

ВЯЧЕСЛАВ ВАСИЛЬЕВИЧ ГОРБАЧ

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
gorbach@psu.karelia.ru

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭЛЕМЕНТОВ РИСУНКА НА КРЫЛЬЯХ ГЛАЗКА ЦВЕТОЧНОГО *APHANTOPUS HYPERANTUS* (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE)*

С локальной территории площадью 4 км² описан 71 вариант крылового рисунка глазка цветочного. Выявлены половые отличия, значимой сезонной и топической дифференциации среди бабочек не обнаружено. Результаты изучения индивидуальной изменчивости и почти полное отсутствие повторных отловов меченых особей позволяют предположить, что данному виду в местных условиях не свойственен оседлый образ жизни; расселяясь, бабочки перемешиваются, формируя на рассматриваемой территории неделимую популяцию.

Ключевые слова: глазок цветочный, *Aphantopus hyperantus*, крыловой рисунок, изменчивость, популяция, мечение бабочек

Изменчивость – одно из фундаментальных свойств живого. В основе индивидуальной изменчивости лежат генетические явления, внешний же облик особи есть результат комплексного взаимодействия генотипа и условий среды. Вклад каждого из этих факторов в формирование определенных морфологических признаков оценить довольно сложно, между тем генетическая составляющая обычно выявляется при изучении особей разной степени родства [9]. Принцип сходства генетически родственных организмов служит основанием для выделения таксономических категорий и крупных территориальных группировок. Одним из излюбленных объектов фенотипических исследований являются бабочки. По рисунку крыльев обычно судят о географической изменчивости видов, выделяют новые таксоны и проводят ревизии ранее описанных [1], [5], [6], [7], [8]. В других случаях предметом изучения являются закономерности формирования самого рисунка [10], [11], [15], [16].

Настоящее исследование посвящено индивидуальной изменчивости бабочек, населяющих локальную территорию. Объектом изучения стал глазок цветочный *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758), небольшая дневная бабочка, широко распространенная в умеренном поясе Европы и Азии. В Восточной Фенноскандии вид населяет разнообразные луга. Гусеница питается на злаках. Бабочки появляются в конце июня и летают до августа [12], [14]. Пространственная организованность популяций вида во многом остается неясной. Существует мнение [13], что глазок цветочный является оседлым видом, а население той или иной локальной территории выявляется как большая, более или менее непрерывная популяция, некий континуум сменяющих друг друга скоплений особей, формирую-

щихся в подходящих местообитаниях. Подобная модель пространственной организованности населения предполагает некоторую степень обособленности внутрипопуляционных группировок, которая должна неизбежно возражать при сокращении численности вида, когда особи вследствие уменьшения общей дисперсии оказываются сконцентрированными лишь в наиболее благоприятных для развития местах. Низкая миграционная активность бабочек в подобных условиях способна ограничивать обмен генетической информацией и тем самым приводить к появлению хоть и небольших, но устойчивых пространственных отличий в частоте встречаемости различных фенотипов. Существование таких отличий может стать весомым аргументом в пользу самостоятельности биотопических группировок, которые при определенных условиях могут рассматриваться в качестве полноценных популяций. В данной работе мы изучаем изменчивость элементов крылового рисунка бабочек с целью обоснования пространственной дифференциации населения исследуемой территории. Подтвердить гипотезу об оседлости вида был призван эксперимент с мечением бабочек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в окрестностях с. Кончезера (Кондопожский район Республики Карелия, 62°07' с. ш., 34° в. д.) на территории в 4 км² (рис. 1). Здесь глазок цветочный встречается повсеместно. Для проведения эксперимента были выбраны участки с наиболее высокой численностью бабочек. Эти выделы представляют собой разнотравно-злаковые суходольные луга площадью 3–4 га, отделенные от соседних открытых биотопов более или менее выраженными перелесками. На подготовительном этапе,

