

УДК 595.789 (470.1)

doi: 10.31140/j.vestnikib.2016.3(197).1

СТРУКТУРА И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ФАУНЫ ДНЕВНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA, RHOPALOCERA) ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова***Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар
E-mail: kulakova@ib.komisc.ru*

Аннотация: В статье охарактеризованы структура и пространственная организация фауны дневных чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины и в северных областях Уральской горной страны. Приведены сведения о видовом богатстве и структуре локальных и зональных фаун, выявлены основные тренды таксономического разнообразия.

Ключевые слова: дневные чешуекрылые, локальная фауна, зональная фауна, европейский северо-восток России

Введение

Дневные чешуекрылые – достаточно многочисленная группа насекомых, объединяющая около 18 000 видов (Animal biodiversity..., 2011), распространённых от экваториальных до арктических и субантарктических широт. Видовое разнообразие, выраженная ландшафтно-зональная и биотопическая приуроченность наряду с высоким потенциалом расселения делают дневных чешуекрылых очень интересным и перспективным модельным объектом зоогеографических исследований. Благодаря относительно короткому жизненному циклу, трофической специализации гусениц и открыто живущей крылатой стадии имаго они быстро реагируют на изменение условий окружающей среды колебанием границ видовых ареалов, численности популяций, структуры фаун и населения.

Материал и методы исследований

В основе данной статьи лежат материалы, собранные авторами в период с 1990 по 2016 г. на территории европейского северо-востока России. В общей сложности в указанный период эколого-географическими исследованиями булавоусых чешуекрылых охвачены более 185 географических точек (локалитетов), расположенных в таежных и тундровых ландшафтных провинциях северо-востока Русской равнины и северных областях Уральской горной страны.

Сборы и учёты численности дневных чешуекрылых проводили на линейных площадках, или трансектах (Pollard, 1977). Для оценки состояния популяций отдельных видов применяли методику визуального маршрутного учёта и расчёта плотности видов, предложенную Н.Г. Челинцевым (2002). Дополнительно изучали лепидоптерологические материалы, хранящиеся в фондах научного музея Института биологии Коми НЦ УрО РАН, Зоологического музея СыктГУ, музея Природы Земли г. Ухты, Зоологического музея

МГУ, Зоологического института РАН, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, ИЭРиЖ УрО РАН, ИПЭС УрО РАН, частные коллекции, проанализированы многочисленные литературные источники и электронные базы данных.

При выявлении ареалогической структуры фауны дневных чешуекрылых использовали физико-географический подход, предполагающий типизацию и название ареалов на основе отношения долготных и широтных границ распространения видов к известным природным рубежам (Городков, 1984; Сергеев, 1986). Научная номенклатура видов и надвидовых таксонов дневных чешуекрылых представлена на основе анализа и компиляции данных «Каталога чешуекрылых России» (2008) и «Каталога булавоусых чешуекрылых бывшего СССР» (Корб, 2011).

Структура фауны

Для выявления закономерностей пространственного размещения животных большое значение имеет полнота знаний о видовом богатстве и таксономической структуре фауны исследуемой территории. По мнению А.И. Толмачева (1970, 1974), видовое богатство, оцениваемое по числу видов, представляет основу количественной характеристики флоры, а установленное соотношение надвидовых таксонов – основу ее качественной характеристики. В полной мере это суждение можно отнести и к фауне. Таксономическую структуру флоры обычно характеризуют на основе удельного веса 10-15 крупнейших семейств или родов (Толмачев, 1970, 1974; Малышев, 1975). В энтомологии в силу колоссального видового разнообразия насекомых фаунистические исследования ограничиваются отдельными отрядами, подотрядами или даже семействами. Число семейств Rhopalocera стабильно практически на всей территории европейского северо-востока России (шесть, на крайнем севере – пять). Поэтому для выявления особенностей таксономической

структуры региональной, локальных и зональных фаун дневных чешуекрылых логично использовать такие показатели, как число и удельный вес подсемейств, триб, подтриб, родов и подродов.

На территории европейского северо-востока России к 2016 г. выявлено 136 видов дневных чешуекрылых (табл. 1). Около полутора десятков из них в регионе образуют лишь временные популяции, псевдопопуляции, совершают более или менее регулярные миграции из соседних областей в летний период, известны по единичным находкам или статус их обитания в регионе пока точно не установлен. Естественно, что для обширной и неоднородной в природно-климатическом отношении территории европейского северо-востока России указанное число видов не может быть конечным, однако собранные материалы и критический анализ литературных сведений позволяют обоснованно утверждать, что коренной состав видов *Rhopaloscega* в регионе выявлен практически полностью. Новых находок ожидается немного, оценочно не более трех-четырёх видов. Незначительное изменение численного состава возможно еще по причине изменения ранга некоторых таксонов видовой группы. В итоге все это не должно повлиять на общее представление о богатстве и структуре региональной фауны дневных чешуекрылых.

Таксономическая структура фауны дневных чешуекрылых европейского северо-востока России выглядит достаточно пестрой: шесть семейств, 16 подсемейств, 15 триб, 12 подтриб, 51 род и 40 подродов. Фауна имеет ярко выраженные «нимфалоидные» черты: наиболее разнообразными являются близкие *Nymphalidae* и *Satyridae*, традиционно объединяемые зарубежными специалистами в одно семейство. На их долю приходится 56% видового состава (рис. 1). К этим семействам принадлежат и самые насыщенные видами роды: *Clossiana* (14) и *Erebia* (13). Менее других отстают от лидеров роды *Oeneis* (8 видов), *Colias* (7), *Nymphalis* (6). По четыре-пять видов в родах *Lycaena*, *Pyrgus*, *Polyommatus*, *Coenonympha*. Большинство же родов представлено двумя-тремя видами. По числу родов лидирует семейство *Nymphalidae* со значением 16, вторую позицию занимает *Lycaenidae* (11), а *Satyridae* с девятью родами – только треть. Наименьшая родовая насыщенность отмечена в семействах *Hesperiidae* и *Papilionidae*.

Представленность (% от мирового богатства таксона) – весьма интересный и информативный показатель, позволяющий судить, насколько успешно таксономическая группа освоила условия окружающей среды той или иной территории. Из семейств, входящих в состав региональной фауны, минимальная величина этого показателя у *Hesperiidae* (0.28%), максимальная – у *Nymphalidae* (1.72%) и *Pieridae* (1.58%). Представленность

всего комплекса *Rhopaloscega* на европейском северо-востоке России – около 0.75%, что соответствует уровню представленности в арктических и бореальных регионах многих прогрессивных и процветающих таксонов насекомых (Чернов, 1975).

