

*На правах рукописи*

Татаринов Андрей Геннадьевич

Закономерности формирования и динамика  
аркто-бореальной фауны и населения булавоусых чешуекрылых  
(Lepidoptera, Papilionoidea) на примере европейского  
Северо-Востока России

Специальность 03.02.05 – Энтомология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург

2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки  
Институт биологии Федерального исследовательского центра «Коми научный центр  
Уральского отделения Российской академии наук»

Научный консультант: Долгин Модест Михайлович, доктор биологических наук,  
профессор  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Феде-  
рального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения  
Российской академии наук», главный научный сотрудник

Официальные оппоненты:

Лухтанов Владимир Александрович, доктор биологических наук  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Рос-  
сийской академии наук, главный научный сотрудник

Аникин Василий Викторович, доктор биологических наук, профессор  
Саратовский национальный исследовательский государственный университет  
им. Н.Г. Чернышевского, профессор кафедры

Горбунов Олег Григорьевич, доктор биологических наук  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии  
и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, ведущий научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты  
Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук

Защита состоится 23 марта 2021 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета  
Д 002.223.01, созданного на базе Федерального государственного бюджетного  
учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук по адресу:  
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института  
РАН, <https://www.zin.ru/boards/00222301/theses.html>

Автореферат разослан \_\_\_\_ \_\_\_\_\_ 2020 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** В процессе всестороннего научного познания биологического разнообразия особое место занимает изучение пространственного варьирования его компонентов в связи с климатическими параметрами окружающей среды, историческими и антропогенными факторами. Широко известный глобальный тренд – постепенное снижение разнообразия биоты в направлении от экватора к полюсам – достоверно выявлен лишь для самых крупных таксономических групп организмов и только в Северном полушарии (Rohde, 1996). На региональном и локальном уровнях наблюдается постепенная редукция факторов макрогеографического варьирования и усиление влияния местных условий и биотических взаимодействий. Кроме того, большое число таксонов животных, растений и грибов ранга отдельных отрядов (порядков), семейств и даже родов имеют принципиально отличные от глобальных тренды разнообразия. Выявление специфики территориального размещения таксонов в отдельных регионах может дать богатый материал для понимания природы и общебиологических механизмов подобных различий (Чернов, 1991; Чернов, Пенев, 1993).

Актуальность исследований пространственного варьирования биологического разнообразия в разных пространственно-таксономических масштабах сомнений не вызывает. Тем не менее, работ данного направления пока явно недостаточно (Haila et al., 1987). Особенно их дефицит чувствуется в энтомологии. В первую очередь это объясняется колоссальным видовым богатством насекомых, которое обуславливает до сих пор слабую, уровня  $\alpha$ -систематики (Майр, 1956), изученность многих таксонов, большое разнообразие жизненных форм и экологических связей представителей этого класса животных. Наконец, сложившиеся в энтомологии традиции выбора изучаемых таксономических групп не всегда прямо и в полной мере соответствуют конечным целям биогеографии.

Одним из самых интересных и перспективных модельных объектов хорологических исследований являются булавоусые, или дневные чешуекрылые. Это относительно многочисленная и широко распространенная группа насекомых, рассматриваемая в настоящее время в ранге надсемейства Papilionoidea (Reiger et al., 2009; Mutanen et al., 2010). Мировая фауна насчитывает около 18 000 видов (Van Nieukerken et al., 2011), в разной степени представленных практически во всех природно-климатических зонах и поясах земного шара. Булавоусых чешуекрылых отличает выраженная ландшафтная и биотопическая приуроченность, разнообразие экологических и фауногенетических связей. Высокий расселительный потенциал нивелирует жесткую зависимость современного распространения представителей надсемейства от исторических факторов, а быстрая реакция на изменение условий окружающей среды колебанием границ ареалов и численности видовых популяций обуславливают высокие биоиндикационные свойства и возможность использования этих насекомых в экологическом мониторинге (Кузякин, 1966; Голденков, 1990; Плющ, 1990; Стрельцов, 1998; Мартыненко, 2004; Бондаренко, 2005; и др.). Очень важны хорошая таксономическая изученность булавоусых чешуекрылых, наличие богатых коллекционных материалов из различных регионов, легкость визуальной фиксации и определения видов.