в июле 2004 года, провели выборочные сборы бабочек и по коллекции составили таблицу возможных морф, вариантов крылового рисунка вида. В следующем, 2005, году особей отлавливали и здесь же, используя подготовленную таблицу, описывали особенности рисунка. Для изучения подвижности вида каждую особь метили индивидуальным номером и немедленно освобождали. Метки наносили нетоксичной ручкой-маркером на нижнюю поверхность левого заднего крыла [2]. Обычно каждый участок посещали 2–3 раза в неделю, но из-за неблагоприятных погодных условий запланированные визиты порой приходилось откладывать на несколько дней. Связь между признаками исследовали с помощью корреляционного анализа. Критерий χ^2 использовали для оценки различия частот в полученных выборках.



Рис. 1. Исследуемая территория: 1 – озера; 2 – леса; 3 – открытый ландшафт, включающий жилые и хозяйственные постройки с. Кончезера, сельскохозяйственные угодья и перелески; 4 – шоссейные и грунтовые дороги; 5 – изученные участки

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего изучено 600 особей глазка цветочного (табл. 1). Установлено, что рисунок крыльев у местных бабочек в целом соответствует норме [15]. В наиболее типичном варианте на исподе крыльев имеются глазчатые пятна в светлых ободках с хорошо развитыми белыми ядрами (рис. 2). Взаимосвязь числа исследуемых элементов рисунка на передних и задних крыльях проявляется слабо ($r = 0,18$, $df = 599$, $t = 4,44$, $p < 0,001$). По передним крыльям существуют значимые половые различия ($\chi^2 = 463,61$, $df = 2$, $p < 0,001$), а по задним среди всех бабочек выделяются лишь самцы, собранные на участке С в 2004 году ($\chi^2 = 75,36$, $df = 2$, $p < 0,001$, рис. 3). В остальных случаях существенных сезонных и топических отличий не обнаружено (χ^2 с $p > 0,166$). Комбинация и выраженность элементов рисунка меняются в широком диапазоне, всего описана 71 морфа (табл. 2). Обычны случаи редукции глазков вплоть до полного их исчезновения. Особи с крупными эллипсовидны-

ми глазками или со сверхкомплектными элементами попадают редко. Большинство бабочек (68 % самок и 61 % самцов) имеют полный набор глазчатых пятен на задних крыльях. Рисунок передних крыльев более изменчив (рис. 4): половина самок представлена тремя морфами (2с – 31 %, 3b – 12 % и 13b – 11 %), а у половины самцов их насчитывается по меньшей мере пять (4a – 11 %, 5a – 15 %, 10a – 5 %; 13b – 9 %, 23a – 10 %). Около 70 % описанных вариантов рисунка регистрировали в единичных случаях. Анализ встречаемости морф, для которых имелись достаточные по объему выборки, не выявил какой-либо пространственной дифференциации: распределение эмпирических частот не отличается от равномерного распределения ($\chi^2 < 4,77$, $df = 3$, $p > 0,189$). Значимые отличия отмечены лишь для самцов морфы 23d ($\chi^2 = 25,01$, $df = 3$, $p < 0,001$), более половины из которых отловлено на участке С в 2004 году.

Таблица 1

Число изученных особей глазка цветочного

Год	Пол	Участки			
		A	B	C	D
2004	Самцы	27	21	41	70
	Самки	7	15	16	3
2005	Самцы	25	44	38	56
	Самки	57	77	46	57

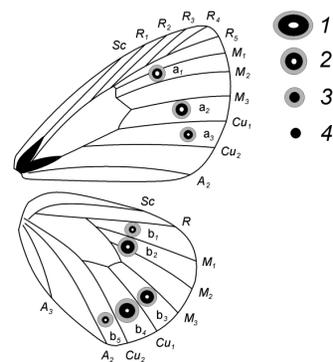


Рис. 2. Исследуемые элементы рисунка на нижней поверхности крыльев глазка цветочного: Sc – A₃ – стандартные обозначения жилок; a и b₁ – элементы рисунка; 1 – эллипсовидное глазчатое пятно; 2 – глазчатое пятно; 3 – пятно с точкой; 4 – точка