Основу ареалогической структуры фауны дневных чешуекрылых европейского северо-востока России формируют трансглоарктическая, субтрансглоарктическая, транспалеарктическая и трансевразийская долготные группы в сочета-

Таблица 1

Таксономическая структура фауны дневных чешуекрылых европейского северо-востока России

Семейство, подсемейство, триба	Число		Представленность (% от объема таксона в мировой фауне)
	Родов	Видов	
Papilionidae	4	5	0.87
Papilioninae	2	2	0.40
Papilionini	1	1	0.48
Leptocircini	1	1	0.63
Parnassiinae	2	3	4.05
Parnassiini	2	3	5.66
Pieridae	7	18	1.58
Dismorphinae	1	3	5.26
Pierinae	4	7	0.81
Pierini	3	6	0.85
Anthocharidini	1	1	1.49
Coliadinae	2	8	3.88
Lycaenidae	11	25	0.49
Theclinae	3	3	0.12
Theclini	1	1	0.13
Eumaeini	2	2	0.22
Lycaeninae	1	5	4.46
Polyommatinae	7	17	1.14
Polyommatini	7	17	1.30
Nymphalidae	16	44	1.72
Apaturinae	1	2	2.27
Limenitidinae	2	3	0.28
Limenitidini	1	1	0.48
Neptini	1	2	0.74
Heliconiinae	7	24	4.40
Argynnini	7	24	22.43
Nymphalinae	6	15	3.07
Nymphalini	4	10	9.80
Melitaeini	2	5	2.05
Satyridae	9	33	1.15
Satyrinae	9	33	1.44
Parargini	3	5	0.96
Satyrini	6	28	0.77
Hesperiidae	4	11	0.28
Pyrginae	1	5	0.35
Heteropterinae	1	2	1.04
Hesperiinae	2	4	0.20
ИТОГО	51	136	0.75*

* % от мирового объема всех семейств дневных чешуекрылых.

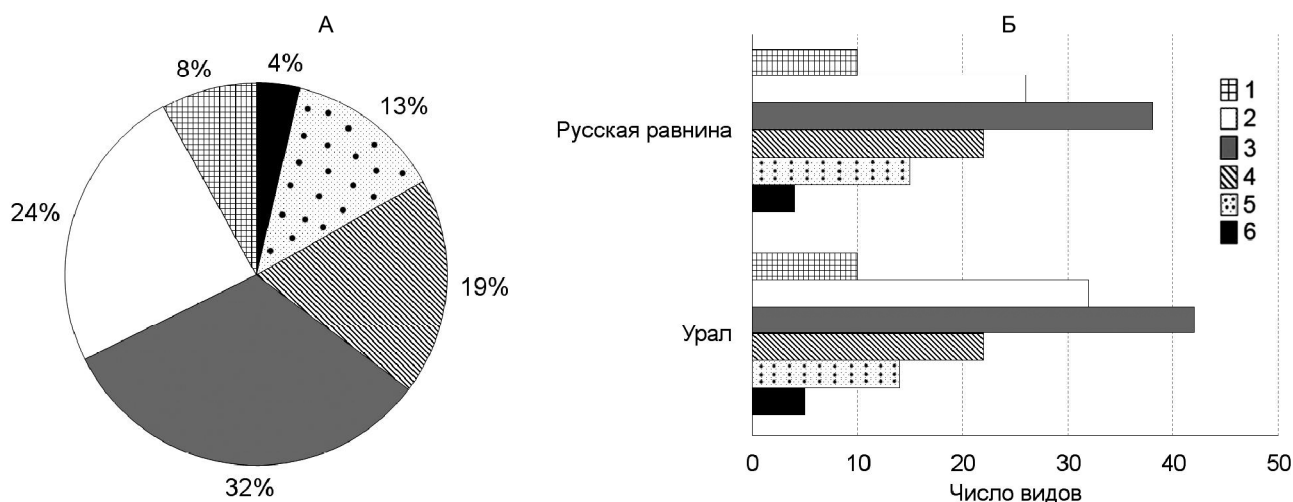


Рис. 1. Удельный вес (А) и видовая насыщенность (Б) семейств дневных чешуекрылых в фауне европейского северо-востока России. Условные обозначения. 1 – Hesperidae, 2 – Satyridae, 3 – Nymphaladae, 4 – Lycaenidae, 5 – Pieridae, 6 – Papilionidae.

нии с 18 широтными группами, среди которых по числу входящих в них видов лидируют температурно-субтропическая, субаркто-температурно-субтропическая, температурная, аркто-гольцовая и субаркто-борео-монтанная – всего 35 комбинаций из 62 установленных, около 68% видового состава. Дифференциальную компоненту ареалогической структуры составляют восточноевро-трансасиатская, урало-трансасиатская, урало-сибирская долготные группы, сочетающиеся с «северными» и монтанными широтными группами (рис. 2). Дневных чешуекрылых с подобными типами ареалов относительно немного, на их долю приходится лишь около 10% фауны. Тем не менее, они вместе с некоторыми субтрансоглоарктическими видами, у которых на европейском северо-востоке России проходят западные рубежи распространения, входят в «восточную» плеяду животных, растений и грибов, обусловивших биогео-

графическое своеобразие изучаемого региона как «Сибирь в Европе».

Относительно высокое таксономическое богатство фауны дневных чешуекрылых и разнообразие географических элементов в составе в целом отражают географическое положение и природно-климатическую историю европейского северо-востока России. На рубежах Русской равнины и Уральской горной страны, Европы и Азии наложение наборов равнинных и монтанных, западно-, восточнопалеарктических и субтрансоглоарктических видов создает своего рода «экотонный» эффект на географическом уровне и подчеркивает открытость изучаемой территории для позднеледниковых, голоценовых и современных миграций видов самых разных экологических предпочтений (тундровых, таежных, суббореальных и т.д.) как с запада, так и с востока.

