

**Морфологическая изменчивость
Melanargia russiae (Esper, 1783) (Lepidoptera, Satyridae)
из основной части ареала и при его расширении на север
в условиях меняющегося климата**

Е. Ю. ЗАХАРОВА, А. О. ШКУРИХИН, Т. С. ОСЛИНА

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

Статья поступила 14.11.2016

Принята к печати 07.03.2017

АННОТАЦИЯ

Обнаружено связанное с потеплением климата смещение границ ареала западно-центральноевразийского суббореального вида бархатниц *Melanargia russiae* в Уральском регионе из северной лесостепи в подзону предлесостепных сосново-березовых лесов. Проанализированы закономерности морфологической изменчивости крыльев *M. russiae* из краевых северных популяций, а также из основной части ареала на территории Урала. Результаты анализа комплекса морфологических признаков (размер, форма крыльев, глазчатые пятна крылового рисунка) подтверждают гипотезу о формировании локальной популяции на юге Свердловской обл. и противоречат гипотезе о миграционном происхождении обнаруженных имаго *M. russiae*.

Ключевые слова: расширение ареала, изменение климата, изменчивость, форма крыльев, глазчатые пятна, Урал, *Melanargia russiae*.

На основе многолетних климатических исследований установлено, что на всей территории России наблюдается потепление. Средняя скорость роста среднегодовой температуры воздуха на территории страны с 1976 по 2014 г. составила 0,42 °С за 10 лет. Потепление в основном происходит в холодное время года, что приводит к смягчению климата почти повсеместно [Методы..., 2012; Доклад..., 2015]. Анализ климатических данных метеостанции г. Екатеринбурга [<http://www.pogodaiklimat.ru/file.htm>] показывает, что тренд климатических изменений на Урале в целом соответствует общероссийскому – происходит постепенное потепление при об-

щем увеличении количества осадков (табл. 1). Некоторое исключение составляет период с 2010 по 2015 г., когда повышение среднегодовых температур сопровождалось снижением общего количества осадков и, соответственно, возрастанием аридности климата.

Изучение реакций живых организмов на современные изменения климата представляет собой актуальную проблему эволюционной экологии. К настоящему времени накоплено значительное количество данных, сделан ряд обобщений и прогнозов, касающихся различных групп растений и животных [Parmesan, Yohe, 2003; Parmesan, 2006; Шварцман и др., 2007; и др.]. Насекомые как

Т а б л и ц а 1
Климатические данные за 50 лет по данным метеостанции г. Екатеринбурга

Пятилетний период	Средняя температура воздуха за период, °С	Суммарное количество осадков, мм	Индекс аридности Де Мартона
1966–1970	1,27	2636	3,90
1971–1975	2,37	2105	2,84
1976–1980	1,92	2421	3,39
1981–1985	2,85	2572	3,34
1986–1990	2,86	2729	3,54
1991–1995	3,11	2614	3,32
1996–2000	2,71	2783	3,65
2001–2005	3,36	2757	3,44
2006–2010	3,44	2727	3,38
2011–2015	3,40	2559	3,18

весьма значимый и весомый компонент сообществ изучены с этой точки зрения достаточно хорошо. В зависимости от видовых особенностей, они могут реагировать на изменения климата соответствующими сдвигами своих ареалов, вспышками или депрессией численности, изменениями фенологии, вольтинизма, морфологии, физиологии и поведения [Bale et al., 2002; Рубцов, Уткина, 2010; Мусолин, Саулич, 2012; и др.]. Чешуекрылые (Lepidoptera) представляют собой удобную модельную группу для проведения подобного рода экологических исследований. В наибольшей степени это относится к дневным чешуекрылым (*Rhopaloscega*) вследствие проведения регулярных фаунистических работ и хорошей изученности огромного количества локальных фаун и целых регионов [Saarinen et al., 2003; Wilson et al., 2005; Sparks et al., 2007; Illan et al., 2012], а также к различным видам чешуекрылых-филлофагов из-за их экономического значения в качестве вредителей сельского и лесного хозяйства [Battisti, 2008].

В данной статье рассматривается характер распространения и закономерности морфологической изменчивости крыльев одного из видов дневных чешуекрылых – бархатницы *Melanargia russiae* (Esper, 1784) (Lepidoptera, Satyridae) в пределах Уральского региона в связи с современными климатическими изменениями. *M. russiae* – западно-

центральноевразийский суббореальный вид, приуроченный к степной и лесостепной природным зонам [Татаринов, Горбунов, 2014]. На европейской части ареала, где к началу XXI в. его численность оставалась достаточно стабильной [Van Swaay, Warren, 1978], распространение вида изучено достаточно подробно. *M. russiae* встречается на территории 13 европейских государств и представляет собой “вид-специалист”, местообитаниями которого являются открытые биотопы: сухие степи, суходольные, альпийские и субальпийские луга, влажные и разнотравные луга, поляны и опушки в хвойных и смешанных лесах, заросли кустарников [Van Swaay et al., 2006].

На некоторых территориях, например, в Венгрии, последние находки этой бархатницы сделаны около 100 лет назад, и вид считается полностью исчезнувшим. В качестве возможных причин исчезновения предполагается антропогенная трансформация территории: дренажные работы, повлекшие за собой изменения мезоклимата, и интенсивное использование лесных массивов в качестве пастбищ во время Первой мировой войны [Bálint, Katona, 2013]. При изучении распространения вида и изменения границ ареала в природных условиях часто оказывается трудно или невозможно выявить ведущий фактор, влияющий на исчезновение или появление вида на какой-либо территории. Очевидно, что как наличие пригодных биотопов и кормовых растений, так и климатические параметры могут оказывать лимитирующее воздействие на распространение вида.

Согласно наблюдениям и данным литературы, как в европейской [Van Swaay et al., 2006], так и в азиатской [Gorbunov, Kosterin, 2007] частях ареала *M. russiae* весьма толерантна к значительной антропогенной трансформации степных сообществ и успешно заселяет старые залежи, пустыри и пастбища, подверженные перевыпасу. Моделирование 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 т. д., показало, что *M. russiae* является видом максимально чувстви-

тельным к возможным климатическим изменениям [Settele et al., 2008]. Поэтому логично ожидать смещение границ современного ареала бархатницы в связи с потеплением климата, происходящим в настоящее время. При расширении ареала вида в новых краевых популяциях возможны быстрые морфогенетические перестройки и процессы формообразования, позволяющие наблюдать начальные этапы микроэволюции [Васильев, 2009].

В Уральском регионе номинативный подвид *M. russiae* встречается повсеместно на территории Республики Башкортостан, Оренбургской, Челябинской и Курганской областей на открытых степных пространствах. В лесостепной зоне бабочки предпочитают остепненные горные склоны южной экспозиции, злаковые и разнотравно-злаковые луга, залежи и овраги.

На севере ареал вида ограничен подзонами южной тайги и подтайги. Более или менее четко северную границу распространения *M. russiae* можно провести по 56° с. ш. Так, для территории Сибири наиболее северные находки вида известны из с. Кайлы Новосибирской обл. – 55°17' с. ш., 84°05' в. д. [Коршунов, 1974; Ивонин и др., 2009] и Муромцевского р-на Омской обл. – 56°24' с. ш., 75°16' в. д. [Князев, 2009]. Единичные особи бабочек регистрировались А. Г. Татаринковым [2012] в разные годы в северной полосе южной тайги северо-востока Русской равнины. В недавно вышедшей статье по фауне булавоусых чешуекрылых Урала [Татаринов, Горбунов, 2014] для *M. russiae* наиболее северными являются две географические точки: Пермская обл., нижнее течение р. Сылва, биостанция “Предуралье” Пермского государственного университета (57°21' с. ш., 57°08' в. д.) и окрестности пос. Кузино Свердловской обл. (57°01' с. ш., 59°25' в. д.). Кроме того, для начала и середины XX в. известны находки вида в окрестностях г. Пермь (57°58' с. ш., 56°12' в. д.) и из с. Курганово Свердловской обл. (56°37' с. ш., 60°22' в. д.) [Горбунов, Ольшванг, 1997]. Одна самка *M. russiae* поймана в Висимском заповеднике (Свердловская обл., окрестности с. Большие Галашки 57°28' с. ш., 59°29' в. д.) 28.06.2012 сотрудником Уральского федерального университета (УрФУ) П. В. Рудоискателем и передана

в музей Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург). Согласно имеющимся в распоряжении авторов публикациям, данный вид на территории Висимского заповедника (хорошо изученного в энтомологическом отношении) ни ранее, ни позднее не регистрировался [Ухова, Ольшванг, 2014]. Таким образом, все находки вида севернее 56° с. ш. представляют собой поимки случайных залетных особей и являются крайне редкими и несистематическими.

