный год вылета имаго) является более значительным изолирующим барьером, чем расстояние.

Дискриминантный канонический анализ изменчивости формы переднего крыла показал, что выборки самцов из окрестностей д. Фомино и оз. Карасье статистически значимо различаются (T^2 Хотеллинга = 74,89, $F = 1,87$, $p < 0,01$). Как видно из рис. 4, наиболее существенные различия между выборками из данных локалитетов заключаются в расположении центров (фокусов) глазчатых пятен крылового рисунка P2 и P3. У самцов *E. ligea* из Фомино они смещены ближе к маргинальному краю крыла, а у самцов из окр. оз. Карасье — ближе к медиальной ячейке. Если исключить из анализа формы переднего крыла метки 16 и

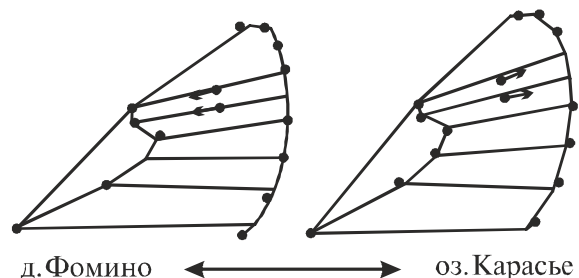


Рис. 4. Конфигурации крыла, характеризующие различия по форме между самцами *E. ligea* из соседних местообитаний Сысертского района Свердловской области.

Fig. 4. Forewing configurations characterizing differences in shape between males *E. ligea* from neighboring habitats in the Sysert district (Sverdlovsk Oblast).

