

УДК 591.526+591.551+595.78

А.О. Шкурихин, Т.С. Ослина, Е.Ю. Захарова

Институт экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург)

ПРОТАНДРИЯ МОНО- И ПОЛИВОЛЬТИННЫХ ВИДОВ БЕЛЯНОК И БАРХАТНИЦ (*Lepidoptera*, *Pieridae*, *Satyridae*) В УСЛОВИЯХ ЮЖНО-УРАЛЬСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-00720) и Президиума РАН (программа «Биологическое разнообразие» 12-С-4-103).

Проведен анализ сезонной динамики относительного обилия и соотношения полов массовых видов в течение лета имаго всех генераций с мая по сентябрь 2010 г. Наиболее массовыми в поздневесеннем периоде являлись огородные белянки *Pieris napi* и *P. rapae*, в раннелетнем – *Coenonympha pamphilus*, в первом среднелетнем периоде – моновольтинные виды *Aporia crataegi*, *Aphantopus hyperantus*, *Coenonympha glycerion*. Во втором среднелетнем и позднелетнем периодах численно доминирует *P. edusa*, а также вновь возрастает относительное обилие *P. rapae*. Статистически значимо подтверждено наличие протандрии у моновольтинных видов (*Aporia crataegi*, *Aphantopus hyperantus*, *Coenonympha glycerion*) и у бивольтинного вида с неперекрывающимися во времени генерациями (*Coenonympha pamphilus*). Для поливольтинных видов белянок с перекрывающимися во времени генерациями (*Pieris napi*, *P. rapae* и *Pontia edusa*) характерна тенденция более раннего вылета имаго самцов для первого, диапаузирующего поколения, но протандрия статистически не подтверждена.

Ключевые слова: протандрия; динамика соотношения полов; генерация; *Pieridae*; *Satyridae*.

Введение

Дневные бабочки являются одной из самых изученных групп насекомых с точки зрения фаунистики и систематики. В течение последних десятилетий они стали объектами популяционной экологии, генетики, эволюционной биологии и ряда других дисциплин [1]. Особую задачу представляет изучение сезонных аспектов заселения булавоусых чешуекрылых. Для некоторых регионов России прослежены закономерности сезонной динамики лета как всего комплекса видов данной группы [2–5], так и отдельных видов, например *Pieris napi* L. [6], *Limenitis populi* L. [7] и *Erebia ligea* L. [8].

Для сезонной динамики лета имаго у некоторых видов булавоусых чешуекрылых характерна протандрия, или более раннее появление самцов по сравнению с самками. Наличие протандрии у разных групп беспозвоночных и позвоночных животных, обитающих в разнообразных условиях, позволило сформулировать значительное количество гипотез, объясняющих адаптивность этого явления [9].

Протандрия у булавоусых чешуекрылых связана с репродуктивной стратегией вида, половым диморфизмом размеров тела, типом жизненного цикла и многими другими биологическими особенностями [10–12]. Например, у видов семейства Satyridae, репродуктивная стратегия которых подразумевает высокую степень моногамности самок, самцы с целью увеличения своего репродуктивного успеха вынуждены вылетать раньше, тем самым повышая свои шансы на оплодотворение самки [13].

У белянок (Pieridae) самки способны к многократному спариванию (полиандрии); их плодовитость прямо связана с количеством спариваний, так как самцы вместе со сперматофором передают самке питательные вещества, необходимые для развития яиц. В таком случае большее количество раз спарившаяся самка будет откладывать больше жизнеспособных яиц. Поэтому самцам выгодно производить повышенное количество эякулята, а для этого они сами должны быть крупнее и развиваться дольше [12]. Еще одним фактором, определяющим наличие протандрии у полиандричных видов белянок, является увеличение количества производимого эякулята с увеличением возраста самца. Таким образом, в случае полиандричных белянок существует сложный баланс разнонаправленных процессов, поддерживающих некоторую степень протандрии.

Одной из важных характеристик жизненного цикла чешуекрылых является вольтинность, т.е. число генераций за сезон. В случае моновольтинного жизненного цикла протандрия легко регистрируется как в лабораторных, так и в природных условиях. Для ряда видов было показано, что если виду свойственны две генерации в год (бивольтинный жизненный цикл), то протандрия имеет место как у поколения, развивающегося с диапаузой, так и у недиапазирующего поколения. Однако разность во времени вылета имаго самцов и самок, как, например, в случае *P. napi*, может быть различной для первой (1,4 дня) и второй (0,3 дня) генераций [1].