Наиболее северной точкой сбора материала являются окрестности дер. Фомино Сысертского р-на Свердловской обл., где расположена биостанция УрФУ. Данная территория относится к Сысертскому округу подзоны предлесостепных сосново-березовых лесов таежной зоны [Куликов и др., 2013]. Здесь авторы, при участии сотрудников и студентов УрФУ, начиная с 2001 г. ежегодно проводят фенологические и популяционные исследования дневных чешуекрылых. Ни в XX в., ни в первом десятилетии XXI в. *M. russiae* в окрестностях биостанции не регистрировали [Горбунов, Ольшванг, 1997; Татаринов, Горбунов, 2014]. Начиная с 2012 г. вид стали регулярно отлавливать: 1 ♂ 25.06.2012, 1 ♂ 3.07.2012 (Е. Ю. Захарова), 1 ♀ 22.07.2013 (Ю. М. Чибиряк), 1 ♀ 16.07.2013 (П. В. Рудоискатель), 1 ♂ 23.06.2014 (О. Валькеева), 1 ♀ 29.06.2015 (А. О. Шкурихин), 1 ♀ 2.07.2015 (М. В. Чибиряк), 1 ♂ 5.07. 2015 (Ю. М. Чибиряк), 1 ♂ 10.07.2015 (Д. Прохоров), 1 ♀ 22.07.2015 (Е. Ю. Захарова). Регулярные отловы бабочек этого вида на данной территории в течение последних четырех лет указывают на расширение ареала вида и смещение его границы к северу.

Можно предложить две гипотезы о происхождении особей, отловленных в таежной зоне в окрестностях дер. Фомино: во-первых, это могут оказаться случайные мигранты из более южных территорий, во-вторых – особи из небольшой локальной популяции, обособившейся здесь и успешно переживающей зиму. Оценка степени морфологической изменчивости комплекса признаков, таких как крыловая рисунок, размер и форма крыльев, возможно, позволит пролить свет на этот вопрос.

Цель работы – изучить закономерности морфологической изменчивости крыльев

M. russiae из основной части ареала и крайних северных популяций на территории Урала в условиях меняющегося климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучены выборки из нескольких местобитаний *M. russiae* на Южном Урале и сопредельных территориях (рис. 1). Географические координаты мест сбора и объем материала приведены в табл. 2.

Две географические точки из изученных авторами расположены в подзоне северной лесостепи лесостепной зоны – окрестности

дер. Ниж. Тукбаево (Республика Башкортостан) и берег р. Увелка близ устья р. Сухарыш (Челябинская обл.). Популяция *M. russiae* из дер. Ниж. Тукбаево обитает в уникальных растительных сообществах аazonальной Месягутовской лесостепи – южной части северного Красноуфимского лесостепного острова [Крашенинников, Васильев, 1949].

В районе южной лесостепи Зауралья пенеуплена близ границы лесостепной и степной зон расположена территория Леоновских гор на границе Челябинской обл. и Республики Башкортостан. Растительный покров Леоновских гор типичен для горной лесосте-

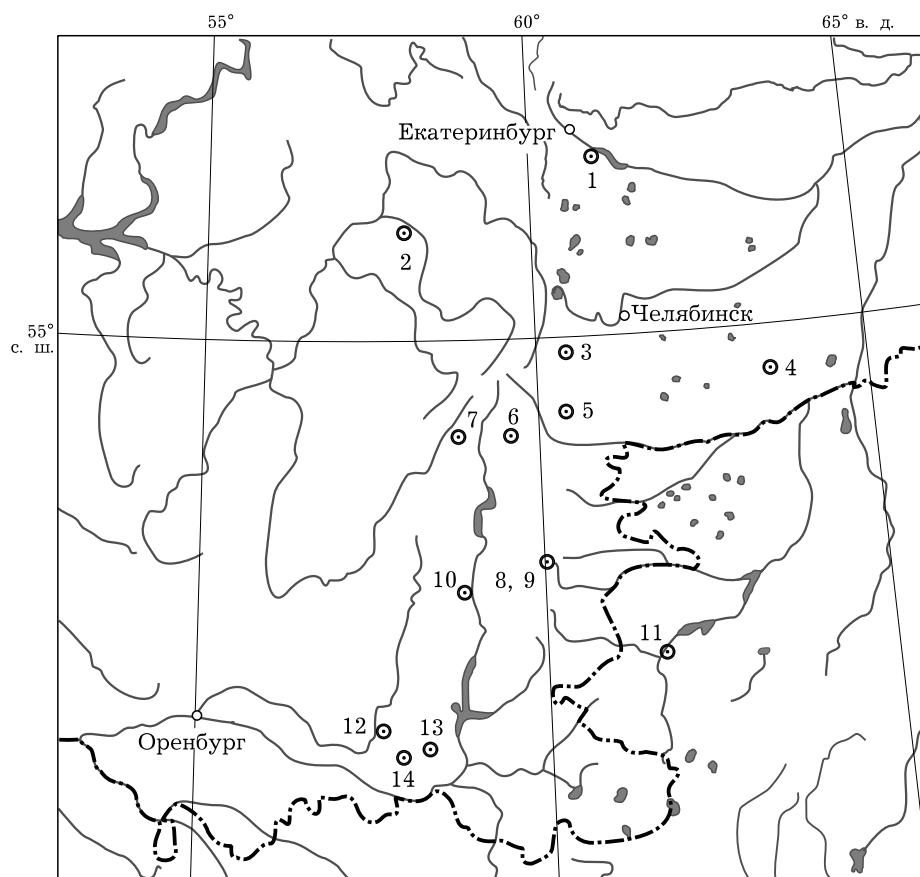


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

Точки сбора материала: 1 – Свердловская обл., Сысертский р-н, окрестности дер. Фомино; 2 – Республика Башкортостан, Дуванский р-н, окрестности дер. Ниж. Тукбаево; 3 – Челябинская обл., Еманжелинский р-н, берег р. Увелка близ устья р. Сухарыш; 4 – Курганская обл., Звериноголовский р-н, окрестности с. Звериноголовское; 5 – Челябинская обл., Троицкий р-н, берег р. Уй, окрестности дер. Осиповка; 6 – Челябинская обл., Верхнеуральский р-н, окрестности пос. Сухтелинский, Шелудивые и Ущельные горы; 7 – Челябинская обл., Верхнеуральский р-н, Леоновские горы, гора Большая; 8 – Челябинская обл., Брединский р-н, берег р. Карагайлы-Аят, окрестности дер. Варшавка; 9 – Челябинская обл., Карталинский р-н, окрестности с. Елизаветопольское; 10 – Челябинская обл., Кизильский р-н, окрестности пос. Ждановский, гора Чека; 11 – Казахстан, Костанайская обл., Денисовский р-н, берег р. Тобол; 12 – Оренбургская обл., окрестности г. Медногорск; 13 – Оренбургская обл., окрестности г. Орск; 14 – Оренбургская обл., Гайский р-н, окрестности с. Губерля

Объем выборок *M. russiae* и географические координаты точек сбора материала с территории Урала

Но- мер	Точка сбора	Год	Объем выбор- ки, экз.		Географические коорди- наты		Коллектор
			самцы	самки	с. ш.	в. д.	
1	Фомино	2012–2015	5	5	56°36'0''	61°3'0''	Указаны в тексте
2	Ниж. Тукбаево	2012	73	4	55°40'16''	58°9'0''	Е. Ю. Захарова
3	Увелка	2008	11	1	54°35'35''	61°6'22''	О. Е. Чащина
4	Звериноголовское	2013, 2014	30	0	54°25'19''	64°45'4''	Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин
5	Осиповка	2014	39	1	54°7'19''	61°5'2''	Е. Ю. Захарова, Ю. М. Чибирик
6	Сухтелинский	2012	67	4	53°55'48''	60°0'7''	Е. Ю. Захарова, Т. С. Ослина
7	Леоновские горы	2009	78	47	53°55'34''	59°1'52''	»
8	Варшавка	2012	25	3	52°49'52''	60°28'26''	»
9	Елизаветопольское	2012	25	2	52°50'11''	60°36'12''	»
10	Чека	2010	54	19	52°45'0''	58°52'1''	Е. Ю. Захарова, П. В. Рудоискатель
11	Тобол	2013	2	9	52°18'25''	61°38'28''	А. О. Шкурихин, П. Ю. Горбунов
12	Медногорск	2007	11	6	51°23'56''	57°35'38''	А. О. Шкурихин, Т. К. Тунева
13	Орск	2010	16	27	51°13'41''	58°25'26''	П. В. Рудоискатель
14	Губерля	2003	28	0	51°8'20''	57°57'11''	П. Ю. Горбунов

пи восточного склона Южного Урала [Куликов, 2005].