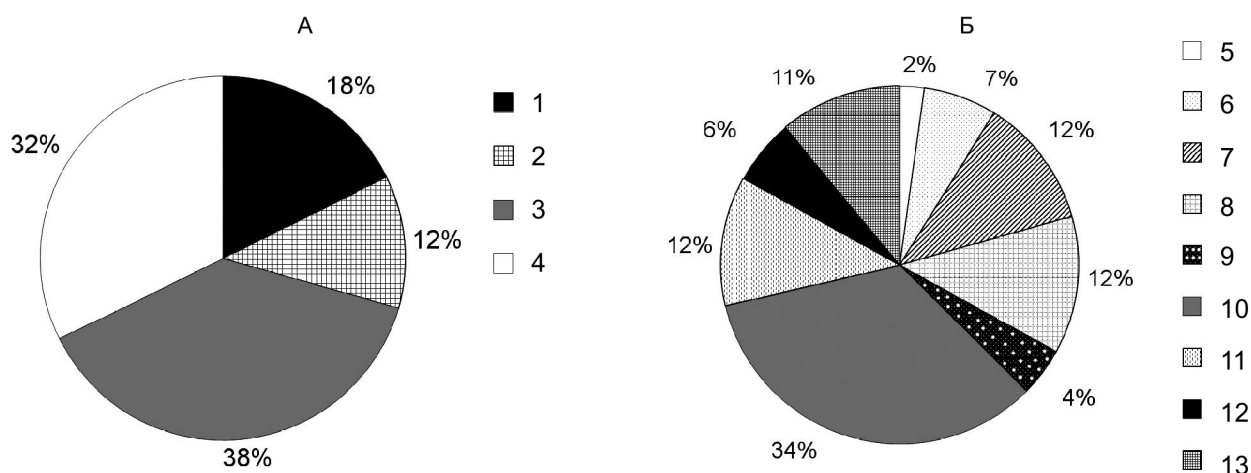


Рис. 2. Соотношение (доли, %) долготных (А) и широтных (Б) групп ареалов в структуре фауны дневных чешуекрылых европейского северо-востока России. Условные обозначения. Долготные группы: 1 – трансоглоарктическая, 2 – субтрансоглоарктическая, 3 – транспалеарктическая, 4 – субтранспалеарктические. Широтные группы: 5 – метаарктическая, 6 – монтанные, 7 – аркто-монтанные, 8 – субаркто-бореальная и субаркто-борео-монтанная, 9 – бореальная и борео-монтанная, 10 – температурная и температурно-субтропическая, 11 – суббореальная и суббореально-субтропическая, 12 – субаркто-температурная, 13 – субаркто-температурно-субтропическая и полизональная.

Локальные фауны, показатели и тренды таксономического разнообразия

В последние десятилетия в сравнительном анализе фаунистических материалов все большее распространение получает метод с использованием таких понятий, как «конкретная фауна» и «локальная фауна». Первое аналогично понятию «конкретная флора», получившему широкое распространение в сравнительной флористике благодаря развитию идеи А.И. Толмачева (1931). Согласно Ю.И. Чернову (1975), конкретная фауна – это композиция видов животных, фиксируемых на минимальной территории, включающей набор ландшафтов и их зональных и интразональных элементов, наиболее характерных для данной зоны с учетом региональных особенностей. Конкретная фауна/флора рассматривается в качестве элементарной фауны/флоры региона и представляет собой естественную систему, обладающую территориальной и структурной целостностью и собственным генезисом (Шмидт, 1984; Макаров, 2009; Морозова, 2009). Совокупность конкретной флоры и фауны дает понятие «конкретной биоты» (Чернов, 1989).

Наряду с понятием «конкретная фауна» в зоологических работах очень часто употребляют термин «локальная фауна». Своим происхождением он обязан понятию «локальная флора», которую в ботанике трактуют как выборочную флору какого-либо географического пункта, или пробу флористической ситуации в нем (Юрцев, 1997; Морозова, 2009). Проблема содержания и соотношения понятий «конкретная фауна», «локальная фауна», также как и проблема «флор» в ботанике, пока остается в сфере научных дискуссий, но совершенно очевидно, что оба понятия требуют четкого разграничения. Если принять, что конкретная фауна – это реальное природное явление (Чернов, 1993), то локальная фауна представляет собой лишь удобную рабочую единицу сравнительной фаунистики, отражающую результаты видовых учетов в определенном географическом пункте (локалитете). Посредством описания локальных фаун выявляют границы конкретных фаун, иногда локальная фауна может соответствовать конкретной фауне. Ю.И. Чернов (1993) предложил вместо термина «локальная фауна» использовать понятие «проба фауны». Данный термин точнее отражает сущность проблемы, но, к сожалению, так и не получил широкого признания среди зоологов (Макаров, 2009).

Если конкретная фауна может занимать территорию разной площади, то сугубо практическое назначение понятия локальной фауны требует определенной стандартизации размерных характеристик исследуемых локалитетов. Локальной фауной в температурном поясе предложено считать композицию видов, выявленных вокруг какого-либо географического пункта в радиусе

10-15 км. В зависимости от типа ландшафта, природной зоны, рельефа территории исследуемая площадь может изменяться (Penev, 1997). В зоологических работах, в которых традиционно изучают не фауну в целом, а лишь отдельные систематические группы, размер территории локальной фауны, очевидно, может колебаться также в зависимости от эколого-хорологических особенностей изучаемых таксонов животных. В настоящей работе локальной фауной дневных чешуекрылых европейского северо-востока России авторы считают композицию видов, выявленных во всех природных сообществах географического пункта и его окрестностей в радиусе 20-25 км. Такая размерность локальной фауны обусловлена особенностями биотопического распределения и методикой учетов видов данной группы насекомых.

Непосредственное видовое богатство локальных фаун дневных чешуекрылых европейского северо-востока России, оцениваемое по числу видов, закономерно уменьшается в северном направлении. На равнине связь числа видов с широтой местности выражена сильнее, чем на Урале (рис. 3). По горным тундрам и подгольцовым местообитаниям субарктические виды проникают на юг значительно дальше, чем на равнине, что обуславливает более «северный» облик уральских локальных фаун *Rhopalocera*.

Выпадающие из общего тренда значения часто отмечены для локальных фаун крупных населенных пунктов и их окрестностей, для которых характерно увеличение видового богатства. Объясняется это не столько многолетними наблюдениями, которые, как известно, пополняют фаунистические списки в основном за счет случайных заносов и сезонных мигрантов (Макаров, 2009), сколько наличием в их границах и окрестностях агроценозов, рудеральных участков и прочих антропогенно трансформированных местообитаний. В таежной и тундровой зонах данные биотопы значительно расширяют площади и спектр местообитаний коренных популяций *Rhopalocera* и способствуют быстрому закреплению новых видов. Показано, что видовое богатство дневных чешуекрылых заметно выше и на территориях, на которых развит комплекс линейных хозяйственных сооружений. Это актуально для Республики Коми, территорию которой почти в меридиональном направлении пересекают ж.-д. магистраль Котлас–Воркута, нефте- и газопроводы, ЛЭП, автомобильные трассы. Аналогично речным долинам, они выполняют функцию квазиприродных коридоров, по которым бабочки расселяются из других, главным образом южных, областей. Связь с антропогенными условиями является мощным фактором расширения северных пределов распространения наземных животных (Чернов, 1975).

Даже если исключить из списка таксонов сезонных мигрантов и случайные заносы имаго, региональный тренд уменьшения видового богатства локальных фаун дневных чешуекрылых в северном направлении выражен достаточно четко. Богатство локальных фаун подзоны средней тайги колеблется на уровне 60-65 коренных видов, составляя 75-80% от зональной фауны. В субарктических локальных фаунах этот показатель может достигать четырех десятков, но обычно варьирует в пределах 25-30 таксонов. Это 40-45% состава фауны лесотундры и южной тундры. Таким образом, в регионе количество видов *Rhopalocera* к северу уменьшается примерно в три-четыре раза. При этом надо отметить, что резкого снижения видового богатства при переходе из таежной зоны в Субарктику, что свойственно многим

группам наземных беспозвоночных, например, паукам и жукам-мертвоедам (Есюнин, 1994, 2000), у дневных чешуекрылых не происходит. Это хорошо заметно при сравнении видового богатства зональных фаун. Более того, в северной лесотундре и южной тундре видовое богатство даже немного увеличивается (рис. 4) за счет значительной доли температурных видов, населяющих интразональные местообитания. В юго-восточной части Большеземельской тундры и на Полярном Урале оно достигает почти 60% видового состава *Rhopalocera*. Причина этого – упоминавшийся «экотонный эффект» географического уровня, когда на стыке двух поясов накладываются температурный и арктический (в широком смысле) наборы видов, что и ведет к увеличению видовой насыщенности *Rhopalocera*. Заметное падение

видового богатства группы наблюдается при переходе в типичную тундру, т.е. примерно на 68-69° с.ш.