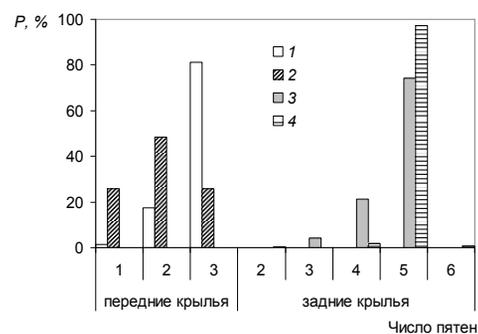


Рис. 3. Число пятен на крыльях глазка цветочного: 1 – самки, 2 – самцы, 3 – самцы, отловленные на участке С в 2004 году, 4 – остальные особи

Таблица 2

Изменчивость рисунка на крыльях глазка цветочного

Морфа	Особенности рисунка		Число особей, экз.	
	Переднее крыло	Заднее крыло	Самцы	Самки
1a	$(+1)a_1-a_2-(+1)a_3$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	3	2
2a	$a_1-a_2-a_3$	$b_1-b_2-(+1)b_3-(+1)b_4-b_5$	0	1
2b		$b_1-(+1)b_2-b_3-b_4-b_5$	0	1
2c		$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	2	85
2d		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	4	15
3a	$a_1-a_2-(-1)a_3$	$(+1)b_1-(+1)b_2-b_3-b_4-b_5$	0	2
3b		$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	4	34
3c		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	0	3
4a	$a_1-a_2-(-2)a_3$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	36	13
5a	a_1-a_2	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	47	15
5b		$(-1)b_1-(+1)b_2-b_3-b_4-b_5$	0	1
5c		$(-2)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	5	3
5d		$b_1-b_2-(-2)b_3-b_4-b_5$	0	1
5e		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-(-1)b_5$	1	5
5f		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-(-2)b_5$	11	0
5e		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-(-3)b_5$	0	1
6a	$a_1-(-1)a_2-a_3$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	0	5
7a	$a_1-(-2)a_2-a_3$	$(-1)b_1-(-1)b_2-b_3-b_4-b_5$	1	0
8a	$a_1-(-1)a_2-(-1)a_3$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	2	9
8b		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	1	1
8c		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-(-1)b_5$	0	1
9a	$a_1-(-1)a_2-(-2)a_3$	$b_1-b_2-b_3-b_4-(-1)b_5$	1	1
9b		$(-1)b_1-b_2-(-1)b_3-b_4-(-1)b_5$	0	1
10a	$a_1-(-1)a_2$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	17	10
10b		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	1	1
11a	$a_1-(-2)a_2$	$b_1-b_2-b_3-b_4-(-1)b_5$	5	0
11b		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	0	2
11c		$(-3)b_1-b_2-(-3)b_3-b_4-b_5$	4	0
12a	a_1	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	3	0
12b		$(-1)b_1-(-1)b_2-b_3-b_4-b_5$	1	0
12c		$(-1)b_1-b_2-(-3)b_3-(-1)b_4-b_5$	5	1
13a	$(-1)a_1-a_2-a_3$	$b_1-(+1)b_2-b_3-(+1)b_4-b_5$	0	1
13b		$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	30	30
14a	$(-1)a_1-a_2-(-1)a_3$	$b_1-b_2-b_3-b_4-(-1)b_5$	4	1
15a	$(-1)a_1-a_2-(-2)a_3$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	1	0
16a	$(-1)a_1-a_2$	$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	1	1
17a	$(-1)a_1-(-1)a_2-a_3$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	0	2
18a	$(-1)a_1-(-1)a_2-(-1)a_3$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	1	0
18b		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	4	1
18c		$b_2-b_3-b_4-b_5$	1	0
19a	$(-1)a_1-(-1)a_2-(-2)a_3$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	4	0
19b		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	6	4
19c		$(-1)b_1-b_2-(-1)b_3-b_4-b_5$	2	0
19d		$(-1)b_1-(-1)b_2-(-1)b_3-(-1)b_5$	2	0
20a	$(-1)a_1-(-1)a_2$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	4	5
20b		$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	15	2
20c		$(-1)b_1-b_2-(-1)b_3-b_4-(-1)b_5$	2	0
20d		$b_2-b_3-b_4-b_5$	0	1
20e		$b_2-b_3-b_4-(-2)b_5$	1	0
20f		$(-2)b_4-(-2)b_5$	1	0
21a	$(-1)a_1-(-2)a_2-(-2)a_3$	$(-1)b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	2	2
22a	$(-1)a_1-(-2)a_2$	$b_1-b_2-b_3-b_4-b_5$	2	0
22b		$(-1)b_1-(-1)b_2-b_3-b_4-b_5$	3	0