При выявлении закономерностей пространственного варьирования разнообразия отдельных таксономических групп наиболее корректные результаты можно получить в едином физико-географическом секторе, который имеет значительную меридиональную протяженность, совпадающую с глобальным трендом биоразнообразия (Чернов, 2002). Европейский Северо-Восток России (далее ЕСВР) адекватно отвечает всем требованиям, предъявляемым модельным территориям для проведения региональных хорологических исследований. Регион находится на северо-востоке Русской равнины, прилегающих о-вах Баренцева моря и в северных областях Уральской горной страны. Он пересекает несколько зон и подзон растительности от арктических тундр до южной тайги, а наличие на Урале высотной поясности дублирует в миниатюре этот градиент. Для определения роли исторических факторов в пространственной дифференциации региональной биоты накоплены достаточные сведения о характере, направленности и этапах природного процесса на изучаемой

территории со времени последнего глобального (поздневалдайского на северо-востоке Европы) оледенения до наших дней.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы – на примере европейского Северо-Востока России показать специфику, особенности пространственной организации, закономерности формирования и динамику аркто-бореальной фауны и населения булавоусых чешуекрылых в связи с современной природно-климатической обстановкой, региональными историческими и антропогенными факторами.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Инвентаризация видового состава, анализ таксономической и ареалогической структуры, связей фауны булавоусых чешуекрылых на региональном, ландшафтно-зональном и локальном уровнях.
2. Выявление особенностей пространственной дифференциации фауны и основных трендов таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых.
3. Описание пространственно-типологической структуры населения с оценкой разнообразия видов в природных сообществах по обобщающим показателям, разработка основы региональной синтаксономии булавоусых чешуекрылых.
4. Рассмотрение вопросов происхождения географических элементов региональной фауны булавоусых чешуекрылых в связи с современным распространением видов и особенностями природного процесса в позднем плейстоцене и голоцене.
5. Анализ многолетних изменений численности булавоусых чешуекрылых и границ их ареалов с оценкой риска исчезновения видов в регионе по отечественным и международным критериям.

**Основные положения, выносимые на защиту.**

1. Состав и структура фауны булавоусых чешуекрылых подтверждают особый биогеографический статус региона и в полной мере отражают разнонаправленные этапы фауногенеза в позднеледниковье, голоцене и современных природно-климатических условиях аркто-бореального экотона Восточной Европы. Закономерности формирования и динамика фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР могут рассматриваться в качестве модели этих процессов для других аркто-бореальных регионов Евразии и Северной Америки.

2. Характер пространственной организации фауны булавоусых чешуекрылых свидетельствует о хорошо выраженной зависимости распределения видов этой группы насекомых от природно-климатических условий и территориальной гетерогенности ЕСВР. Ландшафтно-зональные черты распределения видов отчетливо проявляются в Гипоарктическом поясе, в таежной зоне они маскируются приуроченностью большинства видов к интразональным местообитаниям, а на Урале дополнительно высотной поясностью растительности.

3. Количественное соотношение видов булавоусых чешуекрылых в природных сообществах ЕСВР определяется главным образом составом и структурой растительного покрова. Это обуславливает возможность описания пространственно-типологической структуры населения Papilionoidea на основе фитоценотической обстановки в регионе и выделения конкретных устойчивых синтаксономических единиц (типов населения) данной группы насекомых на локальном и ландшафтно-зональном уровне.

4. Территориальная дифференциация фауны и динамика пространственно-типологической структуры населения булавоусых чешуекрылых в настоящее время определяется, главным образом, интенсивностью и вектором развития антропогенной трансформации природных сообществ и ландшафтов региона, и в ближайшей и среднесрочной перспективе эта тенденция будет только усиливаться.