На фоне отчетливого снижения видового богатства дневных чешуекрылых с юга на север в отдельных семействах общей тенденции изменения их удельного веса (доли от общего числа видов) в локальных фаунах не наблюдается. Более равномерное распределение долей на широтном градиенте демонстрирует семейство *Pieridae*. Слабо выраженный тренд снижения удельного веса характеризует *Hesperidae*, однако при переходе в тундровую зону уровень их видового богатства скачкообразно падает. У *Lycaenidae* отрицательная тенденция выражена отчетливее, но в Заполярье у них также происходит резкое снижение числа видов в локальных фаунах.

У нимфалид и сатирид, напротив, удельный вес в локальных фаунах к северу возрастает. Особенно отчетливо данный тренд заметен у второго семейства. Происходит это за счет увеличения доли видов, относящихся к родам *Oeneis* и *Erebia*, которые лидируют в родовой структуре мировой арктической фауны *Rhopalocera* (Чернов, 2006). У нимфалид прирост удельного веса в северных локальных фаунах связан с родом *Clossiana*, также богато представленным в высоких широтах Земного шара.

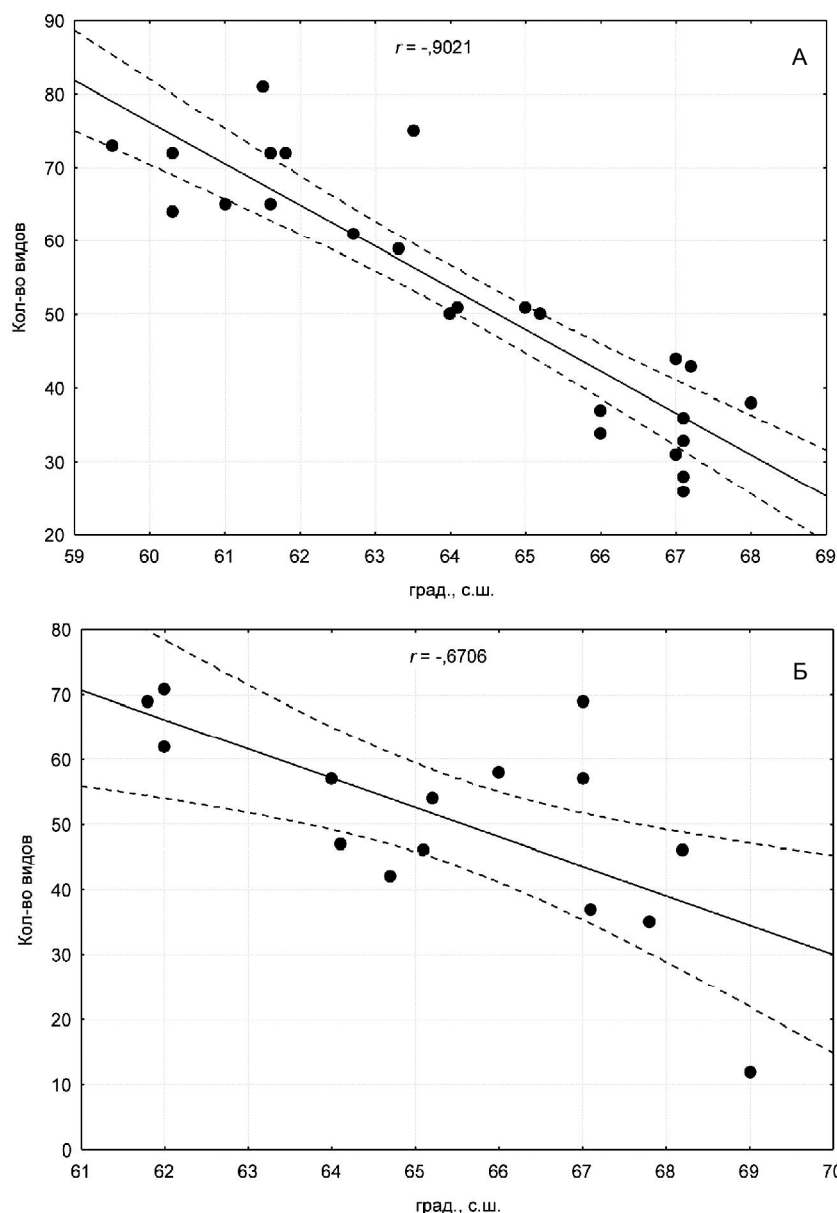


Рис. 3. Связь видового богатства локальных фаун дневных чешуекрылых с широтой местности на северо-востоке Русской равнины (А) и в северных областях Урала (Б). r – коэффициент корреляции Спирмена ($p < 0.05$).

Зональные фауны

Зональные категории фаун очень широко используют в эколого-географических исследованиях жи-

вотного мира, хотя границы фаунистических комплексов и ареалов отдельных видов далеко не всегда совпадают с установленными природно-зональными рубежами. Прежде всего, зональные фауны удобны для представления и восприятия обобщенной информации о составе, количественном соотношении видов, наборе географических и ландшафтно-биотопических элементов изучаемой группы животных в рамках известного и очерченного природно-территориального комплекса. Рассмотрим «геотаксономический портрет» фаун *Rhopalocera* каждой из подзон и полос растительности изучаемого региона (Чернов, 1975).

Арктическая тундра. Состав и особенности ландшафтно-биотопического распределения дневных чешуекрылых этой подзоны растительности изучены слабо, однако нет никакого сомнения, что для нее характерен крайне обедненный вариант фауны. По литературным сведениям (Кузнецов, 1925; Gorbunov, 2001), сборам А.А. Колесниковой, Н. Зубрий, в арктических тундрах Новой Земли и Вайгача встречается четыре-пять видов *Rhopalocera* – *Cliothyrus tyche*, *C. nastes* (?), *Clossiana polaris*, *C. chariclea*, *C. improba*. Характерно полное отсутствие сатирид, хотя нельзя исключать, что на Вайгаче могут быть обнаружены гемиарктические *Erebia fasciata*, *E. rossii*, *Oeneis polixenes*, а также перламутровка *Boloria alaskensis*. Гипоарктический элемент дневных чешуекрылых в подзоне арктической тундры также не выявлен, но вполне возможно нахождение немногочисленных локальных популяций отдельных видов, которые сохранились как дериваты топических группировок кустарниковых тундр с периодов термических оптимумов среднего и позднего голоцена. К таковым видам мы относим перламутровок *Clossiana frigga*, *C. freija*, у которых в заболоченных интразональных сообществах и в местообитаниях с благоприятной экспозицией растет основное кормовое растение гусениц – *Rubus chamaemorus*, а также развивающуюся на осоках чернушку *Erebia disa*.