23a	(-1)a ₁	b ₁ -b ₂ -b ₃ -b ₄ -b ₅	33	6
23b		(-1)b ₁ -(-1)b ₂ -(-1)b ₃ -(-1)b ₄ -(-1)b ₅	2	0
23c		(-2)b ₁ -(-2)b ₂ -(-2)b ₃ -(-2)b ₄ -(-2)b ₅	1	0
23d		(-1)b ₁ -b ₂ -b ₃ -b ₄	20	2
23e		b ₂ -b ₃ -b ₄ -b ₅	1	0
23f		b ₂ -(-2)b ₃ -b ₄ -(-2)b ₅	0	1
23g		b ₄ -b ₅	1	0
23h		(-1)b ₁	2	3
24a	(-2)a ₁ -(-1)a ₂	b ₁ -b ₂ -b ₃ -b ₄ -b ₅	12	1
25a	(-2)a ₁ -(-2)a ₂	(-1)b ₁ -(-2)b ₂ -(-2)b ₃ -(-2)b ₄ -(-2)b ₅	2	0
26a	(-2)a ₁	b ₁ -b ₂ -b ₃ -b ₄ -b ₅	1	0
26b		(-1)b ₁ -(-1)b ₂ -(-1)b ₃ -(-1)b ₄ -(-1)b ₅	1	0
26c		(-1)b ₂ -(-1)b ₃ -(-1)b ₄ -(-1)b ₅	1	0
26d		(-1)b ₁ -b ₂ -(-2)b ₃ -b ₄ -(-1)b ₅	0	1
26e		(-2)b ₂ -(-1)b ₃ -b ₄ -b ₅	1	0
26f		(-2)b ₁ -(-2)b ₂ -(-1)b ₃ -(-1)b ₄ -(-1)b ₅	1	0
27a		(-1)b ₁ -b ₂ -b ₃ -b ₄ -b ₅	2	0
27b	(-1)b ₁ -(-1)b ₂ -b ₃ -b ₄ -b ₅	1	0	

Примечание. Элементы a₁ и b₁ соответствуют рис. 2 и 4; - - разделитель элементов; если пятно глазчатое, то перед литерой нет скобок; (+1) - эллипсовидное глазчатое пятно; (-1) - пятно с точкой; (-2) - точка.

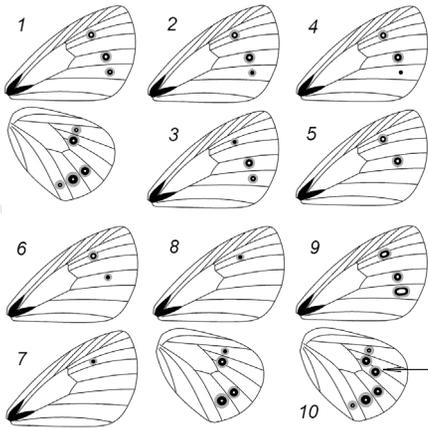


Рис. 4. Варианты рисунка нижней поверхности крыльев глазка цветочного: 1 - морфа 2с, 2-7 - рисунок передних крыльев морф 3b, 13b, 4a, 5a, 10a, 23a соответственно, 8 - морфа 23d; 9 - рисунок с эллипсовидными элементами, 10 - сверхкомплектное пятно b6 в рисунке задних крыльев

Эксперимент с мечением бабочек не дал ожидаемых результатов. Из 400 бабочек, помеченных в течение сезона 2005 года, лишь одна попала во время следующего посещения исследуемой территории. Между тем только что меченых особей отлавливали довольно часто.