**Научная новизна исследований.** Впервые проведен комплексный анализ территориального размещения булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте от южной тайги до арктических тундр. Проанализирована таксономическая и ареалогическая структура, установлены связи региональной фауны Papilionoidea, составлены исчерпывающие списки видов зональных, поясных и локальных фаун. Впервые выявлены ландшафтно-зональные

тренды таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых, определена их зависимость от природно-климатических условий, региональных исторических и антропогенных факторов. Предложена оригинальная схема фаунистического районирования ЕСВР. Впервые подробно описана пространственно-типологическая структура населения булавоусых чешуекрылых изучаемой территории в ненарушенных и антропогенно трансформированных природных сообществах, изучены пространственные, хронологические и сукцессионные закономерности ее варьирования в природно-климатических условиях аркто-бореального региона. Впервые в дифференцированной графической форме закартированы распространение и встречаемость булавоусых чешуекрылых на территории ЕСВР. Впервые крупный географический сектор Евразии, имеющий значительную меридиональную протяженность и пересекающий несколько природных зон и подзон от арктических тундр до южной тайги, использован в качестве модельной территории для познания общих закономерностей формирования и динамики фауны и населения насекомых аркто-бореальных территорий и экосистем.

**Теоретическая ценность и практическая значимость работы.** Проведенные научные исследования по теме диссертации вносят определенный вклад в развитие современных аспектов биогеографии, основанных на изучении варьирования биоразнообразия в разных пространственно-таксономических масштабах и в связи с климатическими изменениями окружающей среды, историческими и антропогенными факторами. Выявленные закономерности формирования пространственно-типологической структуры населения булавоусых чешуекрылых имеют важное теоретическое значение для развития геоэкологических исследований в энтомологии и определения перспектив синтаксономического направления в экологии животных. Полученные результаты подтверждают теоретическую обоснованность фауногенетических реконструкций, создаваемых на сопоставлении данных современного географического распространения и ландшафтно-зонального распределения видов с этапами и направлениями природного процесса в позднем плейстоцене, голоцене и антропоцене.

Сведения о структуре и пространственной организации фауны и населения булавоусых чешуекрылых использовались при разработке предложений о внесении редких и исчезающих видов животных в Красные книги Республики Коми (1998, 2009, 2019) и Ненецкого автономного округа (2006), при разработке официально утвержденной методики выявления, описания и оценки малонарушенных (девственных) таежных лесов Республики Коми, при инвентаризации животного мира и создании Кадастра особо охраняемых природных территорий Республики Коми (2013). В субъектах Российской Федерации, входящих в изучаемый регион, итоги диссертационной работы могут послужить основой долгосрочного экологического мониторинга территорий с разным уровнем антропогенной нагрузки. Материалы диссертации использовались автором при написании двух учебных пособий для высших учебных заведений (Татаринов, Долгин, 1999б; 2010), в учебном процессе на химико-биологическом и физико-математическом факультетах Сыктывкарского государственного университета в 1995–2006 гг., при разработке специальной учебной дисциплины «Биоразнообразие и устойчивое природопользование», в настоящее время они продолжают использоваться при чтении лекций, проведении практических и семинарских занятий по зоологии беспозвоночных, энтомологии, зоогеографии и экологии, написании квалификационных бакалаврских и магистерских работ в Институте Естественных наук СыктГУ. На материалах диссертации подготовлены и опубликованы научно-популярные буклеты «Чешуекрылые Печоро-Илычского заповедника» (Татаринов и др., 2013), «Насекомые Печоро-Илычского заповедника» (Татаринов и др., 2014а, б), полученные научные сведения по фауне и экологии булавоусых чешуекрылых ЕСВР были адаптированы для широкого круга читателей и вошли в разделы научно-популярных книг «Земля девственных лесов. Печоро-Илычский заповедник» (Татаринов, 2000), «Национальный парк "Югыд ва"» (Татаринов, 2001), «Бассейн реки Малый Паток: дикая природа» (Колесникова и др., 2007), «Биологическое разнообразие уральского Припечорья» (2009), «Воркута – город на угле, город в Арктике» (Моргун и др., 2011), «Животный мир