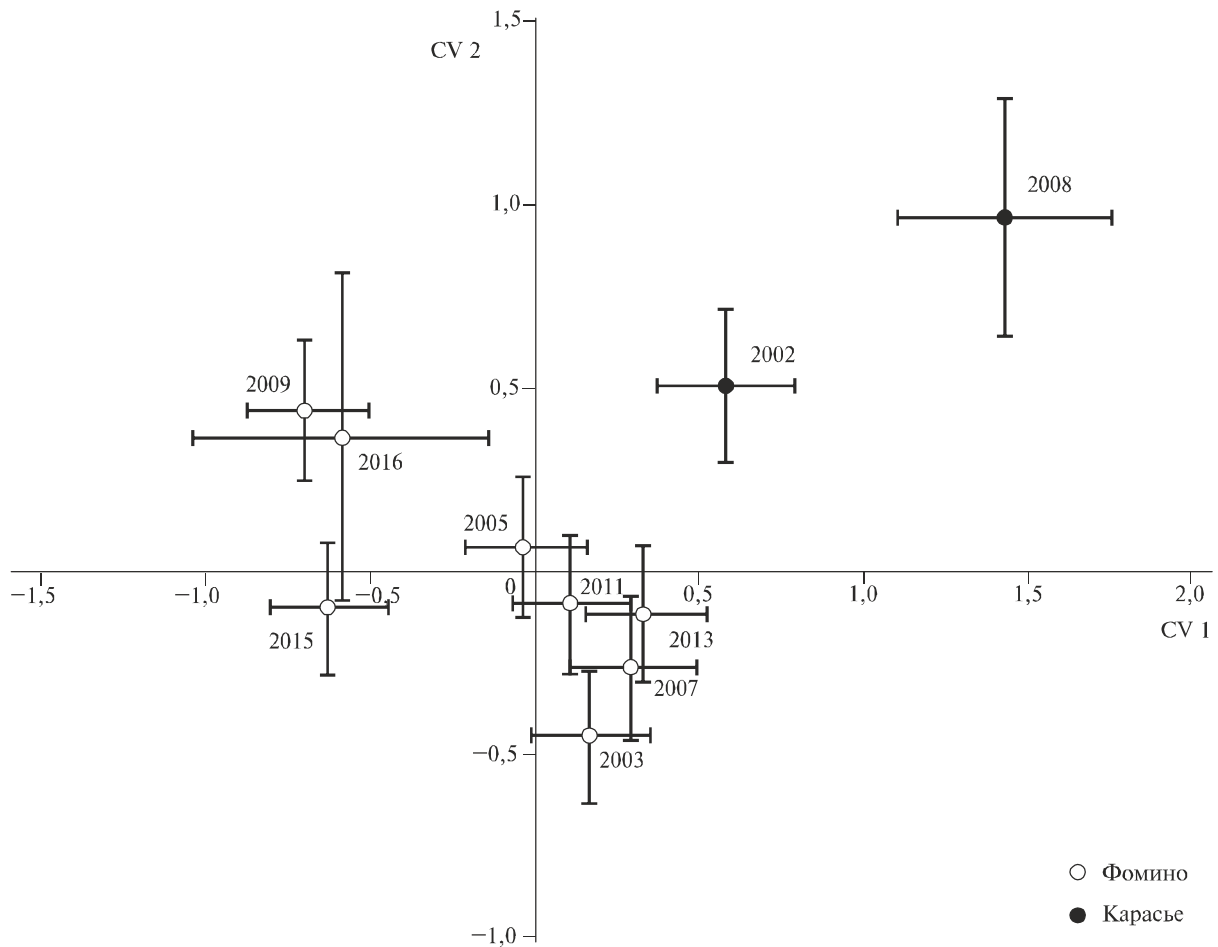


Рис. 5. Результаты дискриминантного канонического анализа изменчивости промеров переднего крыла и диаметров пятен крылового рисунка самцов *E. ligea* из соседних местообитаний в Сысертском районе с учётом года взятия выборки. Приведены центроиды выборок с учётом величин стандартных ошибок.

Fig. 5. Canonical analysis results of forewing measurements and eyespots diameters variation in *E. ligea* males from neighboring habitats in the Sysert district considering the year of sampling. Sampling centroids and standard errors values are shown.

17, маркирующие положение фокусов этих пятен на крыле, то различия между выборками из этих местообитаний оказываются незначимыми.

Результаты анализа изменчивости метрических признаков (длины LF, LMC, LE и диаметры пятен P2, P3, P4, P5) хорошо согласуются с результатами, полученными методами геометрической морфометрии. На рисунке 5 в пространстве первых двух канонических переменных приведены центроиды выборок из Фомино и окр. оз. Карасье с учётом года отловов. По первой оси, на которую приходится 44,9 % дисперсии, проявились различия между данными географическими точками. Единственная выборка чётного (2016) года из Фомино оказалась фенотипически сходна с другими выборками из данного местообитания. Это позволяет предположить, что у единичных особей *E. ligea* произошло изменение длительности развития и рассинхронизация его с основной частью популяции, а гипотезу об их залёте из

соседнего местообитания можно отвергнуть.

Наибольший вклад в наблюдаемую изменчивость вносит признак LE, т.е. расстояние между фокусом пятна P2 и вершиной жилки M_1 на краю крыла. Различия по данному признаку между выборками из Фомино и окр. оз. Карасье составили в среднем около 0,5 мм (рис. 6). Таким образом, результаты анализа морфологической изменчивости формы и промеров переднего крыла свидетельствуют о существовании двух морфологических форм в соседних местообитаниях вида, изолированных не столько расстоянием, сколько временем (вылетом генераций в чётные и нечётные годы).

Обсуждение

Бициклический вид *E. ligea* представляет собой удобный объект для изучения процессов формообразования. Обитание в контрастных условиях обшир-

ного трансевразийского ареала привело к возникновению большого количества над- и внутривидовых форм, подробно описанных в литературе [Dubatolov et al., 1998; Warren, 1936]. Наблюдаемая географическая изменчивость *E. ligea* на территории Свердловской области вполне ожидаема и обусловлена как изоляцией расстоянием, так и комплексом экологических факторов: разными типами растительных сообществ в различных природных подзонах тайги и климатическими условиями. Имаго *E. ligea* из северной тайги отличаются от особей из южногаёжных и предлесостепных местообитаний как по форме переднего крыла, так и по размерам самого крыла и глазчатых пятен крылового рисунка. Популяции, удалённые друг от друга на относительно небольшое расстояние (80—90 км), различаются только по комплексу метрических признаков, но не по форме крыла. По-видимому, форма крыла является достаточно консервативным и мало изменчивым признаком, различия по которому проявляются у популяций, удалённых на значительные расстояния. Отсутствие межгодовых различий в популяциях из одних и тех же местообитаний свидетельствует об устойчивости морфогенеза крыла к колебаниям погодных условий. В отличие от формы, размеры крыла и глазчатых пятен рисунка являются более фенотипически пластичными признаками, зависящими от комплекса локальных факторов среды, таких как сумма эффективных температур и доступность пищевых ресурсов в течение преимагинального развития в конкретном местообитании.