ОБСУЖДЕНИЕ

Глазок цветочный оказался не столь многочисленным видом, как ожидалось исходя из визуальных наблюдений и результатов учетов на трансектах [12]. В 2005 году, когда на исследуемых участках отлавливали каждую замеченную бабочку, удалось описать и пометить всего 400 особей. Объемы полученных выборок вполне сравнимы с таковыми для краснокнижной мнемозины [3] и намного ниже, чем у перламутровки *Boloria aquilonaris* [2]. Кроме того, встречаемость бабочек не отличалась стабильностью

даже во время их массового лёта, и порой, для того чтобы пометить приемлемое число особей, на участке приходилось проводить больше времени, чем обычно.

Отсутствие повторных отловов меченых особей при последующих посещениях изучаемых участков не может быть интерпретировано однозначно. С одной стороны, результаты эксперимента отвергают предположение об оседлости бабочек, с другой стороны, наблюдаемый эффект может быть следствием высокой смертности особей между отловами. В тех случаях, когда речь идет об оседлых видах, приуроченных к небольшим местообитаниям, встречаемость меченых особей достигает 50 и даже 70 %. При увеличении площади населенных биотопов или их дисперсии доля повторных отловов может падать до 10-15 %, но бабочки тем не менее довольно долго остаются в тех же местах, где были помечены [2]. Даже у такого подвижного вида, как ленточник тополевый, на территории в 20 км² повторно попадались до 20 % особей [4]. Предполагаемая высокая смертность бабочек в периоды между отловами, по-видимому, может иметь место в случае длительных пауз, возникающих из-за ухудшения погодных условий, но, как показывает опыт, даже двухнедельный интервал не приводит к полному исчезновению меченых бабочек оседлого вида с исследуемой территории [3]. Манипуляции, связанные с отловом и мечением бабочек, вряд ли существенным образом влияют на их выживаемость. После мечения происходит снижение двигательной активности, но в течение часа бабочки, по крайней мере большинство из них, восстанавливаются и начинают попадаться повторно. Этот эффект известен уже довольно давно, поэтому и рекомендуется во избежание искажений в оценках проводить мечение с интервалом не менее одних суток. При-

нимая во внимание изложенные выше доводы, почти полное отсутствие повторных отловов у глазка цветочного можно объяснить лишь быстрой сменой населения исследуемых участков. Такое поведение согласуется с широким распространением необходимых для существования и воспроизводства вида ресурсов. И поскольку в местных условиях имеется большое число биотопов с обилием кормовых растений гусениц и источников нектара для имаго в составе сообществ, то и строгая приуроченность бабочек к конкретным местообитаниям вряд ли имеет смысл. Вместе с тем не исключено, что в ландшафтах с высокой дисперсией подходящих биотопов виду свойственен оседлый образ жизни.