Обширная дискуссия в литературе посвящена в основном адаптивности явления протандрии. Число работ, посвященных исследованию протандрии нескольких видов одного сообщества, невелико. Поэтому актуально изучение протандрии моно- и полиандричных видов бабочек с различной вольтинностью, совместно обитающих на одной территории в течение всего летнего сезона.

Цель настоящей работы – анализ сезонной динамики относительного обилия самцов и самок в ходе лета генераций у моно- и поливольтинных видов белянок и бархатниц.

Материалы и методики исследования

Материалом для настоящей статьи послужили сборы дневных чешуекрылых двух семейств (Pieridae и Satyridae), сделанные с помощью стандартного энтомологического сачка во время маршрутных учетов в течение полевого сезона 2010 г. Учеты проводили (А.О. Шкурихин, Т.С. Ослина) в условиях полевого стационара, расположенного в Челябинской области

(Каслинский р-н., пос. Метлино, 55° 46' с.ш., 60° 43' в.д.), с 13 мая по 14 сентября. Поселок Метлино расположен на берегу оз. Кожаккуль. Согласно схеме ботанико-географического районирования Челябинской области Б.П. Колесникова [14], данная территория расположена в лесостепной зоне Зауралья и Западно-Сибирской равнины, подзоне северной лесостепи.

Ежедневно, за исключением дождливых дней, в первой половине дня и в полуденные часы бабочек отлавливали на двух маршрутных участках. Первый был расположен на территории самого поселка, второй – на его окраине по опушке березняка и проселочной дороге вдоль поля. Общая длина маршрутов составила около 5 км. Сведения о сроках лета, числе генераций и объеме выборок модельных видов приведены в табл. 1.

Таблица 1

Периоды лета имаго модельных видов чешуекрылых в окрестностях пос. Метлино Челябинской области (2010 г.)

Вид	Генерация	Период лёта	Самцы, кол-во экз.	Самки, кол-во, экз.
<i>Pieridae</i>				
<i>Aporia crataegi</i> (Linnaeus, 1758)	I	2 июня–27 июня	71	62
<i>Pieris napi</i> (Linnaeus, 1758)	I	13 мая–17 июня	47	36
	II, III	22 июня–14 сентября	156	90
<i>Pieris rapae</i> (Linnaeus, 1758)	I	13 мая–17 июня	23	4
	II, III	25 июня–14 сентября	60	23
<i>Pontia edusa</i> (Fabricius, 1777)	I–II	14 мая–14 сентября	522	370
<i>Satyridae</i>				
<i>Coenonympha glycerion</i> (Borkhausen, 1788)	I	13 июня–23 июля	49	24
<i>Coenonympha pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)	I	24 мая–21 июня	85	16
	II	19 июля–3 сентября	58	9
<i>Aphantopus hyperantus</i> (Linnaeus, 1758)	I	21 июня–9 июля	108	21

Весь период отлова разделили на десятидневные интервалы. Вычисляли долю каждого пола в выборке вида за каждую декаду относительно общей выборки данного вида за весь сезон. Статистическую обработку данных проводили с помощью пакета программ StatSoft STATISTICA 5.5, используя критерий хи-квадрат для оценки статистической значимости изменений соотношения полов в течение лета одной генерации и критерий Стьюдента для оценки статистической значимости изменений относительного обилия самцов и самок в течение всего сезона лета имаго по изменению величины их долей в выборках за декаду [15].

Результаты исследования и обсуждение

В ходе маршрутных учетов в 2010 г. было выявлено 13 видов сем. Pieridae: *Leptidea morsei* (Fenton, 1881), *L. reali* Reissinger, 1989, *L. sinapis* (Linnaeus, 1758), *Anthocharis cardamines* (Linnaeus, 1758), *Euchloe ausonia* (Hübner, 1804), *Aporia crataegi*, *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758), *P. napi*, *P. rapae*, *Pontia edusa*, *Colias*