Республики Коми. Паукообразные и насекомые» (2011), «Биоразнообразие Республики Коми» (2012), в «Атлас Республики Коми» (Татаринов, 2011; Татаринов, Долгин, 2011; Долгин, Татаринов, 2011). Собранный во время полевых работ материал по чешуекрылым стал основой лепидоптерологических коллекций научного музея Института биологии Коми НЦ УрО РАН и Зоологического музея СыктГУ.

**Публикация и апробация результатов исследования.** Основные положения диссертации изложены в 139 печатных работах, включая 16 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, пять научных монографий (четыре в соавторстве) и два учебных пособия для вузов (в соавторстве).

Результаты исследований докладывались на XI–XV съездах Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 1997, 2002, 2012 гг., Краснодар, 2007 г., Новосибирск, 2017 г.), Межрегиональной научно-практической конференции «Природное наследие и географическое краеведение Прикамья» (Пермь, 1998 г.), Региональной конференции «Биологическое разнообразие животных Сибири» (Томск, 1998 г.), Международной конференции «Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии» (Москва, 1999 г.), Международной конференции «Разнообразие беспозвоночных на Севере» (Сыктывкар, 1999, 2003 гг.), Научно-практической конференции «Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала» (Сыктывкар, 2000 г.), Зоологической сибирской конференции (Новосибирск, 2004 г.), Региональной научно-практической конференции «Проблемы особо охраняемых природных территорий европейского Севера» (Сыктывкар, 2004 г.), Международном Контактном форуме по сохранению местобитаний в Баренц-регионе (Сыктывкар, 2005 г.), Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития» (Киров, 2007–2009, 2012–2019 гг.), Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы энтомологии» (Ставрополь, 2008 г.), Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере» (Сыктывкар, 2009, 2013 гг.), Международном симпозиуме «Экология арктических и приарктических территорий» (Архангельск, 2010 г.), Всероссийской научно-практической конференции «Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых природных территорий европейского Севера и Урала» (Сыктывкар, 2010 г.), Международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (Санкт-Петербург, 2011 г.), V и VI Всероссийских научных конференциях «Горные экосистемы и их компоненты» (Сухум, 2012 г., Нальчик, 2017 г.), Всероссийской конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана» (Сыктывкар, 2013 г.), Международном рабочем совещании «Методы оценки угрозы исчезновения видов и определение статуса уязвимости, основанные на IUCN-критериях, для Красных книг Баренцева региона», посвященном 50-летию создания красного списка IUCN (Сыктывкар, 2014) и др.

**Декларация личного участия автора.** Диссертационная работа является теоретическим обобщением данных по видовому составу, распространению, ландшафтно-зональному и биотопическому распределению, трофическим связям и жизненному циклу булавовусых чешуекрылых, полученных автором в результате 30-летних исследований на северо-востоке Русской равнины и в северных областях Уральской горной страны. Автором сформулированы цель и задачи работы, разработана программа по их выполнению. Реализация программы исследований проходила при его непосредственном участии, начиная с выбора методологических подходов, разработки методик сбора и обработки материалов, определения таксонов чешуекрылых, анализа полученных данных, их интерпретации и подготовки публикаций до формулировки основных положений и выводов диссертационной работы. Результаты исследований, выполненных с участием коллег, представлены в совместных публикациях.