Все остальные рассматриваемые популяции *M. russiae* обитают в степной зоне. Согласно ботанико-географическому районированию Челябинской [Куликов, 2005], Оренбургской [Географический атлас..., 1999] и Курганской [Науменко, 2008] областей, места сбора материала можно сгруппировать следующим образом: 1) дер. Осиповка, пос. Сухтелинский, дер. Варшавка, с. Елизаветопольское, гора Чека (подзона ковыльно-разнотравных северных степей); 2) г. Медногорск, с. Звериноголовское (подзона разнотравно-дерновинно-злаковых степей); 3) г. Орск, с. Губерля (подзона южных полынно-злаковых степей).

Особенности строения, формирования и эволюции крылового рисунка видов рода *Melanargia* Meigen, 1828 приведены в классической работе Б. Н. Шванвича [Schwanwitsch, 1931]. Рассматривалась изменчивость только одного типа элементов рисунка – глаз-

чатых пятен. Хорошо известно, что они у бархатниц (Satyridae) могут отсутствовать в крыловом рисунке и проявлять себя в качестве фенов, т. е. устойчивых состояний пороговых признаков [Васильев, 2005; Захарова, 2010; и др.]. Поэтому при изучении изменчивости глазчатых пятен рассматривали одновременно их в качестве неметрических (фенетических) и метрических признаков, регистрируя наличие пятна и его размер в конкретной ячейке крыла каждой особи.

У *M. russiae* возможно расположение пятен в пяти последовательных ячейках на исподе переднего и в семи ячейках заднего крыла. Номенклатура крыловых ячеек и обозначения глазчатых пятен, используемые в работе, приведены на рис. 2, а. На имеющемся материале не обнаружена комбинация рисунка, включающая максимальное количество пятен, она является гипотетической.

Минимальное обнаруженное число пятен на переднем крыле 0, на заднем – четыре (см. рис. 2, б). Диаметры глазчатых пятен,

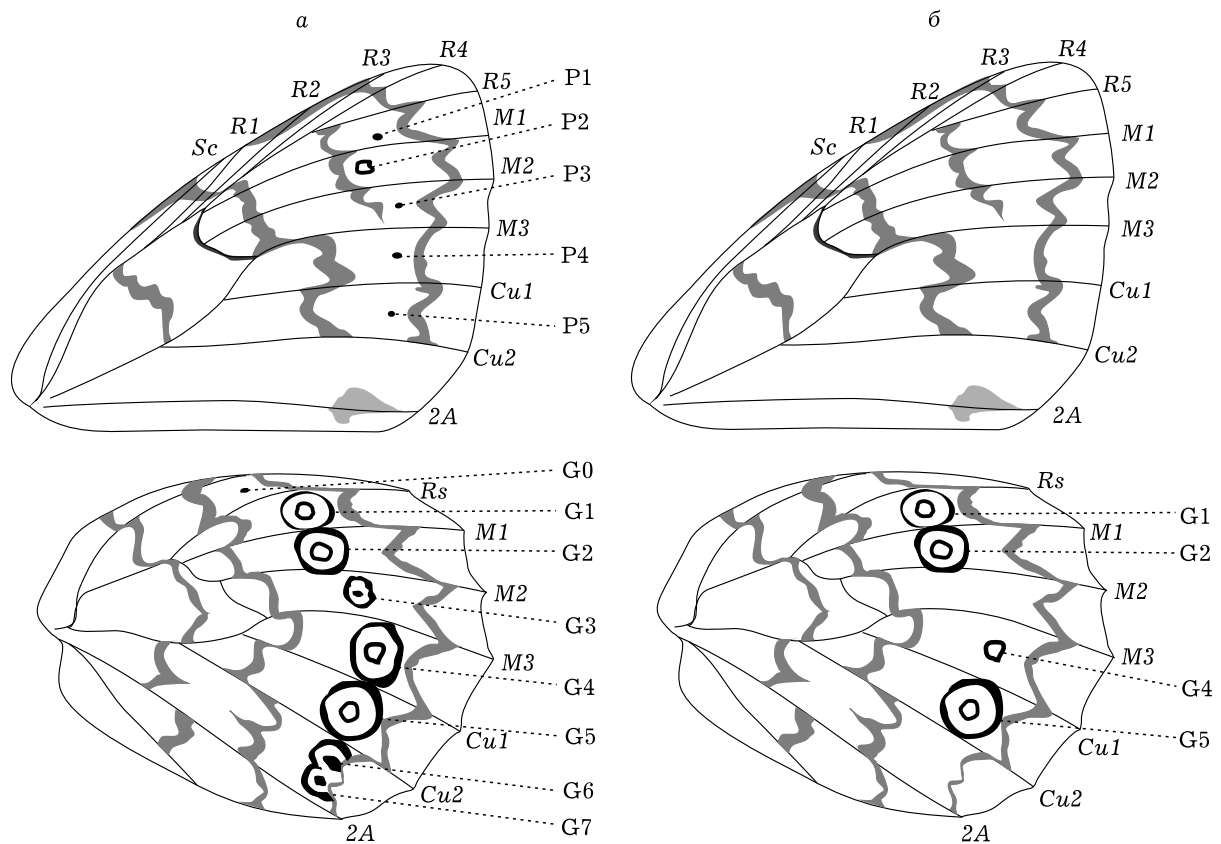


Рис. 2. Глазчатые пятна в крыловом рисунке *M. russiae*.

a – максимально возможное число пятен на исподе переднего P1–P5 и заднего G0–G7 крыльев (гипотетическая ситуация) и их расположение в соответствующих ячейках крыла; *б* – минимальное число пятен (обнаруженный вариант крылового рисунка)

присутствующих в рисунке, измеряли вдоль срединной линии ячейки крыла, в которой оно расположено, на нижней стороне крыльев. Измерения выполняли на бинокулярном микроскопе МБС-10 с использованием окулярного микрометра при увеличении $8 \times 0,6$. Параллельно с измерением диаметров проводили измерение длины переднего крыла от основания жилки *Sc* до вершины крыла, и длины заднего крыла – от основания жилки *Rs* до вершины жилки *Cu1*. Все промеры сделаны на левой стороне особи.

Изменчивость формы крыльев изучали методами геометрической морфометрии, позволяющими количественно описать форму биологических объектов [Bookstein, 1991; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Virtual morphology..., 2013]. Важным преимуществом данных методов является возможность анализировать изменчивость собствен-

но формы объекта независимо от его размеров и наглядно визуализировать наблюдаемые различия.

Изображения крыльев получали с помощью цифрового фотоаппарата Canon Eos 450D, высота и угол наклона которого фиксированы с помощью штатива. Анализировали изменчивость формы передних и задних крыльев по левой стороне особи. В программе tpsDig 2.10 [Rolhf, 2006] на изображениях передних крыльев провели расстановку девяти меток (№ 1, 15–22 на рис. 3, *a*), на изображениях задних – 10 (см. рис. 3, *б*). Кроме того, на передних крыльях расставлены 13 полуметок (2–14 на рис. 3, *a*), описывающих форму костального края крыла. В геометрической морфометрии для меток и полуметок используются различные критерии расстановки [Павлинов, Микешина, 2002]. Метки выставляются на легко гомологируемые у

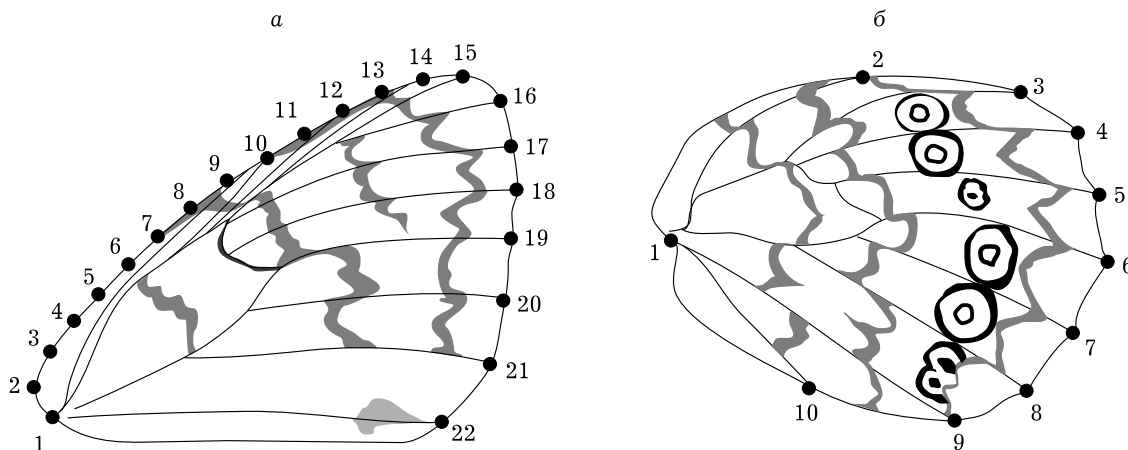


Рис. 3. Схема расстановки меток и полуметок на переднем (а) и заднем (б) крыльях *M. russiae*

всех объектов в выборке структуры, такие как точки разветвления жилок на крыльях насекомых. Полуметки не имеют точной привязки к структурам объекта, однако их совокупность описывает форму кривой, на которой они лежат.