hyale (Linnaeus, 1758), *C. myrmidone* (Esper, 1777), *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758) и 14 видов сем. Satyridae: *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758), *Lasiommata maera* (Linnaeus, 1758), *L. petropolitana* (Fabricius, 1787), *Lopinga achine* (Scopoli, 1763), *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761), *C. glycerion*, *C. hero* (Linnaeus, 1761), *C. pamphilus*, *C. tullia* (Müller, 1764), *Aphantopus hyperantus*, *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758), *Hyponephele lycan* (Rottemburg, 1775), *Erebia aethiops* (Esper, 1777), *Minois dryas* (Scopoli, 1763). Интересной находкой для данной территории является *C. tullia*, которая внесена в региональную Красную книгу в качестве редкого вида, европейская часть ареала которого быстро сокращается (III категория). Ранее, согласно данным Красной Книги... [16], в Челябинской области данный вид был отмечен в трех локалитетах (окр. г. Челябинск, г. Троицк и пос. Бреды). *C. tullia* была обнаружена на окраине пос. Метлино Каслинского р-на 18 июня (3 ♂♂, leg. А.О. Шкурихин) и 29 июня (1 ♂ leg. А.О. Шкурихин).

Для анализа динамики соотношения полов в популяциях были выбраны 7 видов, для которых в наших условиях характерна наибольшая встречаемость. Значения *t*-критерия Стьюдента, полученные при анализе изменения относительного обилия имаго этих видов в течение лета их генераций, приведены в табл. 2 и 3, в которых римскими цифрами обозначены следующие декады: I – 13–20 мая; II – 21–31 мая; III – 1–10 июня; IV – 11–20 июня; V – 21–30 июня; VI – 1–10 июля; VII – 11–20 июля; VIII – 21–31 июля; IX – 1–10 августа; X – 11–20 августа; XI – 21–31 августа; XII – 1–14 сентября.

Боярышница (*Aporia crataegi*) – трансевразийский температурный лугово-лесной вид с моновольтинным жизненным циклом. Известно, что как в условиях нашего региона, так и на протяжении всего ареала боярышница летает в одном поколении за сезон (облигатно-моновольтинный вид). Имаго *A. crataegi* отлавливали с 2 по 27 июня 2010 г. в течение всего сезона лета генерации. В первую декаду наибольшую долю составили самцы. В последующий период доля самцов в сборах данного вида постепенно сократилась до нуля, а доля самок соответственно выросла. Все наблюдаемые изменения относительного обилия у обоих полов боярышницы статистически значимы (табл. 2). Ко времени окончания лета (24–27 июня) среди имаго *A. crataegi* нами были пойманы только самки (рис. 1, а).

Согласно данным литературы [11], разница в сроках вылета имаго самцов и самок боярышницы на территории Швеции составляет 2 дня. По нашим наблюдениям, первые самцы этого вида появились 2 июня, а самки – 5 июня, т.е. мы наблюдаем типичную картину протандрии ($\chi^2 = 32,036$; $df = 3$; $p < 0,05$).

Белянка брюквенная, брюквенница (*Pieris napi*), – трансевразийский температурный лугово-лесной вид с поливольтинным жизненным циклом. В условиях Южного Урала данный вид может давать от двух до трех генераций за сезон [17]. Имаго *P. napi* отлавливали в течение всего полевого сезона с 13 мая по 14 сентября. Начало наших учетов совпало с серединой лета первой генерации брюквенницы, поэтому протандрию диапаузирующего поколения пронаблюдать не удалось.