Типичная тундра. К 2015 г. в типичной тундре Печорской провинции и Пай-Хоя было зарегистрировано около 20 видов дневных чешуекрылых, три-четыре из которых надо относить к категории сезонных мигрантов. Известно, что в каждой из подзон тундры существует весьма четко очерченная группа характерных для нее видов (Чернов, 1986). Это свойственно и дневным чешуекрылым. Подобными «эмблемными» видами подзоны типичных тундр европейского северо-востока России являются арктические перламутровки *Clossiana chariclea* и *C. improba*, доминирующие по обилию в большинстве зональных местообитаний (табл. 2). В состав фоновых видов входят также перламутровка *Boloria alaskensis* и чернушки *Erebia fasciata*, *E. rossii*. На фоне общей обедненности видового состава гипоарктические виды в типичной тундре являются весьма

заметным элементом лепидоптерофауны, хотя их популяционные группировки здесь очень немногочисленны. В зональных местообитаниях встречаются перламутровки *Clossiana freija* и *C. frigga*, желтушка *Cliothyrus palaeno*, чернушка *Erebia disa*. В южной полосе подзоны типичных тундр Югорского п-ова зарегистрированы перламутровка *Clossiana eunomia*, сатириды *Oeneis bore*, *O. (norna) patrushevae*. К сожалению, пока очень мало собрано информации о структуре интразональных топических группировок дневных чешуекрылых типичной тундры. В пойменных ивняках южной окраины Пай-Хоя обнаружены немногочисленные голубянка *Plebeius optilete*, перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana selene*, сеница *Coenonympha tullia*.

Негативной особенностью фауны *Rhopalocera* восточноевропейской типичной тундры (по аналогии с понятием «негативные особенности флоры» (Юрцев, 1978) является отсутствие дифференциальных видов, в том числе в фаунах Печорской и Пай-Хойской ландшафтных провинций. Однако это заключение провизорное по причине слабой изученности данной территории.

Южная тундра. Фауна дневных чешуекрылых южных (кустарниковых) тундр Русской равнины и Урала с учетом сезонных мигрантов насчитывает более 70 видов. Таким образом, уровень видового богатства дневных чешуекрылых здесь возрастает по сравнению с типичной тундрой почти в три раза. Появляются новые таксоны на уровне семейств (Hesperiidae) и родов (*Anthocharis*, *Lycaena*, *Polyommatus*, *Euphydryas*, *Issoria* и др.), усиливается удельный вес родов *Clossiana*, *Erebia*, *Oeneis*.

Эмблемными видами *Rhopalocera* рассматриваемой подзоны растительности являются представители гипоарктического ландшафтно-зонального комплекса: желтушка *Cliothyrus palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*, сатириды *Erebia disa*, *Oeneis bore* и *Oe. norna*. Весьма заметным элементом видовых группировок дневных чешуекрылых южной тундры остаются гемиаркты. В восточноевропейской кустарниковой тундре они представлены в полном составе, однако в число фоновых видов входят лишь чернушки *Erebia fasciata* и *E. rossii*.

Характерной чертой подзоны южных тундр является большой удельный вес в составе ее биоты не арктических элементов (Чернов, 1978, 1986; Ольшванг, 1980). Например, во флоре восточной части Большеземельской тундры доля бореальных видов составляет 30-40% (Ребристая, 1977). Доля интразональных и лесных *Rhopalocera*, включая северобореальные виды, здесь доходит до 60%. Все они тесно связаны с ивняками разнотравными, пойменными лугами и экстразональными редколесьями и редианами, а плакорные тундровые биотопы почти не заселяют. Для некоторых ви-

Таксономический «портрет» зональных фаун дневных чешуекрылых европейского северо-востока России

Зона, подзона, полоса растительности	Ведущие роды	Фоновые виды природных сообществ	
		Зональных	Интразональных
Тундра			
Арктическая	<i>Clossiana</i> (3)	<i>Clossiana polaris</i> , <i>C. chariclea</i>	?
Типичная	<i>Clossiana</i> (4-6)	<i>Clossiana chariclea</i> , <i>C. improba</i> , <i>Boloria alaskensis</i> , <i>Erebia fasciata</i> , <i>E. rossii</i>	?
Южная	<i>Clossiana</i> (13), <i>Erebia</i> (6-7)	<i>Colias palaeno</i> , <i>Plebeius optilete</i> , <i>Clossiana freija</i> , <i>C. frigga</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>E. rossii</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>Oeneis bore</i> , <i>Oe. norma</i>	<i>Erebia euryale</i> ¹ , <i>E. jeniseiensis</i> ² , <i>Issoria eugenia</i> ¹ , <i>Clossiana angarensis</i> , <i>C. thore</i> , <i>C. selene</i>
Лесотундра			
	<i>Clossiana</i> (8), <i>Erebia</i> (5-6)	<i>Colias palaeno</i> , <i>Plebeius optilete</i> , <i>Boloria aquilonaris</i> , <i>Clossiana freija</i> , <i>C. eunomia</i> , <i>Coenonympha tullia</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>E. embla</i> , <i>Oeneis jutta</i>	<i>Pieris napi</i> , <i>Erebia euryale</i> , <i>Clossiana selene</i>
Тайга			
Крайнесеверная	<i>Clossiana</i> (7-8), <i>Erebia</i> (4)	<i>Clossiana freija</i> , <i>C. eunomia</i> , <i>Boloria aquilonaris</i> , <i>Erebia embla</i> , <i>Colias palaeno</i> , <i>Plebeius optilete</i> , <i>Oeneis jutta</i>	<i>Erebia euryale</i> , <i>E. ligea</i> , <i>Clossiana selene</i> , <i>C. euphrosyne</i> , <i>Pieris napi</i>
Северная	<i>Clossiana</i> (7-8)	<i>Erebia euryale</i> , <i>E. ligea</i> , <i>Colias palaeno</i> , <i>Plebeius optilete</i>	<i>Erebia euryale</i> , <i>E. ligea</i> , <i>Clossiana eunomia</i> , <i>C. selene</i> , <i>C. euphrosyne</i> , <i>Boloria aquilonaris</i> , <i>Erebia embla</i> , <i>Colias palaeno</i> , <i>Oeneis jutta</i> , <i>Pieris napi</i> , <i>Brenthis ino</i> , <i>Polyommatus semiargus</i>
Средняя	<i>Clossiana</i> (7-8)	<i>Erebia euryale</i> , <i>E. ligea</i> , <i>Aporia crataegi</i> , <i>Leptidea sinapis</i>	<i>Erebia euryale</i> , <i>E. ligea</i> , <i>Clossiana selene</i> , <i>C. euphrosyne</i> , <i>Boloria aquilonaris</i> , <i>Colias palaeno</i> , <i>Pieris napi</i> , <i>Brenthis ino</i> , <i>Polyommatus semiargus</i> , <i>P. icarus</i>
Южная	<i>Clossiana</i> (5-6), <i>Lycaena</i> (5)	<i>Erebia ligea</i> , <i>Aporia crataegi</i> , <i>Leptidea sinapis</i>	<i>Erebia euryale</i> , <i>E. ligea</i> , <i>Clossiana selene</i> , <i>C. euphrosyne</i> , <i>Pieris napi</i> , <i>Brenthis ino</i> , <i>Polyommatus semiargus</i> , <i>P. icarus</i> , <i>Melitaea athalia</i> , <i>Euphydryas maturna</i>

¹ На Урале и в Приуралье; ² на равнине. В скобках указано число видов в ведущих родах.