При анализе изменчивости размеров *M. russiae* использовали площадь переднего левого крыла, которую рассчитывали в программе tpsUtil 1.40 [Rohlf, 2008] как площадь поверхности, ограниченной метками и полуметками.

При анализе изменчивости глазчатых пятен крылового рисунка в качестве метрических признаков использовали величины индексов пятен, рассчитываемые как отношение диаметра пятна к длине крыла. Различия между выборками оценивали с помощью канонического дискриминантного анализа. Статистическую значимость различий между выборками по частотам встречаемости фонов глазчатых пятен определяли с помощью критерия χ^2 Пирсона, а различия размеров особей устанавливали по площади переднего крыла с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и апостериорного теста Тьюки. Все статистические расчеты выполнены в программах Statistica 8.0 и Past 2.17c [Hammer et al., 2001]. Различия по форме крыла между выборками оценили с помощью канонического дискриминантного анализа в программе MorphoJ 1.04a [Klingenberg, 2011].

Выборки каждого пола анализировали по отдельности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ изменчивости размеров крыльев *M. russiae*. Результаты измерений показали, что длина переднего крыла самцов *M. russiae* с территории Урала составляет в среднем $29,4 \pm 0,2$ мм, самок – $30,3 \pm 0,4$ мм. По средней величине площади переднего крыла самцы ($354,9 \pm 6,7$ мм²) несколько мельче самок ($360,2 \pm 10,6$ мм²).

Для географической изменчивости размеров переднего крыла нехарактерна какая-либо клинальная направленность на данной части ареала. Как видно из рис. 4, а, наиболее мелкие самцы *M. russiae* встречаются в северной лесостепи (Ниж. Тукбаево и Увелка). Однофакторный дисперсионный анализ показал ($F = 4,75$; $df = 12$; $p < 0,01$) наличие статистически значимых различий между выборкой из дер. Ниж. Тукбаево и двумя выборками из подзоны ковыльно-разнотравных северных степей (Чека и Елизаветопольское) ($p = 0,04$ и $p = 0,01$ соответственно). Кроме того, наиболее северная локальная популяция из окрестностей дер. Ниж. Тукбаево, обитающая в условиях аazonальной лесостепи, достоверно отличается от наиболее восточной точки сбора нашего материала – Звериноголовского из степей Зауралья ($p < 0,01$). В целом по площади переднего крыла *M. russiae* весьма однородна на данной части ареала. Так, между выборками самок по этому признаку статистически значимых различий не обнаружено. Интересно отметить, что все имаго, как самцы, так и самки, от-

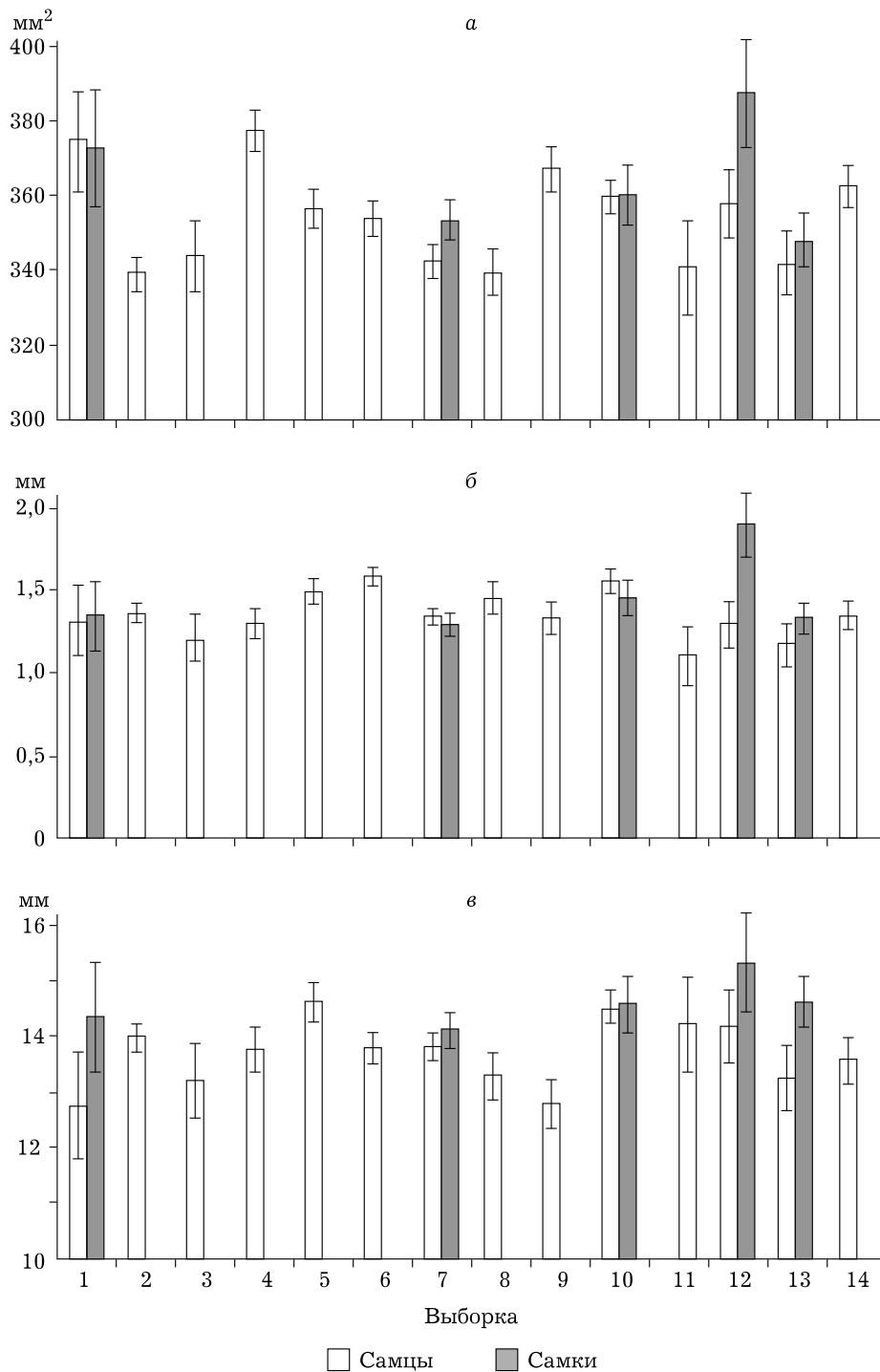


Рис. 4. Изменчивость площади переднего крыла (а), величины суммарного диаметра глазчатых пятен на переднем (б) и заднем (в) крыльях у самцов и самок *M. russiae* с территории Урала.

Нумерация выборок соответствует точкам сбора материала на карте-схеме рис. 1. Приведены средние значения с учетом величин стандартных ошибок

ловленные в окрестностях дер. Фомино в подзоне южной тайги, отличаются крупными размерами по сравнению с выборками из основной части распространения вида на Ура-

ле (в лесостепной и степной зонах). Однако из-за небольшого объема материала из данной местности (см. табл. 2) наблюдаемые различия статистически недостоверны.

Анализ изменчивости глазчатых пятен крылового рисунка *M. russiae*. Следующим этапом работы являлся анализ изменчивости глазчатых пятен крылового рисунка *M. russiae*. Во всех проанализированных выборках особи на исподе переднего крыла имеют пятно в ячейке M_1-M_2 , обозначенное как P2. Из 592 экз. найдено единственное исключение в виде асимметричной комбинации с полным отсутствием глазчатых пятен на левой стороне переднего крыла (σ , 9.06.2012, окрестности пос. Сухтелинский). Этот вариант строения проиллюстрирован на рис. 2, б. На правой стороне этой же особи пятно P2 присутствовало. Остальные пятна на переднем крыле (P1, P3, P4, P5) дискретны в своем проявлении, являются фенами и чаще отсутствуют в рисунке, чем проявляются в нем. В рисунке заднего крыла четыре пятна (G1, G2, G4, G5) обнаружены у всех особей в выборке (см. рис. 2), а пятна G0, G3, G6 и G7 являются дискретными (фенетическими). Частоты встречаемости фенов глазчатых пятен крылового рисунка для всех изученных выборок приведены в табл. 3.