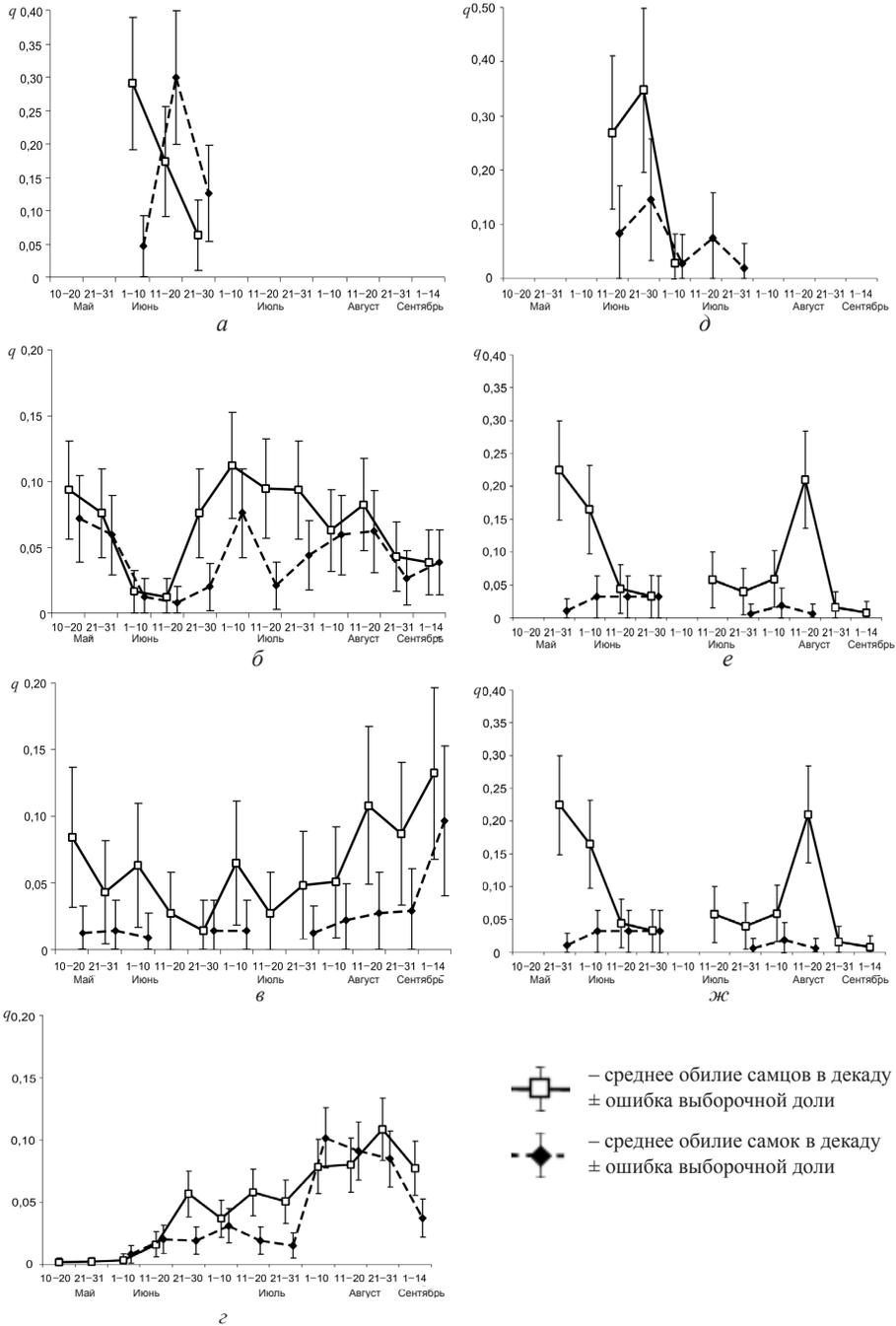


Рис. 1. Сезонная динамика относительного обилия самцов и самок белянок (а – *Aporia crataegi*; б – *Pieris napi*; в – *P. rapae*; г – *Pontia edusa*) и бархатниц (д – *Arphantopus hyperantus*; е – *Coenonympha glycerion*; ж – *C. pamphilus*) в окрестностях пос. Метлино; q – доля особей в сборах данного вида

Таблица 2

Значения *t*-критерия Стьюдента при анализе изменения относительного обилия имаго видов сем. Pieridae в течение лета их генераций

Декады	<i>A. crataegi</i>		<i>P. napi</i>		<i>P. rapae</i>		<i>P. edusa</i>	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
I–II	–	–	0,98	0,92	0,28	0,58	0,58	–
II–III	7,93	2,71	3,77	3,35	0,28	0,58	0,82	3,01
III–IV	3,03	5,31	0,38	0,45	1,29	–	2,54	1,91
IV–V	2,74	3,41	4,05	1,42	0,45	1,42	6,87	1,19
V–VI	2,91	4,25	1,52	3,25	2,18	0,00	3,71	0,91
VI–VII	–	–	1,52	3,50	1,79	1,42	3,38	1,33
VII–VIII	–	–	0,98	0,84	0,38	1,00	3,49	2,02
VIII–IX	–	–	0,34	2,00	0,93	1,01	2,27	7,31
IX–X	–	–	0,16	0,54	1,20	0,00	0,09	0,68
X–XI	–	–	1,25	1,49	0,00	0,38	1,90	0,44
XI–XII	–	–	1,36	0,26	0,22	1,19	2,09	3,92

Примечание. Полужирным шрифтом указаны статистически значимые различия ($p < 0,05$).