**Связь работы с научно-исследовательскими программами и темами.** Исследования автора по теме диссертационной работы выполнялись в рамках госбюджетных тем и государственных заданий Института биологии Коми НЦ УрО РАН: «Оценка состояния

видового разнообразия наземных и почвенных беспозвоночных Северо-Востока Европы» (2004–2006 гг.), «Структурно-функциональная организация животного мира европейского Северо-Востока России» (2009–2011 гг.), «Разнообразии и экология животных естественных и антропогенных ландшафтов европейского Северо-Востока России (2012–2014 гг.)», государственных заданий по темам «Животный мир европейского Северо-Востока России в условиях хозяйственного освоения и изменения окружающей среды» (2015–2017 гг.), «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского Северо-Востока России» (2018–2021 гг.), «Динамика разнообразия животного мира западного макросклона Урала и сопредельных территорий (равнинной части европейского Северо-Востока России) в условиях изменения среды» (2018–2020 гг.), научной школы Ю.И. Чернова «Исследования климатогенных и антропогенных трендов биологического разнообразия, организации сообществ и процессов флоро- и фауногенеза в экстремальных условиях» (2008–2013 гг.), при поддержке Федеральной целевой программы РФ «Интеграция Высшей школы и фундаментальной науки», грант 848 (1998–2003 гг.), междисциплинарного проекта Уральского отделения РАН № 09–М–45–2001 «Зонально-ландшафтные условия, биогеохимия и видовое разнообразие беспозвоночных животных на европейском Севере: оценка роли природных и антропогенных факторов» (2009–2011 гг.), проектов ПРООН/ГЭФ 00059042 «Укрепление системы ООПТ Республики Коми в целях сохранения биоразнообразия первичных лесов в районе верховьев реки Печоры» (2008–2013 гг.), программы фундаментальных исследований УрО РАН, проект № 12–4–7–006 – АРКТИКА «Комплексная оценка природных экосистем восточно-европейского сектора Арктики для выделения территорий высокой природоохранной ценности» (2012–2013 гг.), программы Президиума РАН «Живая природа», проект № 12–П–4–1018 «Видовое, ценотическое и экосистемное разнообразие ландшафтов территории объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми».

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из двух томов. В первый том вошли введение, семь глав текста, выводы, список литературы, включающий 480 источников, в том числе 90 на иностранных языках. Объем тома – 381 стр. с учетом 34 таблиц и 86 рисунков. Во втором томе на 228 стр. представлены девять приложений к основным главам диссертации: 1. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России; 2. Аннотированный список булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России; 3. Состав и номенклатура ареальных групп видов булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России; 4. Видовой состав аркто-бореальных фаун булавоусых чешуекрылых различных географических секторов Евразии и Северной Америки; 5. Карты-схемы распространения и представленности булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России; 6. Изменение региональной активности видов булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте европейского Северо-Востока России; 7. Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России; 8. Состав, показатели обилия и разнообразия видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России. 9. Перечень (список) видов булавоусых чешуекрылых, включенных в Красную книгу Республики Коми.

**Благодарности.** Выражаю благодарность д.б.н., проф. М.М. Долгину, многие годы являющемуся бесменным руководителем и наставником в моей научно-исследовательской деятельности. Хочу выказать искреннюю признательность академику Ю.И. Чернову, к.б.н. О.Л. Макаровой, д.б.н. А.Б. Бабенко, к.б.н. О.А. Хрулевой и другим сотрудникам лаборатории синэкологии ИПЭЭ РАН им. Северцова, профессиональная поддержка которых помогла завершить и представить работу в ее окончательном виде. Считаю приятным долгом поблагодарить за помощь в сборе материала и организации полевых исследований, за ценные советы и консультации на разных этапах подготовки диссертации д.б.н. С.Ю. Синева (Санкт-Петербург), д.б.н. И.Н. Болотова (Архангельск), П.Ю. Горбунова, к.б.н. Е.Ю. Захарову, к.б.н. Т.С. Ослину (Екатеринбург), к.б.н. О.И. Кулакову, к.б.н. В.И.