Для выяснения статистической значимости различий между выборками по частотам встречаемости глазчатых пятен в крыловом рисунке *M. russiae* рассчитаны значения критерия χ^2 Пирсона (табл. 4). Достоверных различий не обнаружено, как правило, между выборками из географических точек, находящихся на небольшом расстоянии друг от друга, например, Варшавка и Елизаветопольское (около 10 км), Медногорск и Губерля (около 40 км). Между удаленными друг от друга локальными популяциями наблюдаемые различия по частотам встречаемости фенов, как правило, достоверны (см. табл. 4). Определенным фенетическим своеобразием отличаются выборки из краевых северных популяций – дер. Ниж. Тукбаево и Увелки. У самцов из окрестностей дер. Фомино в крыловом рисунке отсутствуют фены P1, P3, P4, P5, G0, у самок – фены P1, P5, G0 (см. табл. 3). Очевидно, что вероятность обнаружения особи с редким признаком зависит от общего объема выборки, поэтому пока имеющийся материал позволяет только предполагать, что в окрестностях дер. Фомино сфор-

Т а б л и ц а 3

Частота встречаемости (%) фенов глазчатых пятен в крыловом рисунке *M. russiae*

Номер	Выборка	Пол	P1	P3	P4	P5	G0	G3	G6	G7
1	Фомино	Самцы	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20,0	100,0	80,0
		Самки	0,0	20,0	20,0	0,0	0,0	25,0	100,0	100,0
2	Ниж. Тукбаево	Самцы	8,2	8,2	11,0	2,7	4,2	29,2	100,0	88,9
3	Увелка	То же	0,0	0,0	9,1	0,0	0,0	0,0	100,0	100,0
4	Звериноголовское	»	13,3	10,0	3,3	3,3	0,0	16,7	100,0	80,0
5	Осиповка	»	35,1	35,1	5,4	0,0	0,0	23,1	100,0	92,3
6	Сухтелинский	»	36,9	54,5	6,1	0,0	0,0	41,8	98,5	89,1
7	Леоновские горы	»	7,7	21,8	5,1	1,3	1,3	41,0	100,0	87,0
		Самки	25,5	34,0	2,1	0,0	0,0	27,7	100,0	93,6
8	Варшавка	Самцы	12,0	40,0	0,0	0,0	4,0	32,0	100,0	80,0
9	Елизаветопольское	То же	29,2	33,3	0,0	0,0	4,0	32,0	96,0	79,2
10	Чека	»	38,9	37,0	7,4	0,0	7,4	25,9	98,1	83,0
		Самки	36,8	36,8	0,0	0,0	0,0	15,8	100,0	100,0
11	Тобол	То же	14,3	14,3	0,0	0,0	0,0	37,5	100,0	100,0
12	Медногорск	Самцы	18,2	45,5	0,0	0,0	0,0	36,4	100,0	90,9
		Самки	16,7	33,3	16,7	0,0	0,0	16,7	100,0	100,0
13	Орск	Самцы	6,3	6,3	0,0	0,0	0,0	13,3	100,0	61,5
		Самки	14,8	18,5	7,4	0,0	3,7	34,6	100,0	92,0
14	Губерля	Самцы	10,7	35,7	0,0	3,6	3,6	42,9	100,0	78,6

Значения χ^2 Пирсона для выборок самцов (верхняя треугольная матрица) и самок (нижняя треугольная матрица) *M. russiae* по частотам встречаемости фенотипических пятен крылового рисунка

Номер	Выборка	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	Фомино	-	30,8	31,1	28,70	62,00	326,8	36,2	49,9	59,3	75,2	54,0	15,9	51,2	
2	Ниж. Тукбаево		-	49,7	12,2	40,5	54,4	12,0	35,6	40,6	39,6	45,8	20,1	31,1	
3	Увелка			-	47,6	83,4	114,0	69,4	93,5	103,3	98,4	98,7	43,0	100,8	
4	Звериноголовское				-	21,9	40,4	16,1	30,3	29,9	33,4	30,6	9,2	28,8	
5	Осиповка					-	7,7	27,3	22,5	12,0	8,6	15,1	33,6	32,2	
6	Сухтелинский						-	27,8	21,2	13,4	13,6	11,6	51,9	28,0	
7	Леоновские горы	43,4						-	15,5	24,2	32,6	19,5	22,2	11,5	
8	Варшавка								-	7,8	22,0	5,7	27,2	5,4	
9	Елизаветопольское									-	9,8	9,1	32,4	13,9	
10	Чека	62,9						7,7			-	25,2	44,7	31,8	
11	Тобол	37,7						14,6				32,0	30,9	11,2	
12	Медногорск	21,4						16,1				12,1	18,0	31,1	
13	Орск	26,2						14,6							
14	Губерля														

П р и м е ч а н и е. Полужирным шрифтом выделены значения χ^2 при $p < 0,01$.

мировалась небольшая локальная популяция *M. russiae*, имеющая собственный уникальный фенооблик с редукцией дополнительных пятен в крыловом рисунке.

Изменчивость размеров глазчатых пятен в крыловом рисунке *M. russiae* проиллюстрирована на рис. 4, где для наглядности суммированы все средние значения диаметров пятен отдельно на переднем (см. рис. 4, б) и заднем (см. рис. 4, в) крыльях в пределах каждой выборки. Как и у других видов семейства, глазчатые пятна крупнее у самок, чем у самцов. Различия между выборками самцов по признаку “суммарный диаметр пятен рисунка”, согласно результатам ANOVA, статистически достоверны как по передним крыльям ($F = 2,28$; $df = 12$; $p < 0,001$), так и по задним ($F = 1,79$; $df = 12$; $p < 0,05$). Между выборками самок различия незначимы.

На основе индексов размеров пятен, рассчитываемых как отношение диаметра пятна к длине крыла, оценены различия между выборками с помощью канонического дискриминантного анализа (рис. 5). Для выборок самцов λ Уилкса = 0,49, $F = 1,97$; $df 1 = 156$; $df 2 = 3682$; $p < 0,01$, для самок – λ Уилкса = 0,43, $F = 1,44$; $df 1 = 55$; $df 2 = 397$; $p < 0,05$, что свидетельствует о существовании значимых различий между сравниваемыми выборками по размерам пятен крылового рисунка. Как видно из рис. 5, а, выборка самцов из дер. Фомино обладает значительным морфологическим своеобразием и достоверно отличается от выборок из некоторых степных местообитаний (например, Осиповка, Чека, Елизаветопольское). Оказалось, что отловленные в окрестностях дер. Фомино самцы *M. russiae* характеризуются не только отсутствием пяти фенетических глазчатых пятен в крыловом рисунке, но и определенными соотношениями размеров имеющихся пятен (см. рис. 4). При относительно крупных размерах особи в целом, на переднем крыле развивается единственное крупное пятно P2, а на заднем – мелкие пятна G1–G7. Однако самки из дер. Фомино по размерам пятен рисунка не отличаются от самок из степных местообитаний. Краевая северная популяция *M. russiae* из дер. Ниж. Тукбаево обладает своеобразным фенообликом (см. рис. 5, а). Здесь самцы имеют относитель-

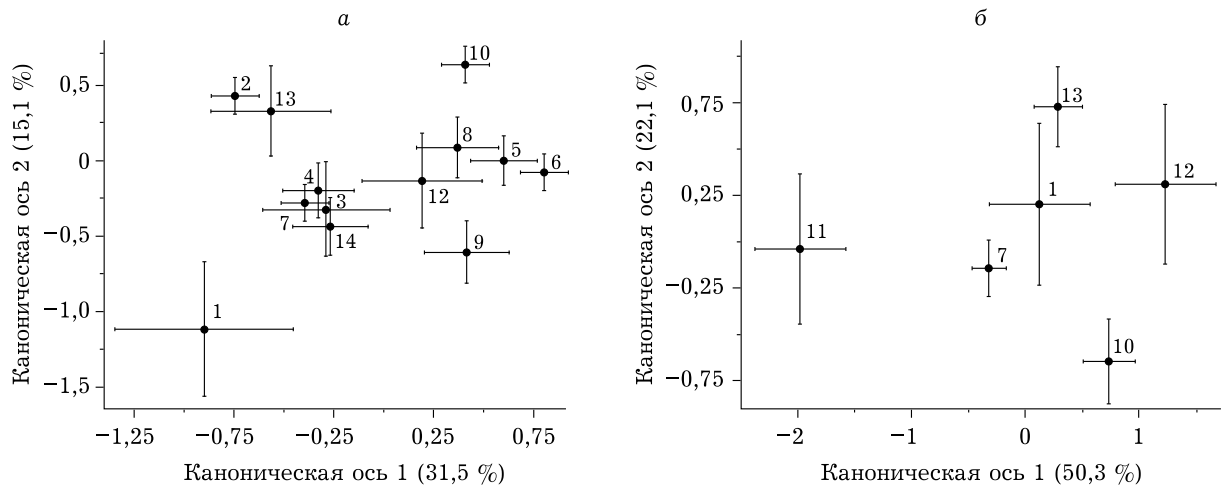


Рис. 5. Результаты канонического дискриминантного анализа географической изменчивости размеров пятен крылового рисунка самцов (а) и самок (б) *M. russiae* с территории Урала.