дов характерна высокая численность. Например, перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana selene*, чернушка *Erebia jeniseiensis* в ряде локалитетов Большеземельской тундры и Полярного Урала по относительному обилию не уступают гипоарктическим видам.

Как отмечают исследователи (Чернов, 1986), особенности видового состава сообществ южных тундр в разных секторах Арктики во многом определяют леса, с которыми они граничат. На европейском северо-востоке России это ельники с богатым набором лесных видов, что обуславливает большую долю бореальных элементов в составе южнотундровой биоты. Однако в отношении дневных чешуекрылых, крайне слабо заселяющих темнохвойные лесные сообщества, данная зависимость не столь очевидна. На наш взгляд, здесь гораздо значительнее роль гидрографического фактора. А.П. Шенников (1940) обращал внимание на важное «коридорное» значение речных долин в расселении растений. В полной мере это относится и к дневным чешуекрылым. Преимущественно меридионально направленная р. Пе-

чора и ее крупнейшие притоки, берущие свое начало в тундровой зоне (реки Шапкина, Лая, Уса и впадающие в нее Воркута, Сейда, Б. Роговая, Адзъва, Колва), а на Полярном Урале и в Приуралье еще реки Кара, Сибирчатояха и Силоваяха с притоками, формируют развитую сеть пойменных местообитаний, благодаря которым в восточноевропейской южной тундре поддерживается относительно высокий уровень видового богатства интразональных и лесных Rhopalocera. Мы уже отмечали, что локальные фауны территорий с крупными речными артериями гораздо богаче видами и имеют более «южный» облик. Кроме того, плотность арктических и гипоарктических ландшафтно-зональных элементов здесь также заметно выше. В таких локалитетах может быть сосредоточено до 90% всего видового состава южнотундровой фауны.

Нет сомнения в том, что большое разнообразие неарктических видов дневных чешуекрылых в южной тундре европейского северо-востока России во многом определено региональными историческими факторами и, в частности, связано с

голоценовыми термическими оптимумами, когда лесные сообщества продвигались до побережья Баренцева и Печорского морей. В периоды похолоданий представители температурной лепидоптерофауны выживали в пойменных местообитаниях и островных редколесьях. Последующие потепления облегчали закрепление, способствовали развитию их популяций. Подобный сценарий предлагается для элементов бореальной флоры (Тихомиров, 1941; Морозов, 1989) и может адекватно объяснить распространение в восточноевропейской южной тундре таких температурных чешуекрылых, как личиниды *Lycaena phlaeas*, *L. helle*, *L. hippothoe*, *Celastrina argiolus*, *Cupido minimus*, *Plebeius idas*, перламутровки *Clossiana selene*, *C. thore*, чернушки *Erebia euryale*, *E. jeniseiensis*, геспериды *Carterocephalus palaemon*, *C. silvicolus*, *Hesperia comma*. В настоящее время большую роль в активном освоении интразональными и лесными видами тундровых территорий играет антропогенный фактор.

Долготные провинциальные различия южнотундровой фауны Rhoralosera на европейском северо-востоке России выражены весьма отчетливо. Дифференциальными видами южной тундры Полярного Урала являются представители горного ландшафтно-зонального комплекса с дизъюнктивным распространением на севере Азии: сатириды *Erebia dabanensis*, *E. callias*, *E. kifersteini*, *Oeneis ammon*, *Oe. melissa*, *Oe. polixenes*, перламутровка *Clossiana tritonia*, а также желтушка *Colias tyche* и европейская аркто-альпийская толстоголовка *Pyrgus andromedae*. О долготных отличиях южной тундры Печорской и Канинско-Тиманской провинций пока судить сложно по причине слабой изученности лепидоптерофауны. В широтном аспекте дифференциальным видом восточноевропейской южной тундры можно считать чернушку *Erebia jeniseiensis*.

Лесотундра является переходной полосой между тундровой и таежной зонами растительности, а ее своеобразие заключается в сосуществовании бореальных и гипоарктических элементов биоты (Чернов, 1978). В фауне дневных чешуекрылых здесь отсутствуют эваркты, из гемиарктов в незначительной численности, чаще на Урале и в Приуралье, встречаются только чернушки *Erebia rossii* и *E. fasciata*. Доминирование по численности в зональных сообществах переходит к гипоаркто-бореальным и севернобореальным видам. Кроме того, на плакорных участках появляются некоторые

широко распространенные лесные виды (*Anthocharis cardamines*, *Callophrys rubi*, *Clossiana selene*, *Erebia euryale*), в южной тундре занимавшие интразональные местообитания. Пойменные сообщества заселены в основном широко лесными и интраполюзональными чешуекрылыми.

Видов, которые были бы ограничены в своем распространении только лесотундровой полосой, среди дневных чешуекрылых нет. Однако здесь проходит южная граница распространения большинства типичных гипоарктов.

В подзонах **крайнесеверной и северной тайги** зарегистрировано более 50 и около 70 видов днев-