Сезонная динамика относительного обилия самцов и самок *P. napi* в течение всего летнего сезона проиллюстрирована на рис. 1, б. Как видно из графика, в конце мая относительное обилие брюквенниц статистически значимо снизилось и достигло минимума в течение первых двух декад июня (табл. 2). Таким образом, к середине июня заканчивается лёт имаго первого поколения. Вылет самок второй генерации происходит позднее, чем вылет самцов, но существование протандрии не подтверждается критерием хи-квадрат ($\chi^2 = 0,994$; $df = 3$; $p = 0,86$). Сроки лета второй и третьей генераций в значительной степени перекрываются, поэтому резкого снижения относительной численности бабочек при смене этих поколений не наблюдается. В целом обилие брюквенниц второй и третьей генераций изменялось статистически не значимо, но мы наблюдали снижение их обилия к середине сентября.

Таблица 3

Значения *t*-критерия Стьюдента при анализе изменения относительного обилия имаго видов сем. Satyridae в течение лета их генераций

Декады	<i>A. hyperanthus</i>		<i>C. glycerion</i>		<i>C. pamphilus</i>	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
I–II	–	–	–	–	7,36	1,42
II–III	–	–	–	–	0,78	1,69
III–IV	–	–	4,32	2,30	4,53	0,26
IV–V	13,96	3,62	3,09	2,03	2,38	2,38
V–VI	7,00	0,61	6,68	3,07	–	1,00
VI–VII	5,92	4,09	–	–	2,70	–
VII–VIII	–	–	–	–	0,28	–
VIII–IX	–	–	–	1,42	0,79	1,00
IX–X	–	–	–	–	3,91	1,00
X–XI	–	–	–	–	5,39	1,00
XI–XII	–	–	–	–	1,00	–

Примечание. Полужирным шрифтом указаны статистически значимые различия ($p < 0,05$).

Белянка репная, репница (*Pieris rapae*), – транспалеарктический температурный лугово-степной вид с поливольтинным жизненным циклом, приуроченный к культурным ландшафтам. В условиях Южного Урала летает в двух-трех генерациях за сезон [17].

Сезонная динамика относительного обилия репницы проиллюстрирована на рис. 1, в. Первых самцов мы отловили 14 мая, а первых самок – 16 мая, что можно охарактеризовать как протандрию у диапаузирующего поколения репницы. Однако статистическая проверка характера сезонной динамики относительного обилия самцов и самок показала отсутствие статистически значимых различий. В первой половине лета существует общая тенденция снижения относительного обилия репницы, а во второй половине лета, напротив, обилие возрастает. Мы наблюдаем лёта имаго трех генераций *P. rapae*, которые перекрываются во времени. В целом относительное обилие самцов статистически значимо превышает относительное обилие самок (всего отловлено 83 самца и 27 самок), но вследствие небольших объемов выборок изменения обилия репницы в течение сезона лёта незначимы (см. табл. 2). По нашим наблюдениям, из двух видов рода *Pieris*, обитающих совместно в одних биотопах, репница малочисленнее и сезонная динамика их лёта находится в «противофазе»: *P. napi* достигает максимальной численности в конце весны и середине лета, в то время как *P. rapae* наиболее многочисленна к концу лета – началу осени.

Белянка рапсовая (*Pontia edusa*) – трансевразийский температурно-южно-сибирский вид с поливольтинным жизненным циклом, приуроченный к рудеральным участкам. В условиях Южного Урала данный вид имеет два или три поколения за сезон в зависимости от погодных условий. По наблюдениям П.Ю. Горбунова и О.Э. Костерина [18], в степной зоне более многочисленны второе и последующие поколения, а в южной тайге и Зауралье первая генерация может практически полностью отсутствовать. В июне появляются непосредственно имаго второй генерации за счет мигрантов из более южных районов. Потомки этих мигрантов формируют более многочисленное поколение, вылетающее в августе – начале сентября. Неоднократно массовые появления имаго данного вида: например, Ю.П. Коршунов [19] описывал, как в сентябре 1961 г. наблюдал на юге Телецкого озера множество *P. edusa* на цветках тысячелистника. В 2010 г. мы отлавливали рапсовую белянку в окрестностях с. Нижнеиргинское (Красноуфимский р-н Свердловской обл.), расположенного в аazonальной лесостепи подзоны южной тайги (leg. Е.Ю. Захарова, П.В. Рудоискатель). За пару часов нами было отловлено 132 экз. *P. edusa*, которые кормились на икотнике и тысячелистнике. По-видимому, высокие показатели обилия этого вида на Среднем и Южном Урале в конце лета 2010 г. можно объяснить жаркими сухими погодными условиями этого сезона.