Установленный факт несущественности отличий крылового рисунка у особей с разных участков не противоречит выводу об отсутствии оседлости у вида в местных условиях. Никаких пространственных разграничений в пределах рассматриваемой территории, по-видимому, не существует, бабочки в той или иной мере перемешиваются, формируя единую популяцию. Более высокая, чем у самок, фенотипическая изменчивость самцов – общебиологическое явление, имеющее генетическую природу. Наблюдаемое в 2004 году на участке С преобладание самцов

морфы 23d, скорее всего, обусловлено случайными причинами, поскольку в тот сезон участки посещали менее регулярно, чем на следующий год, и собирали не более трети от числа замеченных бабочек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комбинации и выраженность элементов рисунка на крыльях глазка цветочного весьма изменчивы, но значимой пространственной дифференциации бабочек не выявлено. Отсутствие повторных отловов в эксперименте с мечением бабочек позволяет считать, что виду в местных условиях не свойственен оседлый образ жизни. Глазок цветочный, таким образом, не формирует стабильных внутрипопуляционных группировок, в местообитаниях происходит постоянная смена населения и бабочки, перемешиваясь, обеспечивают непрерывность популяции в пределах исследуемой территории.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Автор глубоко признателен выпускнице эколого-биологического факультета 2006 года И. В. Павлючене, активно участвовавшей в исследованиях по данной теме в студенческие годы.

* Работа выполнена при поддержке Программы стратегического развития (ПСР) ПетрГУ в рамках реализации комплекса мероприятий по развитию научно-исследовательской деятельности на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Артемьева Е. А. Об изменчивости некоторых признаков крылового рисунка голубянки *Polyommatus icarus* (Lepidoptera, Lycaenidae) // Вестник зоологии. 1990. № 6. С. 70–76.
2. Горбач В. В. Сезонная динамика численности и половой состав популяции перламутровки *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) // Зоологический журнал. 1998. Т. 77. № 5. С. 576–581.
3. Горбач В. В., Кабанен Д. Н. Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 12. С. 1493–1505.
4. Горбач В. В., Сааринен К., Резниченко Е. С. К экологии тополевого ленточника *Limnitis populi* (Lepidoptera, Nymphalidae) Восточной Фенноскандии // Зоологический журнал. 2010. Т. 89.
5. Захарова Е. Ю., Кулакова О. И., Татаринцов А. Г. Географическая изменчивость *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera, Satyridae) // Евразийский энтомологический журнал. 2006. Т. 5. № 2. С. 165–172.
6. Кулакова О. И., Татаринцов А. Г. К познанию фенотипической изменчивости чернушки *Erebia rossii* (Curtis, 1834) (Lepidoptera, Satyridae) на Полярном Урале // Вестник Поморского университета. Сер. «Естественные и точные науки». 2005. № 2. С. 70–78.
7. Татаринцов А. Г. Заметки об изменчивости и биологии тундровой бархатницы *Oeneis bore* (Schneider, 1792) (Lepidoptera: Satyridae) на Полярном Урале // Русский энтомологический журнал. 1998. Т. 7. № 1–2. С. 71–75.
8. Татаринцов А. Г., Долгин М. М. К познанию внутривидовой изменчивости бархатницы *Erebia euryale* Esp. (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России // Энтомологическое обозрение. 1999. Т. 88. Вып. 1. С. 155–162.
9. Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
10. Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. М.: Советская наука, 1949. 899 с.
11. Carroll S. B., Gates J., Keys D. N. et al. Pattern formation and eyespot determination in butterfly wings // Science. 1994. Vol. 265. P. 109–114.
12. Gorbach V. V., Saarinen K. The butterfly assemblages of Onega Lake Area in Karelia, middle taiga of NW Russia (Hesperioidea, Papilionoidea) // Nota lepid. 2003. Vol. 25. P. 267–279.
13. Hanski I., Kuussaari M. Butterfly metapopulation dynamics // Population dynamics: new approaches and synthesis. San Diego: Academic Press, 1995. P. 149–171.
14. Marttila O., Saarinen K., Aarnio H., Haahtela T., Ojalainen P. Päiväperhosopas. Suomi ja lähialueet. Helsinki: Tammi, 2000. 231 s.
15. Merit K. Les aberrations d'*Aphantopus hyperantus* L. (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) // Alexanor. 1993. Vol. 8. P. 178–180.
16. Quivaon D. Satyrines a taches surnumeraires (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) // Alexanor. 1993. Vol. 8. P. 180–182.