Нумерация выборок соответствует точкам сбора материала на карте-схеме рис. 1. Приведены центроиды выборок с учетом величин стандартных ошибок

но мелкие по площади крылья с крупными пятнами крылового рисунка (см. рис. 4).

Анализ изменчивости формы крыльев *M. russiae*. По результатам канонического дискриминантного анализа прокрустовых остатков, характеризующих изменчивость формы переднего крыла самцов, морфологическое своеобразие выборки из дер. Ниж. Тукбаево проявилось по канонической оси 1, на которую приходится 24,8 % межгрупповой дисперсии, а своеобразие выборки дер. Фомино – по канонической оси 5 (8,7 % межгрупповой дисперсии) (рис. 6, а). Результаты анализа изменчивости формы переднего крыла самок показали, что отличия имаго из дер. Фомино от других обнаружили в пространстве канонических осей 3 и 5, на которые приходится 19,0 и 7,7 % межгрупповой дисперсии соответственно (см. рис. 6, б).

По форме переднего крыла самцы из дер. Ниж. Тукбаево статистически значимо отличаются от всех прочих, за исключением выборок из г. Орск и дер. Фомино. В силу того, что в окрестностях дер. Фомино поймано всего по пять имаго *M. russiae* каждого пола, статистическую значимость различий формы переднего крыла данных особей от других оценить невозможно. Однако возможно непосредственно визуализировать различия формы крыла между группами, которые дискриминируются каноническими осями.

У самцов *M. russiae* из дер. Ниж. Тукбаево передние крылья характеризуются почти неизогнутым маргинальным краем и более округлым апексом в отличие от самцов из других местообитаний (рис. 7, а). Для самцов из дер. Фомино характерны передние крылья, у которых маргинальный и анальный край сходятся под более тупым торнальным углом, чем у самцов из других географических точек (см. рис. 7, б). У самок из этой же географической точки передние крылья более вытянуты, с заостренным апексом, а также более тупым торнальным углом, чем у особей из других местообитаний (см. рис. 7, в). В целом по форме переднего крыла данный вид неоднороден на большей части изученного ареала, что подтверждается результатами канонического дискриминантного анализа выборок самцов (λ Уилкса = 0,075, $F = 1,81$; $df 1 = 528$; $df 2 = 3800$; $p < 0,01$) и самок (λ Уилкса = 0,025, $F = 1,39$; $df 1 = 220$; $df 2 = 279$; $p < 0,01$). Однако не между всеми группами обнаружены статистически значимые различия. Каких-либо клинальных закономерностей в географической изменчивости формы переднего крыла *M. russiae* на изученной части ареала не выявлено.

По результатам канонического дискриминантного анализа формы заднего крыла морфологическое своеобразие выборки самцов из дер. Ниж. Тукбаево проявилось по канони-

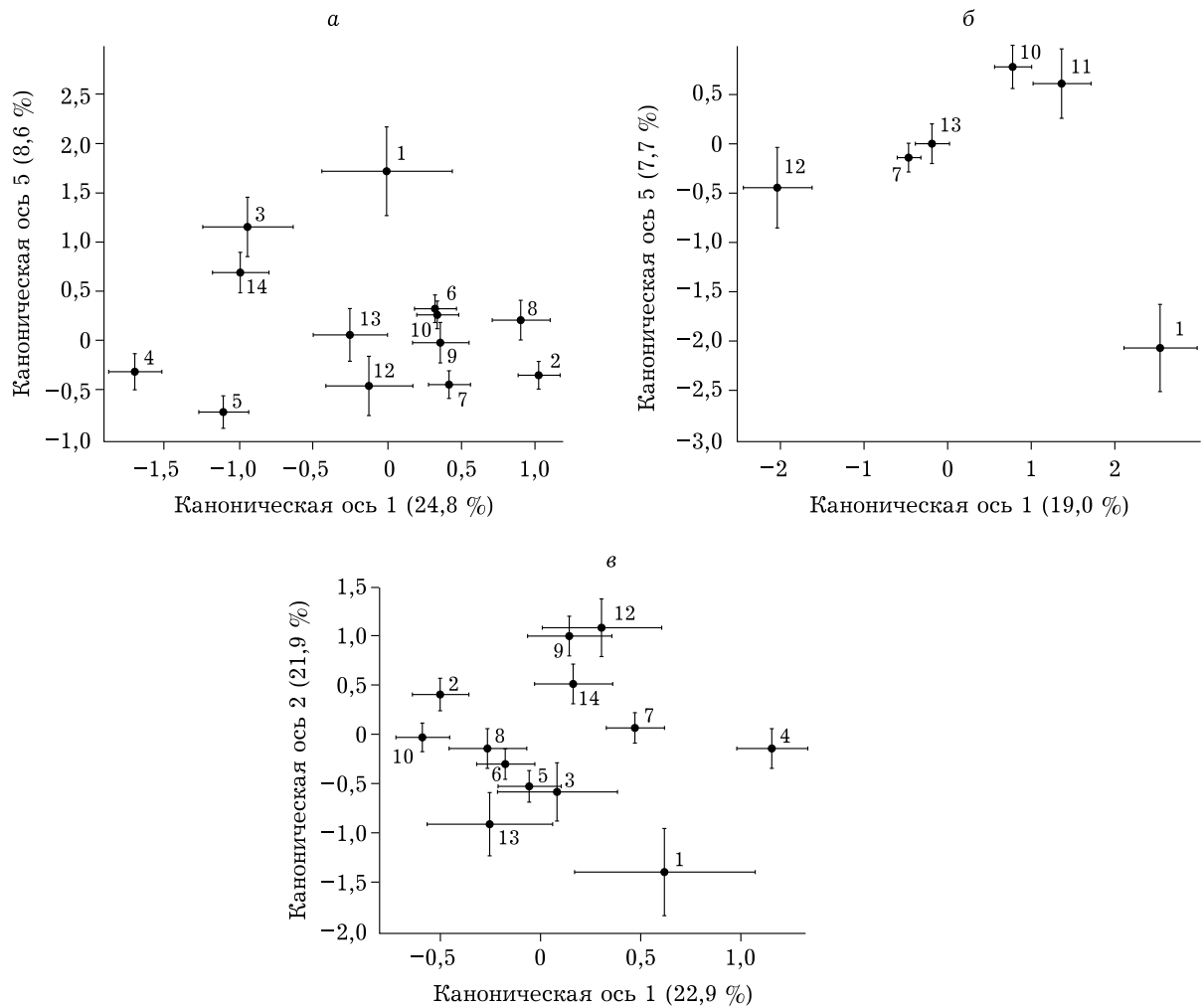


Рис. 6. Результаты канонического дискриминантного анализа географической изменчивости формы переднего крыла самцов (а), самок (б) и заднего крыла самцов (в) *M. russiae* с территории Урала.

Нумерация выборок соответствует точкам сбора материала на карте-схеме рис. 1. Приведены центры выборок с учетом величин стандартных ошибок.

ческой оси 1 (22,9 % межгрупповой дисперсии), а выборки из дер. Фомино – по канонической оси 2 (21,9 % межгрупповой дисперсии, на рис. 6, в). Выборки самок по форме заднего крыла не различаются между собой.