В окрестностях пос. Метлино *P. edusa* отлавливали в течение всего полевого сезона с 14 мая по 14 сентября (см. рис. 1, г). В мае обилие имаго *P. edusa* невелико; были отловлены исключительно самцы (14 мая 1♂;

24 мая 1♂; 25 мая 1♂). Первая самка встречена только 2 июня, что указывает на существование протандрии у данного вида ($\chi^2 = 58,976$; $df = 10$; $p < 0,05$). Статистически значимое обилие бабочек данного вида возросло к середине июня, к концу июня относительное обилие самцов достигло первого пика (см. табл. 2). Вследствие небольшого объема выборок изменения относительного обилия самок статистически не значимы до начала августа. В первой декаде августа относительное обилие как самцов, так и самок резко возросло, достигло пика и снизилось только в начале сентября. Таким образом, к концу лета – началу осени рапсовая бабочка становится наиболее массовым видом дневных чешуекрылых из двух изучаемых семейств.

Глазок цветочный (*Aphantopus hyperantus*) – трансевразийский температурный лугово-лесной вид с моновольтинным жизненным циклом. Имаго *A. hyperantus* отлавливали с 21 июня по 9 июля (рис. 1, д). Первые самцы были отловлены 21 июня, а самки – 26 июня. Таким образом, вылет имаго самцов начался на 5 дней раньше вылета имаго самок. Протандрию в природных популяциях *A. hyperantus* мы наблюдали ранее в Ильменском заповеднике [20] и ряде других местообитаний вида на Среднем и Южном Урале.

В третьей декаде июня относительное обилие как самцов, так и самок *A. hyperantus* статистически значимо возросло, при этом доля отловленных самцов превышала долю самок в 8 раз (см. табл. 3). В последующий период относительное обилие самцов резко снизилось, а самок – не изменилось. Последние пойманные нами бабочки вида *A. hyperantus* были самками, что указывает на существование протандрии у данного вида ($\chi^2 = 8,736$; $df = 2$; $p < 0,05$).

Сенница луговая (*Coenonympha glycerion*) – трансевразийский температурный вид с моновольтинным жизненным циклом. Лёт имаго *C. glycerion* длился с 13 июня по 23 июля (рис. 1, е). Первые самцы были пойманы 13 июня, а первые самки – только через 2 дня (15 июня). Обилие бабочек статистически значимо увеличивалось со второй до третьей декады июня, а затем снизилось к началу июля (см. табл. 3). В июне наибольшую долю в сборах составили самцы, к первой декаде июля соотношение полов стало равным. Все пойманные нами в последующий период особи *C. glycerion* были самками. Несмотря на то что существует явная тенденция к более раннему вылету имаго самцов у данного вида, статистически существование протандрии не подтверждено ($\chi^2 = 0,774$; $df = 2$; $p = 0,68$).

Сенница памфил (*Coenonympha pamphilus*) – широко распространенный трансевразийский вид. В Крыму и на Кавказе он развивается в 2–3 поколениях и лёт бабочек происходит в течение всего теплого времени года, с мая по октябрь [21, 22]. Для Сибири Ю.П. Коршунов [19] указывает лёт на юге лесной зоны в июне в одном поколении, а южнее, в лесостепи и степи, в мае – июне и в конце июля – августе в двух поколениях. Согласно данным литературы [17] и нашим наблюдениям, на Южном Урале вид также развивается в двух поколениях. На Среднем Урале наблюдать лёт

двух генераций удается не ежегодно; в наиболее северных частях ареала вид становится моновольтинным, и лишь изредка в благоприятные теплые летние сезоны появляется малочисленное второе поколение. Например, в 2010 г., для которого было характерно жаркое лето, мы наблюдали вылет второй генерации *C. pamphilus* в Красноуфимском (leg. Е.Ю. Захарова), Сысертском и Ирбитском (leg. П.В. Рудоискатель) районах Свердловской области (56–57° с.ш.).

В окрестностях пос. Метлино мы отлавливали первую генерацию *C. pamphilus* с 24 мая по 21 июня и вторую генерацию – с 19 июля по 3 сентября (рис. 1, ж). Изменения относительного обилия самок недостоверны на протяжении всего сезона из-за небольшого объема их выборки (всего было поймано 16 самок I генерации и 9 самок II генерации). Относительное обилие самцов статистически значимо возрастает в конце мая и достигает первого пика, а затем снижается к середине июня (см. табл. 3). В последнюю декаду июня пойман только 1 самец. В первой декаде августа относительное обилие самцов *C. pamphilus* вновь статистически значимо увеличивается и достигает второго пика к середине августа, а затем в течение третьей декады резко снижается. Более ранний вылет самцов по сравнению с самками статистически достоверен ($\chi^2 = 15,99$; $df = 2$; $p < 0,01$). Таким образом, для *C. pamphilus* характерен лёт двух неперекрывающихся во времени поколений имаго, причем численно преобладают самцы, вылет которых начинается раньше.