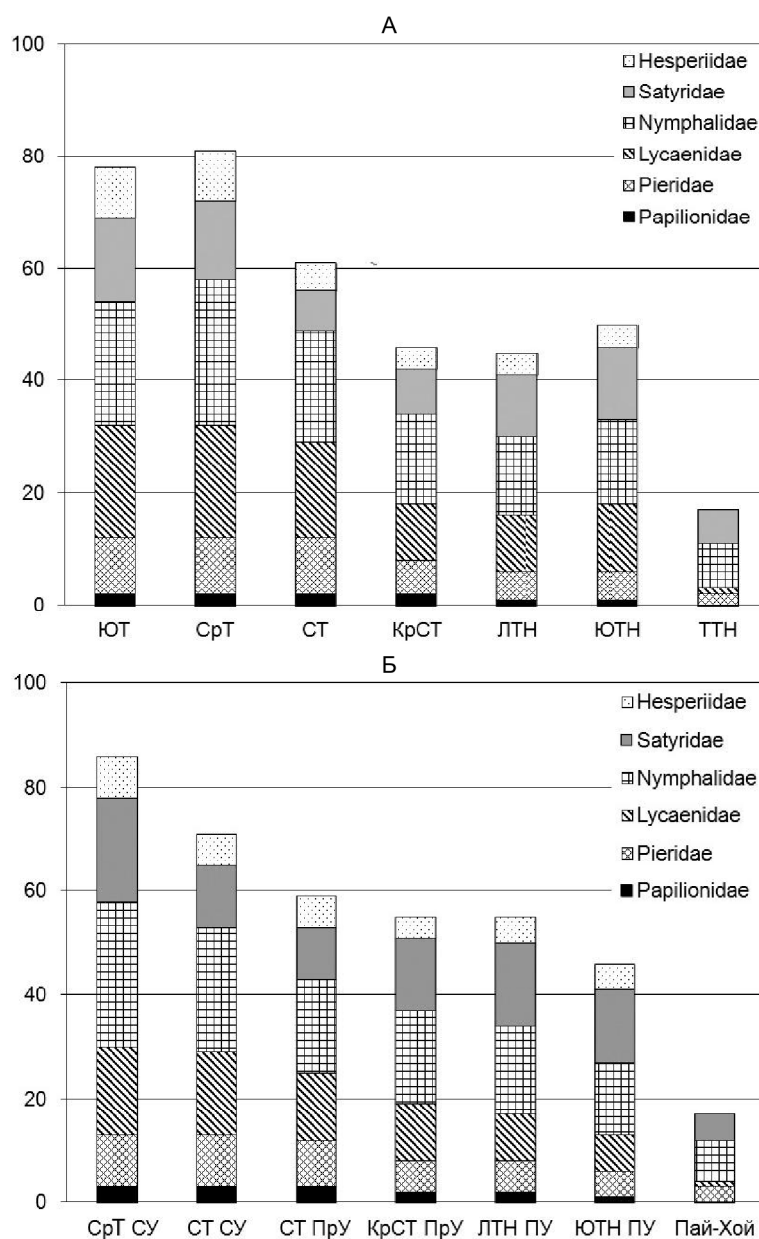


Рис. 4. Изменение таксономического состава булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте северо-востока Русской равнины (А) и северных областей Урала (Б).

По вертикали обозначено число видов, по горизонтали: ЮТ – южная тайга; СрТ – средняя тайга; СТ – северная тайга; КрСТ – крайнесеверная тайга; ЛТН – лесотундра; ЮТН – южная тундра; ТТН – типичная тундра; СУ – Северный Урал; ПрУ – Приполярный Урал; ПУ – Полярный Урал.

ных чешуекрылых соответственно. Относительно небольшая сомкнутость древесного яруса, состав мохово-лишайникового, травяно-кустарничкового и травяного покрова лесов обуславливают присутствие и доминирование на плакорах гипоаркто-бореальных, а также северно-бореальных чешуекрылых. Заметно возрастает представленность на водоразделах широко лесных видов. Собственно гипоарктические виды исчезают, за исключением *Erebia disa*, которую можно обнаружить на сфагновых болотах. Пойменные местообитания заселяют в основном температурные интрастено- и интраполюзональные виды.

Среднетаежная фауна булавоусых чешуекрылых отличается не только высоким уровнем видового богатства (более 90 видов), но и ярко выраженной приуроченностью видов к интразональным сообществам. Почти 90% ее состава связано с пойменными и болотными местообитаниями. Лишь представители широко лесной и отчасти суббореальной лесной групп находят на плакорах подходящие для обитания условия, однако специфичными представителями зональных темнохвойных сообществ они не являются.

В настоящее время на среднетаежных водоразделах наблюдается интенсивное расширение местообитаний булавоусых чешуекрылых за счет антропогенного фактора: вырубки коренных лесов, строительства коммуникаций, в меньшей степени за счет использования земель в качестве сельхозугодий.

Распределение в подзоне средней тайги таких видов, как *Thecla betulae*, *Fixsenia pruni*, *Lycaena phlaeas*, *Cupido alcetas*, *C. minimus*, *Neptis rivularis*, *N. sappho*, *Euphydryas ichnea* носит фрагментарный, можно сказать, осколочный характер. Данные чешуекрылые наряду с *Driopa mnemosyne*, *Clossiana thore*, очевидно, являются здесь остаточными элементами неморальной фауны термического максимума в среднюю фазу суббореального периода голоцена 4300-3200 лет назад (Никифорова, 1982). Считать их сезонными мигрантами нет никаких оснований, так как у них существуют, пусть изолированные и малочисленные, но устойчивые популяционные группировки. Не прослеживается связь освоения тайги этими видами с антропогенной трансформацией природных сообществ в новейшее время. Обращает на себя внимание и тот факт, что перечисленные чешуекрылые встречаются в районах с возвышенным рельефом (Тиманский кряж, Северные Увалы, Жежим-Парма, Очпарма, Немская возвышенность и др.), где много скалистых речных берегов, обрывов, выходов известняков и коренных пород. Связь реликтовых элементов с подобными местообитаниями широко известна среди растений и животных (Чернов, 1975; Морозов, 1989). Для группы дневных чешуекрылых это показано, например, для карстовых форм рельефа Беломоро-Кулойского плато (Болотов, 2004).

В северной полосе **южной тайги** состав, видовое богатство и хорологические отношения булавоусых чешуекрылых в сравнении с подзоной средней тайги не претерпевают значительных изменений. Здесь выявлено почти 90 видов, среди которых закономерно увеличивается доля представителей суббореальных групп. Кроме того, в южной тайге в настоящее время наблюдается интенсивное освоение видами плакорных участков за счет увеличения площадей вторичных площадей луговых местообитаний и значительной антропогенной трансформации лесных сообществ. Гипоаркто-бореальные и северно-бореальные виды дневных чешуекрылых здесь имеют узколокальную приуроченность к сфагновым болотам и не являются заметным элементом в фауне.

Заключение

На территории исследуемого региона выявлено 136 видов дневных чешуекрылых, при этом таксономическая структура фауны дневных чешуекрылых европейского северо-востока России весьма разнообразна: шесть семейств, 16 подсемейств, 15 триб, 12 подтриб, 51 род и 40 подродов. Поэтому можно обоснованно заключить, что региональная фауна *Diurna* выявлена достаточно полно. Слабо изученными в лепидоптерологическом отношении районами пока остаются Пай-Хой и Югорский п-ов, Тиманская и Малоземельская тундры, требуются дополнительные исследования на п-ове Канин, островах Вайгач, Колгуев, архипелаге Новая Земля, в южнотаежной провинции Северных Увалов, в полосе лесотундры и на северной окраине Полярного Урала.

Уровень 110-120 постоянно обитающих видов и 10-15 регулярных мигрантов, очевидно, близок к максимуму разнообразия дневных чешуекрылых в условиях региона. Это косвенно подтверждается накопленными сведениями о видовом богатстве и таксономической структуре фаун *Diurna* других аркто-бореальных регионов Евразии и Северной Америки (Scott, 1986; Чернов, 2006).