Бициклический характер жизненного цикла *E. ligea* делает возможной репродуктивную изоляцию во времени у популяций, обитающих в одном и том же локалитете, при условии строгой синхронности развития особей и вылете имаго в чётные и нечётные годы. При условии длительного поддержания строгой репродуктивной изоляции в популяции возможно симпатрическое формообразование. Мы рассмотрели ситуацию формообразования в двух близко расположенных (около 10 км) популяциях *E. ligea* из Фомино и окр. оз. Карасье, лёт имаго в которых строго приурочен к нечётным и чётным годам, соответственно. Несмотря на отсутствие географической изоляции, изоляция временем приводит к формированию двух морфологических форм, различающихся по местоположению фокусов глазчатых пятен в субмаргинальной полосе переднего крыла.

При рассмотрении других соседних местообитаний (Ильмовка и Хомутовка), где лёт имаго *E. ligea* происходит ежегодно, различий по всем исследованным морфологическим признакам не обнаружено. Мы предполагаем, что на данной территории часть особей переходит к моновольтинному или трехгодичному жизненному циклу, что нарушает строгую синхронизацию вылета имаго в чётные и нечётные годы и приводит к отсутствию репродуктивной изоляции временем.

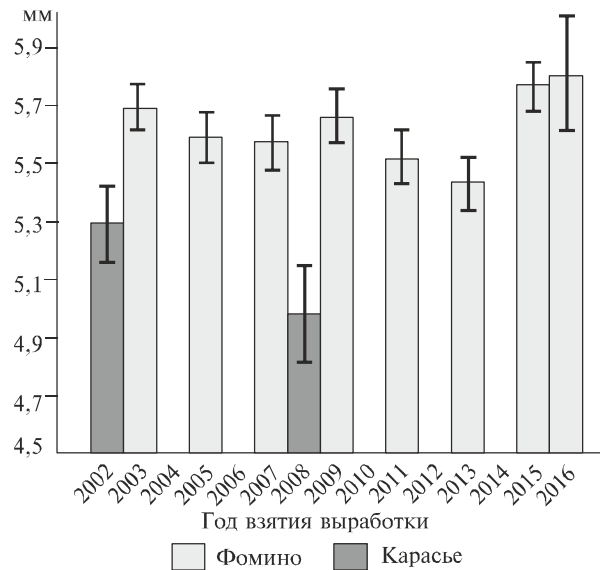


Рис. 6. Изменчивость признака LE (расстояние от ряда глазчатых пятен до края крыла) в выборках самцов *E. ligea* из д. Фомино и окр. оз. Карасье. Приведены средние значения с учётом величин стандартных ошибок.

Fig. 6. Variation of distance between eyespots row and wing edge (LE) in *E. ligea* males samples from village Fomino and Karas'e lake environs. Sampling centroids and standard error values are shown.

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность нашим коллегам из ИЭРиЖ УрО РАН Т.С. Ослиной, М.В. Чибирыку, Ю.М. Чибирыку, а также сотрудникам и студентам УрФУ П.В. Рудоискателю, К.И. Фадееву, А. Берлякову, М.А. Елькиной, С.В. Зыкову, Е.П. Изварину, Т. Лукиных, П. Тепловой, В.В. Сапронову за помощь в сборе энтомологического материала.

Работа выполнена при поддержке программы УрО РАН «Живая природа» № 12 (проект 15-12-4-25) и гранта РФФИ 16-04-01831а.

Литература

- Breuker C.J., Gibbs M., Merckx T., Van Dongen S., Van Dyck H. 2010. The use of geometric morphometrics in studying butterfly wings in an evolutionary ecological context // Elewa A.M.T. (Ed.): Morphometrics for non-morphometricians. Heidelberg: Springer-Verlag. P.271–287.
- Climatic Atlas of the USSR. 1960. M. Vol.1. 400 p.
- Douwes P. 1980. Periodical appearance of species of the butterfly genera *Oeneis* and *Erebia* in Fennoscandia (Lepidoptera, Satyridae) // Entomologia generalis. Vol.6. P.151–157.
- Dubatolov V.V., Korshunov Y.P., Gorbunov P.Yu., Kosterin O.E., Lvovsky A.L. 1998. A review of *Erebia ligea*-complex (Lepidoptera, Satyridae) from Eastern Asia // Transactions of the lepidopterological society of Japan. Vol.49. No.3. P.177–193.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. Vol.4(1). P.1–9.
- Heliövaara K., Väisänen R., Simon C. 1994. Evolutionary ecology of periodical insects // Trends in Ecology & Evolution. Vol.9. No.12. P.475–480.