Заключение

Проведенные нами учеты относительного обилия видов дневных чешуекрылых, относящихся к семействам Pieridae и Satyridae и обитающих совместно в лесостепной зоне Южного Урала, позволили отнести изученные виды к различным фенологическим группам. Названия фенологических периодов мы приводим по работе Л.Е. Сасовой и А.Б. Мартыненко [23]. Наиболее массовыми в поздневесеннем периоде являлись огородные белянки *Pieris napi* и *P. rapae*, в раннелетнем – *Coenonympha pamphilus*, в первом среднелетнем периоде моновольтинные виды *Aporia crataegi*, *Aphantopus hyperantus*, *Coenonympha glycerion* численно доминируют в сообществе. Во втором среднелетнем и позднелетнем периодах показатели относительного обилия *P. napi* снижаются, а соответствующие показатели *P. rapae* и *P. edusa* увеличиваются. К середине сентября безусловно доминирует *P. edusa*, которая становится весьма многочисленной. Анализ сезонной динамики соотношения полов позволяет предположить наличие протандрии для всех семи изученных видов. Однако если для видов с моновольтинным жизненным циклом (*A. crataegi*, *A. hyperantus*, *C. glycerion*) протандрию легко наблюдать в природных условиях и она была статистически достоверна (за исключением *C. glycerion*), то для би- и поливольтинных видов картина не столь однозначна. У бивольтинной сеницы *C. pamphilus*, лёт генераций которой

не перекрывается во времени, достоверно обнаружен более ранний вылет имаго самцов как в первом, так и во втором поколениях. У видов, лёт генераций которых происходит в природных условиях одновременно, оказывается сложным их разделить, поэтому протандрию зарегистрировать не удается. Тем не менее как данные литературы [11], так и наши наблюдения свидетельствуют, что для поливольтинных видов белянок и бархатниц характерна тенденция более раннего вылета имаго самцов по крайней мере для первого, диапаузирующего поколения.

Авторы выражают искреннюю признательность д-ру биол. наук, проф. А.Г. Васильеву за ценные замечания и обсуждение результатов, полученных в ходе работы, и канд. биол. наук М.В. Чибиряку за организацию полевых работ (лаборатория эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург), а также П.В. Рудоискателю (Уральский федеральный университет им. первого президента Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург) – за помощь в экспедиционных полевых работах на территории Свердловской области в 2010 г.

Литература

1. *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight* / eds. by C.L. Boggs, Watt W.B., Ehrlich P.R. University of Chicago Press, Chicago and London. 2003. 756 p.
2. Дубатовов В.В., Костерин О.Э. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Hesperioidea, Papilionoidea) международного заповедника «Даурия» // Насекомые Даурии и сопредельных территорий. Новосибирск: SWEF, 1999. Вып. 2. С. 138–194.
3. Мартыненко А.Б. Фенология и сезонная динамика лёта дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) на юге Дальнего Востока и в Забайкалье // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. 2003. Вып. XIII. С. 69–85.
4. Татаринов А.Г., Долгин М.М. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России. СПб. : Наука, 2001. 244 с.
5. Olschwang V.N. Rhopalocera from the south Urals: biodiversity and population dynamics // Mem. Soc. r. belge Ent. 1998. Vol. 38. P. 145–154.
6. Нужнова О.К. Сезонная динамика активности бруквенницы (*Pieris napi* L.) на территории Мурманской и Калужской областей // Труды Ставропольского отделения РЭО : материалы II Междунар. науч.-практ. конф. «Актуальные вопросы энтомологии». Ставрополь : АГРУС, 2009. С. 122–125.
7. Горбач В.В., Резниченко Е.С., Сааринен К. К экологии тополевого ленточника (*Limenitis populi*, Lepidoptera, Nymphalidae) Восточной Фенноскандии // Зоологический журнал. 2010. Т. 89, № 11. С. 1340–1349.
8. Захарова Е.Ю. Сезонная изменчивость длины крыла и глазчатых пятен в популяциях *Erebia ligea* L. (Lepidoptera, Satyridae) на Среднем Урале // Энтомологическое обозрение. 2010. Т. 89, № 2. С. 320–332.
9. Morbey Y., Ydenberg R. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review // Ecology Letters. 2001. Vol. 4. P. 663–673.
10. Wiklund C., Nylin S., Forsberg J. Sex-related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly, *Pieris napi* // Oikos. 1991. Vol. 60. P. 241–250.