Для самцов из дер. Ниж. Тукбаево характерны более широкие укороченные задние крылья по сравнению с другими проанализированными группами (см. рис. 7, з). Интересно отметить, что наиболее сильно от обитающих в условиях аazonальной Месягутовской лесостепи самцов отличаются по форме заднего крыла самцы из Звериноголовского – самой восточной из всех изученных географических точек. Для данных имаго характерны наиболее узкие и вытянутые зад-

ние крылья. У самцов из дер. Фомино задние крылья с угловатым маргинальным краем, в то время как у самцов из других местобитаний они более округлые (см. рис. 7, д). По форме заднего крыла самцы *M. russiae* неоднородны на изученной части ареала (λ Уилкса = 0,336, $F = 1,69$; $df 1 = 240$; $df 2 = 3649$; $p < 0,01$). Тем не менее каких-либо закономерностей в характере географической изменчивости формы заднего крыла, как и переднего, не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

В последние 10–15 лет климат на юге Среднего Урала стал более теплым и засуш-

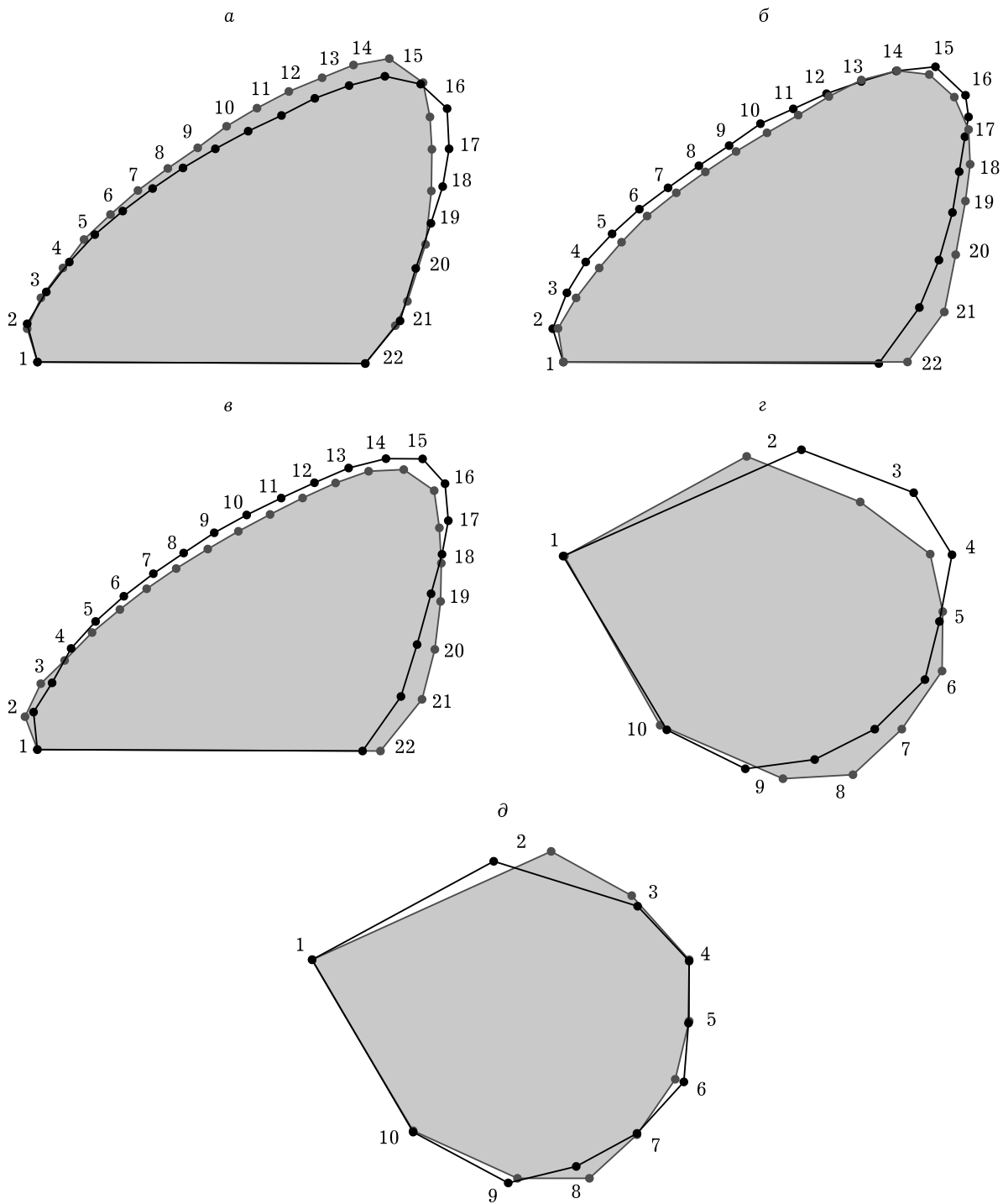


Рис. 7. Конфигурации крыльев *M. russiae*, характеризующие различия по форме между разными популяциями.

Черным контуром обозначены: а, г – переднее и заднее крылья самцов из Ниж. Тукбаево; б, д – переднее и заднее крылья самцов из дер. Фомино; в – переднее крыло самок из дер. Фомино. Серым контуром обозначены обобщенные конфигурации крыльев особей из всех остальных изученных местообитаний

ливым. Наблюдаемые изменения сопровождаются ответной реакцией популяций насекомых. При исследовании удалось напрямую

наблюдать расширение границ ареала на север западно-центральноевразийского суббореального вида чешуекрылых *M. russiae*,

чувствительного к изменениям таких факторов, как температура и влажность. В течение длительного периода энтомологических наблюдений и студенческих практик, проводимых на базе биостанции Уральского федерального университета (окрестности дер. Фомино Свердловской обл.), *M. russiae* не регистрировали. Начиная с 2012 г. отловлено 10 особей данного вида, что позволило высказать предположение о формировании новой локальной популяции на данной территории. Альтернативная гипотеза заключалась в том, что все пойманные бабочки являются мигрантами в подзону предлесостепных сосново-березовых лесов из северной лесостепи.

В экологии насекомых факты находки новых локальных популяций и смещения границ ареала при изменении климата нередки и неоднократно описаны [Wilson et al., 2005; Allan et al., 2012; и др.]. Для некоторых видов рода *Melanargia* (*M. galathea* (Linnaeus, 1758), *M. lachesis* (Hübner, 1790)) изучены пути постледникового расселения в Европе [Habel et al., 2005, 2011], особенности миграционной активности и пространственной структуры популяций [Baguette et al., 2000]. Однако работ по изучению закономерностей морфологической изменчивости при изменении границ ареала вида немного. Например, предпринималась попытка сравнения ряда морфологических признаков (масса груди, брюшка, формы и размеров крыльев) у двух подвидов бархатницы *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758) при расширении ареала и повторном заселении территорий. Авторы [Hill et al., 1999] полагают, что обнаруженные различия строения крыла и показателей массы грудной мускулатуры могут свидетельствовать о разной нагрузке на крыло, и, как следствие, разных стратегиях поведения при полете. Наблюдаемая морфологическая изменчивость имаго в совокупности с подвидовыми особенностями преимагинальных стадий имеет важное эволюционное значение при дальнейшем расселении и территориальном разобщении подвидов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведен анализ изменчивости комплекса морфологических признаков крыльев (размеры, форма, элементы крылового рисунка) для проверки гипотезы об образовании ло-

кальной популяции *M. russiae* в окрестностях дер. Фомино. К сожалению, объем материала, имеющегося в нашем распоряжении, невелик (пять ♂♂, пять ♀♀), что оказывает влияние на статистическую значимость наблюдаемых различий. Однако уже сейчас можно сделать некоторые выводы. Все отловленные особи как самцы, так и самки характеризуются крупными крыльями, отсутствием некоторых фенетических глазчатых пятен в крыловом рисунке, определенными соотношениями размеров имеющихся пятен и некоторым своеобразием формы переднего и заднего крыльев. В совокупности все обнаруженные морфологические особенности свидетельствуют о сходстве имаго из дер. Фомино друг с другом и их отличиях от имаго из лесостепных и степных местообитаний Урала. Полученный результат говорит в пользу гипотезы о формировании новой локальной популяции *M. russiae* в подзоне предлесостепных сосново-березовых лесов таежной зоны Среднего Урала.

Не меньший интерес представляет собой популяция *M. russiae* из окрестностей дер. Ниж. Тукбаево, обитающая в условиях уникальных растительных сообществ Месягутовской лесостепи. Здесь площадь пригодных для вида местообитаний ограничена островом азональной лесостепи, а также значительной антропогенной трансформацией земель вследствие распашки и перевыпаса. Тем самым бархатницы *M. russiae* из Месягутовской лесостепи оказываются в некоторой степени изолированы от остальных популяций из южных лесостепных и степных территорий. Частичная изоляция и существование на краю ареала обусловили формирование своеобразного фенотипа: имаго обладают широкими укороченными мелкими по размеру крыльями с относительно крупными глазчатыми пятнами рисунка. Данную популяцию можно рассматривать в качестве “форпостной” [Васильев, 2009, 2012], для которой характерны быстрые процессы формообразования.

Результаты сравнения морфологических особенностей популяций *M. russiae* из деревень Фомино и Ниж. Тукбаево свидетельствуют о наличии статистически значимых различий между ними по комплексу изучаемых признаков. Имаго из дер. Фомино оказываются, несмотря на свое своеобразие, более

сходными с имаго из Увелки – местообитания в подзоне северной лесостепи Челябинской обл. По-видимому, локальная популяция *M. russiae* в предлесостепных сосново-березовых лесах на юге Свердловской обл. сформирована особями, мигрировавшими с юго-востока из зауральской части ареала, а не со стороны Башкирии. Дальнейшие наблюдения за состоянием популяций и изучение морфологической изменчивости *M. russiae* на территории Урала позволят установить вероятные пути ее расселения на север в условиях современного потепления климата в данном регионе.