ЛИТЕРАТУРА

- Болотов, И. Н. Многолетние изменения фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, *Diurna*) северной тайги на западе Русской равнины / И. Н. Болотов // Экология. – 2004. – № 2. – С. 141-147.
- Городков, К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесной зоны Европейской части СССР / К. Б. Городков // Ареалы насекомых Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1984. – С. 2-21.
- Есюнин, С. Л. Разнообразие фауны пауков Урала: географическая изменчивость / С. Л. Есюнин, В. Е. Ефимик // Успехи соврем. биол. – 1994. – Т. 114. – Вып. 4. – С. 415-427.
- Есюнин, С. Л. Тренды разнообразия жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) на Урале / С. Л. Есюнин, В. О. Козьминых // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79. – Вып. 2. – С. 171-179.
- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Под ред. С. Ю. Синева. – СПб.-М.: Т-во научн. изданий КМК, 2008. – 424 с.

Корб, С. К. Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilioniformes) бывшего СССР. 2-е издание, переработанное и дополненное / С. К. Корб, Л. Г. Большаков // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – Тула: Гриф и К, 2011. – Отд. вып. 2. – 124 с.

Кузнецов, Н. Я. Some new Eastern and American elements in the fauna Lepidoptera of Polar Europa / Н. Я. Кузнецов // Докл. АН СССР. – 1925. – Серия А. – С. 119-122.

Макаров, К. В. Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) / К. В. Макаров, А. В. Маталин // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – М.: София: Т-во научн. изданий КМК-Pensoft, 2009. – С. 353-374.

Малышев, Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования / Л. И. Малышев // Бот. журн. – 1975. – Т. 60. – Вып. 11. – С. 1537-1550.

Маршрутный визуальный учет имаго булавоусых чешуекрылых (проект методики) / Н.Г. Челинцев // Бюл. МОИП. – Отд. биол. – 2002. – Т. 107. Вып. 4. – С. 66-69.

Морозов, В. В. О некоторых флористических рубежах в свете новых находок на востоке Большеземельской тундры и на западном макросклоне Полярного Урала / В. В. Морозов, А. Н. Кулиев // Бот. журн. – 1989. – Т. 74. – № 3. – С. 339-350.

Морозова, О. В. Пространственные тренды таксономического богатства сосудистых растений Восточной Европы / О. В. Морозова // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – М.-София: Т-во научн. изданий КМК-Pensoft, 2009. – С. 296-317.

Никифорова, Л. Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР / Л. Д. Никифорова // Развитие природы в позднем плейстоцене и голоцене территории СССР. – М.: Наука, 1982. – С. 154-162.

Ольшванг, В. Н. Насекомые Полярного Урала и Приобской тундры / В. Н. Ольшванг // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. – Свердловск: Изд-во УрНЦ АН СССР, 1980. – С. 3-37.

Ребристая, О. В. Флора востока Большеземельской тундры / О. В. Ребристая. – Л.: Наука, 1977. – 334 с.

Сергеев, М. Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии / М. Г. Сергеев. – Новосибирск: Наука, 1986. – 237 с.

Тихомиров, Б. А. О лесной фазе в последлениковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре / Б. А. Тихомиров // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.-Л., 1941. – Вып. 1. – С. 315-374.

Толмачев, А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения / А. И. Толмачев // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1970. – № 9. – С. 71-83.

Толмачев, А. И. Введение в географию растений / А. И. Толмачев. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.

Чернов, Ю. И. Природная зональность и животный мир суши / Ю. И. Чернов. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.

Чернов, Ю. И. Структура животного населения Субарктики / Ю. И. Чернов. – М.: Наука, 1978. – 167 с.

Чернов, Ю. И. Южные тундры в системе зонального деления / Ю. И. Чернов, Н. В. Матвеева // Южные тундры Таймыра. – Л.: Наука, 1986. – С. 192-204.

Чернов, Ю. И. Биологическое разнообразие и климат / Ю. И. Чернов, Л. Д. Пенев // Успехи соврем. биол. – 1993. – Т. 113. – Вып. 5. – С. 515-531.

Чернов, Ю. И. Дневные бабочки в фауне Арктики / Ю. И. Чернов, А. Г. Татаринцев // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85. – Вып. 10. – С. 1205-1229.

Шенников, А. П. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР / А. П. Шенников // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. – 1940. – Сер. 3. – Вып. 4. – С. 35-46.

Шмидт, В. М. Статистические методы в сравнительной флористике / В. М. Шмидт. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. – 176 с.

Юрцев, Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор / Б. А. Юрцев // Ботан. журн. – 1997. – Т. 82. – Вып. 6. – С. 60-70.

Юрцев, Б. А. Флористическое ограничение в разделении Арктики / Б. А. Юрцев, А. И. Толмачев, О. В. Ребристая // Арктическая флористическая область. – Л.: Наука, 1978. – С. 9-104.

Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758 / Van Nieuwerkerken van E. J., L. Kaila, I. J. Kitching, N. P. Kristensen, D. C. Lees, J. Minet, Ch. Mitter, M. Mutanen, J. C. Regier, Th. J. Simonsen, N. Wahlberg, Sh.-H. Yen, R. Zahiri, D. Adamski, J. Baixeras, D. Bartsch, Bengt E. Bengtsson, J. W. Brown, S. R. Bucheli, D. R. Davis, De J. Prins, De W. Prins, M. E. Epstein, P. Gentili-Poole, C. Gielis, P. Hattenschwiler, A. Hausmann, J. D. Holloway, A. Kallies, O. Karsholt, A. Y. Kawahara, Sjaak (J.C.) Koster, M. V. Kozlov, J. D. Lafontaine, G. Lamas, J.-F. Landry, S. Lee, M. Nuss, K.-T. Park, C. Penz, J. Rota, A. Schintlmeister, B. Ch. Schmidt, J.-Ch. Sohn, M. A. Solis, G. M. Tarmann, A. D. Warren, S. Weller, R. V. Yakovlev, V. V. Zolotuhin, A. Zwick // Zootaxa. – 2011. – № 3148. – P. 212-221.

Gorbunov, P. Y. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea) / P. Y. Gorbunov. – Ekaterinberg: Thesis, 2001. – 320 p.

Penev, L. Concrete biotas – a neglected concept in biogeography? / L. Penev // Global Ecology and Biogeography. – 1997. – Vol. 6. – P. 91-96.

Pollard, E. A method for assessing changes in the abundance of butterflies / E. Pollard // Biol. Conserv. – 1977. – V. 12. – No 2. – P. 115-134.

Scott, J.A. The Butterflies of North America. A natural History and Field Guide / J.A. Scott. – Stanford, 1986. – 583 pp.

STRUCTURE AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA, RHOPALOCERA) IN THE EUROPEAN NORTH-EAST OF RUSSIA

A.G. Tatarinov, O.I. Kulakova

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar

Abstract: The article describes structure and spatial organization of butterflies fauna in the north-east of the Russian Plain and in northern regions of the Ural mountains. The data on species richness and structure of local and zonal fauna identified main trends of taxonomic diversity.

Key words: butterflies, local fauna, zonal fauna, European North-East of Russia