- <http://meteo.ru/climate/>
- Ivanov A.I., Luchtanov V.A., Prasolov V.N., Sokolov B.M. 1987. [The periodicity of butterflies *Erebia ligea* L., *E. embla* Thunb. and *Oeneis jutta* Hbn. (Lepidoptera, Satyridae) flight period in the Leningrad region] // Vestnik Leningradskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Ser.3. No.10. P.8–12. [In Russian].
- Kleckova I., Vrba P., Konvicka M. 2015. Quantitative evidence for spatial variation in the biennial life cycle of the mountain butterfly *Erebia euryale* (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Czech Republic // European Journal of Entomology. Vol.112. No.1. P.114–119.
- Kulikov P.V., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N. 2013. [Ural endemic plants in the Sverdlovsk region flora]. Ekaterinburg: Goshchitskiy. 612 p. [In Russian].
- Nylin S., Gotthard K. 1998. Plasticity in life-history traits // Annual review of Entomology. Vol.43. P.63–83.
- Rasband W.S. 2014. ImageJ: (program). URL: <http://imagej.nih.gov/ij/>
- Ritchie M. 2001. Chronic speciation in periodical cicadas // Trends in Ecology & Evolution. Vol.16. No.2. P.59–61.
- Rohlf F.J. 2017. TpsDig version 2.29. Ecology & Evolution: (program). N.Y.: Suny at Stony Brook.
- Sanzana M.-J., Parra L.E., Sepúlveda-Zúñiga E., Benítez H.A. 2013. Latitudinal gradient effect on the wing geometry of *Auca coctei* (Guérin) (Lepidoptera, Nymphalidae) // Revista Brasileira de Entomologia. Vol.57. No.4. P.411–416.
- Sheets H.D. 2003. IMP — Integrated Morphometrics Package: (program). N.Y.: Canisius College. URL: <http://www2.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>
- Shkurikhin A.O., Oslina T.S. 2016. Seasonal variation of the forewing in polyvoltine whites *Pieris rapae* L. and *P. napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) in the forest-steppe zone of the Southern Urals // Russian Journal of Ecology. Vol.47. No.3. P.296–301.
- Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford university press. 264 p.
- Tatarinov A.G., Dolgin M.M. 1999. [Rhopalocera (Fauna of European North-East of Russia. Rhopalocera; Vol.VII, part 1)]. SPb.: Nauka. 183 p. [In Russian].
- Tatarinov A.G., Dolgin M.M. 2001. [Rhopalocera species diversity on European North-East of Russia]. SPb.: Nauka. 244 p. [In Russian].
- [The observations of phenomena and processes in the South Ural State Natural Reserve natural complex. Chronicle of nature. Book XXV. 2014 year]. Revet'. 2015. 166 p. [In Russian].
- Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Evdokimov N.G., Sineva N.V. 2016. Assessment of nonselective elimination effects in rodent communities by methods of geometric morphometrics // Russian Journal of Ecology. Vol.47. No.4. P.383–391.
- Vila M., Björklund M. 2004. Testing biennialism in the butterfly *Erebia palarica* (Nymphalidae: Satyrinae) by mtDNA sequencing // Insect Molecular Biology. Vol.13. No.2. P.213–217.
- Virtual morphology and evolutionary morphometrics in the new millennium // Cardini A., Loy A. (Eds): Hystrix. The Italian journal of mammalogy. 2013. Vol.24. No.1. 148 p.
- Warren B.C.S. 1936. Monograph of the genus *Erebia*. London: British museum of natural history. 407 p.
- Wipking W., Mengelkoch C. 1994. Control of alternate-year flight activities in high-alpine Ringlet butterflies (*Erebia*, Satyridae) and Burnet moth (*Zygaena*, Zyganidae) from temperate environments // Insect life-cycle polymorphism: Theory, evolution and ecological consequences for seasonality and diapause control. Danks H.V. (Ed.). Dordrecht: Kluwer academic publishers. P. 313–347.
- Zakharova E.Yu. 2008. [Seasonal variability of *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) wing pattern on the Middle Urals] // Lyubishchevskiy chteniye (Sovremennyye problemy evolyutsii). Vol.2. Sektsiya ekologii i biologii. Ul'yanovsk. Ul'yanovskiy gosudarstvennyy pedagogicheskiy universitet. P.30–38. [In Russian].
- Zakharova E.Yu. 2010. Seasonal variability of wing length and eyespots in populations of *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera, Satyridae) in the Middle Urals // Entomological Review. Vol.90. No.6. P.669–678.
- Zakharova E.Yu., Tatarinov A.G. 2016. Chrono-geographical approach to analysis of variability of bicyclic *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) species in the Urals // Contemporary Problems of Ecology. Vol.9. No.3. P.272–281.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. N.Y.: Elsevier Acad. Press. 443 p.

Поступила в редакцию 25.08.2017