Мы выражаем признательность коллегам-энтомологам П. Ю. Горбунову, П. В. Рудоискателю, Т. К. Туновой, К. И. Фадееву, О. Е. Чащиной, М. В. Чибиряку, Ю. М. Чибиряку, а также студентам УрФУ за помощь в сборе материала.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.
- Васильев А. Г. Быстрые эпигенетические перестройки популяций как один из вероятных механизмов глобального биоценотического кризиса // Биосфера. 2009. Т. 1, № 2. С. 166–177.
- Васильев А. Г. Проблема устойчивости форпостных популяций и сообществ: от теории к методам оценки // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: мат-лы IV науч.-практ. конф. с междунар. участием. Нижний Тагил: НТГСПА, 2012. Ч. 1. С. 76–80.
- Географический атлас Оренбургской области / под ред. А. А. Чибилева. М.: Изд-во ДИК, 1999. 96 с.
- Горбунов П. Ю., Ольшванг В. Н. Итоги изучения фауны дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) Южного, Среднего и Северного Урала // Успехи энтомологии на Урале: сб. науч. тр. Екатеринбург: УрО РЭО, 1997. С. 88–97.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2014 г. М., 2015. 107 с.
- Захарова Е. Ю. Сезонная изменчивость длины крыла и глазчатых пятен в природных популяциях *Erebia ligea* L. (Lepidoptera, Satyridae) на Среднем Урале // Энтотомол. обозр. 2010. Т. 89, № 2. С. 320–332.
- Ивонин В. В., Костерин О. Э., Николаев С. Л. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Новосибирской области. 1. Hesperioidea, Papilionidae, Pieridae // Евразият. энтомотол. журн. 2009. Т. 8, № 1. С. 85–104.
- Князев С. А. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Омской области // Там же. 2009. Т. 8, № 4. С. 441–461.
- Коршунов Ю. П. О фауне и биотопическом размещении булавоусых чешуекрылых Северной Барабы // Фауна и экология насекомых Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 32–39.
- Крашенинников И. М., Васильев Я. Я. О лесостепи западного склона Южного Урала // Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР: мат-лы по географии и картографии почв СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 30. С. 143–178.
- 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: Гошицкий, 2013. 612 с.
- Методы оценки последствий изменения климата для физических и биологических систем. М.: Росгидромет, 2012. 510 с.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Реакции насекомых на современное изменение климата: от физиологии и поведения до смещения ареалов // Энтотомол. обозр. 2012. Т. 91, № 1. С. 3–35.
- Науменко Н. И. Флора и растительность южного Зауралья. Курган: Изд-во Курган. гос. ун-та, 2008. 512 с.
- Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. С. 473–493.
- Рубцов В. В., Уткина И. А. Филлофаги лесных экосистем в условиях изменяющегося климата // Вестн. МарГТУ. 2010. № 3. С. 3–15.
- Татаринов А. Г. Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) на северо-востоке Русской равнины // Зоол. журн. 2012. Т. 91, № 8. С. 937–949.
- Татаринов А. Г., Горбунов П. Ю. Структура и пространственная организация фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Урала // Там же. 2014. Т. 93, № 1. С. 108–128.
- Ухова Н. Л., Ольшванг В. Н. Беспозвоночные животные Висимского заповедника. Аннотированный список видов. Екатеринбург: Раритет, 2014. 284 с.
- Шварцман Ю. Г., Болотов И. Н., Игловский С. А. Изменение климата и их влияние на окружающую природную среду Европейского Севера // Глобальное изменение климата: научные данные, проблемы и решения. Региональный аспект: мат-лы науч.-практ. конф. Архангельск, 2007. С. 14–21.
- Baguette M., Petit S., Quéva F. Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation // J. Appl. Ecol. 2000. Vol. 37, N 1. P. 100–108.
- Bale J. S., Masters G. J., Hodkinson I. D. et al. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores // Global Change Biol. 2002. Vol. 8. P. 1–16.
- Bálint Z., Katona G. Notes on the Hungarian populations of *Melanargia russiae* (Esper, 1783) extinct since a hundred years (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyriinae) // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. 2013. Vol. 105. P. 179–198.
- Battisti A. Forests and climate change – lessons from insects // iForest – Biogeosciences and Forestry. 2008. N 1. P. 1–5.
- Bookstein F.L. Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology. N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1991. 435 p.

- Gorbunov P., Kosterin O. The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature. M.: Rodina & Fodio, 2007. Vol. 2. 408 p.
- Habel J. C., Schmitt T., Müller P. The fourth paradigm pattern of post-glacial range expansion of European terrestrial species: the phylogeography of the Marbled White butterfly (Satyrinae, Lepidoptera) // *J. Biogeogr.* 2005. Vol. 32. P. 1489–1497.
- Habel J. C., Lens L., Rödger D., Schmitt T. From Africa to Europe and back: refugia and range shifts cause high genetic differentiation in the Marbled White butterfly *Melanargia galathea* // *BMC Evolutionary Biol.* 2011. Vol. 11, N 215. doi: 10.1186/1471-2148-11-215.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, N 1. 9 p.
- Hill J. K., Thomas C. D., Blakeley D. S. Evolution of flight morphology in a butterfly that has recently expanded its geographic range // *Oecologia*. 1999. Vol. 121. P. 165–170.
- Illan J. G., Gutiérrez D., Díez S., Wilson R. Elevational trends in butterfly phenology: implications for species responses to climate change // *Ecol. Entomol.* 2012. Vol. 37. P. 134–144.
- <http://www.pogodaiklimat.ru/file.htm>
- Klingenberg C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Res.* 2011. Vol. 11. P. 353–357.
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to climate changes // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2006. Vol. 37. P. 637–669.
- Parmesan C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature*. 2003. Vol. 421. P. 37–42.
- Rohlf F. J. TpsDig version 2.10. Ecology & Evolution: (program). N. Y.: Suny at Stony Brook, 2006.
- Rohlf F. J. TpsUtil version 1.40. Ecology & Evolution: (program). N. Y.: Suny at Stony Brook, 2008.
- Saarinen K., Lanti T., Marttila O. Population trends of Finnish butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) in 1991–2000 // *Biodiversity and Conservation*. 2003. N 12. P. 2147–2159.
- Settele J., Kudrna O., Harpke A. et al. Climatic risk atlas of European butterflies. *BioRisk*. 2008. N 1. P. 1–712.
- Schwanwitsch B. N. Evolution of the wing-pattern in palaeartic Satyridae. II. Genus *Melanargia* // *Z. Morph. Ökol. Tiere*. 1931. N 21. P. 316–408.
- Sparks T., Dennis R., Croxton Ph., Cade M. Increased migration of Lepidoptera linked to climate change // *Eur. Journ. Entomol.* 2007. Vol. 104. P. 139–143.
- Van Swaay C., Warren M. Red Data Book of European Butterflies (Rhopalozera) / *Nature and Environment*. 1999. N 99. 260 p.
- Van Swaay C., Warren M., Loïs G. Biotope use and trends of European butterflies // *J. Insect Conservation*. 2006. Vol. 10. P. 189–209.
- Virtual morphology and evolutionary morphometrics in the new millennium / eds. A. Cardini, A. Loy // *Hystrix. The Italian journal of mammalogy*. 2013. Vol. 24. N 1. 148 p.
- Wilson R. J., Gutiérrez D., Gutiérrez J. et al. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change // *Ecol. Lett.* 2005. N 8. P. 1138–1146.
- Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D. et al. *Geometric Morphometrics for Biologist: A Primer*. N. Y.: Elsevier Acad. Press., 2004. 443 p.

Morphological Variation of *Melanargia russiae* (Esper, 1783) (Lepidoptera, Satyridae) from the Main Part of the Range and in Case of its Expantion to the North under Climate Conditions

E. Yu. ZAKHAROVA, A. O. SHKURIKHIN, T. S. OSLINA

*Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Division of RAS
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: zakharova@ipae.uran.ru*

A climate-related shift in the range boundaries of the western central asian subboreal species *Melanargia russiae* in the Urals region from the northern forest-steppe zone to the pine-birch forests was found. Morphological variation of *M. russiae* wings from the marginal northern populations and populations from the main part of the range in the Urals was studied. The results of the morphological traits (size, wing shape, wing pattern eyespots) complex analysis confirm the hypothesis of the local population formation in the south of the Sverdlovsk region and contradict the hypothesis of the migratory origin of *M. russiae* imago.

Key words: range expansion, climate change, morphological variation, wing shape, eyespots, the Urals, *Melanargia russiae*.