11. Wiklund C., Forsberg J. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae // *Oikos*. 1991. Vol. 60. P. 373–381.
12. Zonneveld C. Being big or emerging early? Polyandry and the trade-off between size and emergence in male butterflies // *The American Naturalist*. 1996. Vol. 147, № 6. P. 946–965.
13. Wiklund C., Fagerström T. Why do males emerge before females? A Hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies // *Oecologia*. 1977. Vol. 31. P. 153–158.
14. Колесников Б.Л. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием // *Флора и растительность Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина*. Свердловск : УФАН СССР, 1961. Вып. 8. С. 105–129.
15. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 286 с.
16. Красная Книга Челябинской области: животные, растения, грибы / отв. ред. Н.С. Корьтин. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2005. 450 с.
17. Ольшванг В.Н., Нунпönen К.Т., Лагунов А.В., Горбунов П.Ю. Чешуекрылые Ильменского заповедника. Екатеринбург : ИГЗ УрО РАН, 2004. 288 с.
18. Gorbunov P., Kosterin O. The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature. Moscow : Rodina & Fodio, 2003. Vol. I. 392 p.
19. Кориунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М. : КМК, 2002. 424 с.
20. Захарова Е.Ю. Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моноvoltинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) // *Евразийский энтомологический журнал*. 2004. Т. 3, вып. 1. С. 59–65.
21. Некрутенко Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Крыма. Киев : Наукова думка, 1985. 152 с.
22. Некрутенко Ю.П. Дневные бабочки Кавказа. Киев : Наукова думка, 1990. 216 с.
23. Сасова Л.Е., Мартыненко А.Б. Сезонные аспекты населения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) в широколиственных лесах Уссурийского заповедника // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2007. № 10. С. 156–161.

Поступила в редакцию 13.09.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2011. № 4 (16). P. 80–91

Aleksey O. Shkurikhin, Tatyana S. Oslina, Elena Yu. Zakharova

*Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Division of
Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia*

**PROTANDRY IN MONO- AND POLYVOLTINE WHITES AND SATYRS
SPECIES (Lepidoptera, Pieridae, Satyridae) FROM THE SOUTH URALS
FOREST-STEPPE ZONE**

Protandry (the earlier adult emergence of males than females) is a common pattern of sex-biased timing in many animal taxa. In case of Rhopaloceros species it is usually related with reproductive strategy, sexual size dimorphism and life history traits. Protandry can be easily observed in monovoltine butterflies species both in natural conditions and in laboratory experiments. In some bivoltine species it is observed in generations with direct development as well as in diapausing generations. But when the emergence periods of several generations are overlapped in natural conditions it is difficult to observe protandry. In species with a high degree of females monogamy and

males polygamy in the reproductive strategy the amount of protandry increases. And it is expected to decline with the degree of polyandry obviously. In the present paper we study seasonal abundance of whites and satyrs species (Lepidoptera, Pieridae, Satyridae) from the South Urals forest-steppe zone. The most abundant species during the late spring period were *Pieris napi* and *P. rapae*. Then during the early summer the most abundant species becomes *Coenonympha pamphilus*. Monovoltine species *Aporia crataegi*, *Aphantopus hyperantus* and *Coenonympha glycerion* prevail during the first middle summer period. During the second middle summer and late summer periods *Pontia edusa* dominates and again relative abundance of *P. rapae* is increased. We analyse seasonal sex ratio dynamics of abundant species during the flight period of all their generations from May to September of 2010 year. Protandry was significantly found for monovoltine species (*Aporia crataegi*, *Aphantopus hyperantus*, *Coenonympha glycerion*) and bivoltine species with two discrete generations (*Coenonympha pamphilus*). There is a tendency of the earlier emergence of male imago than female for the first diapausing generation of polyvoltine Pieridae with overlapping generations (*Pieris napi*, *P. rapae* u *Pontia edusa*) but protandry is not significant.

Key words: protandry; dynamics of sex ratio; generation; Pieridae; Satyridae.

Received September 13, 2011