Пономарева, к.б.н. С.К. Кочанова, к.б.н. А.А. Колесникову, к.б.н. А.Н. Зиновьеву, к.б.н. Н.И. Филиппова, к.б.н. В.В. Елсакова, А.Н. Королева, к.г.-м.н. Д.В. Пономарева, к.б.н. А.Ф. Ишкаеву, А.В. Мазееву (Сыктывкар), к.б.н. А.В. Бобрецова (Печоро-Илычский заповедник), к.б.н. А.А. Медведева (Котлас), к.б.н. С.В. Пестова (Киров), к.б.н. И.А. Мизина, А.Н. Мариева (Москва), Н.М. Николаеву (Нарьян-Мар), бывших студентов СыктГУ И.А. Волгареву (Рочеву), С.В. Горячкину, А.В. Юркина. В работе с музейными коллекциями бескорыстную помощь оказали М.А. Витязева (Сыктывкар), к.б.н. А.Л. Львовский (Санкт-Петербург), к.б.н. А.В. Свиридов (Москва).

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1 История эколого-географических исследований булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России**

В главе представлен очерк истории эколого-географических исследований булавоусых чешуекрылых на ЕСВР. Проанализированы наиболее значимые литературные публикации по теме диссертации, результаты проведенных экспедиционных работ. Накопленные материалы позволяют подразделить 150 лет изучения региональной лепидоптерофауны на три основных периода. Временной интервал с середины 19 в. до середины 20 в. можно обозначить как период отрывочных фаунистических находок и неясных указаний. Первые сведения о булавоусых чешуекрылых ЕСВР были получены во время комплексных экспедиций Э.К. Гофмана в 1847–1850 гг. на север Урала, А.В. Журавского в 1904–1909 гг. в Большеземельскую тундру и на Приполярный и Полярный Урал, полярноуральской экспедиции братьев Кузнецовых 1909 г., сборов Б.М. Житкова и Б.Р. Поппиуса на п-ове Канин в 1902–1903 гг., Л.Р. Круликовского в конце 19 в. – начале 20 в. в таежной зоне востока Русской равнины. Начало 1950 гг. – начало 2000 гг. обозначены как период накопления и систематизации фаунистических материалов. Тогда были опубликованы первые списки видов чешуекрылых Республики Коми и сопредельных территорий в монографических сводках (Производительные силы..., 1953; Седых, 1974; Шернин, Чарушина, 1974) и ряде научных статей. Сведения о булавоусых чешуекрылых ЕСВР содержатся в крупных фаунистических обзорах и каталогах по Европе, Уралу и Сибири (Ольшванг, Баранчиков, 1981, 1982; Higgins, Riley, 1993; Tuzov et al., 1997, 2000; Tolman, 2001; Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003, 2007; Львовский, Моргун, 2007; и др.). В последние 15–20 лет, которые можно взять за начало третьего, современного этапа исследований, основное внимание уделяется выявлению закономерностей ландшафтно-зонального распределения видов, углубленному изучению пространственно-типологической структуры населения булавоусых чешуекрылых, вопросов популяционной экологии и филогеографии видов. В главе проанализированы отечественные и зарубежные публикации, посвященные проблемам хорологии и синэкологии булавоусых чешуекрылых, которые позволяют оценить уровень изученности региональной лепидоптерофауны в данном аспекте.

### **Глава 2 Район, материал и методы исследований**

#### **2.1 Границы и природно-климатические условия района исследований**

Исследования по теме диссертации проводились на северо-востоке Русской (Восточно-Европейской) равнины, ориентировочно к востоку от 44 меридиана и к северу от 59 параллели, а также в северных областях Уральской горной страны – Пай-Хое, Заполярном, Полярном, Приполярном и Северном Урале (рис. 1). Дополнительно к анализу привлекались имеющиеся материалы по о-вам Колгуев, Долгий, Вайгач, арх. Новая Земля. В административном отношении территориальную основу ЕСВР образуют Республика Коми и Ненецкий автономный округ, кроме того, сюда входят восточные районы Архангельской и Вологодской областей и северо-западные районы Кировской области. Урал разделяют границы Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского автономных округов, Пермского края и Свердловской области.

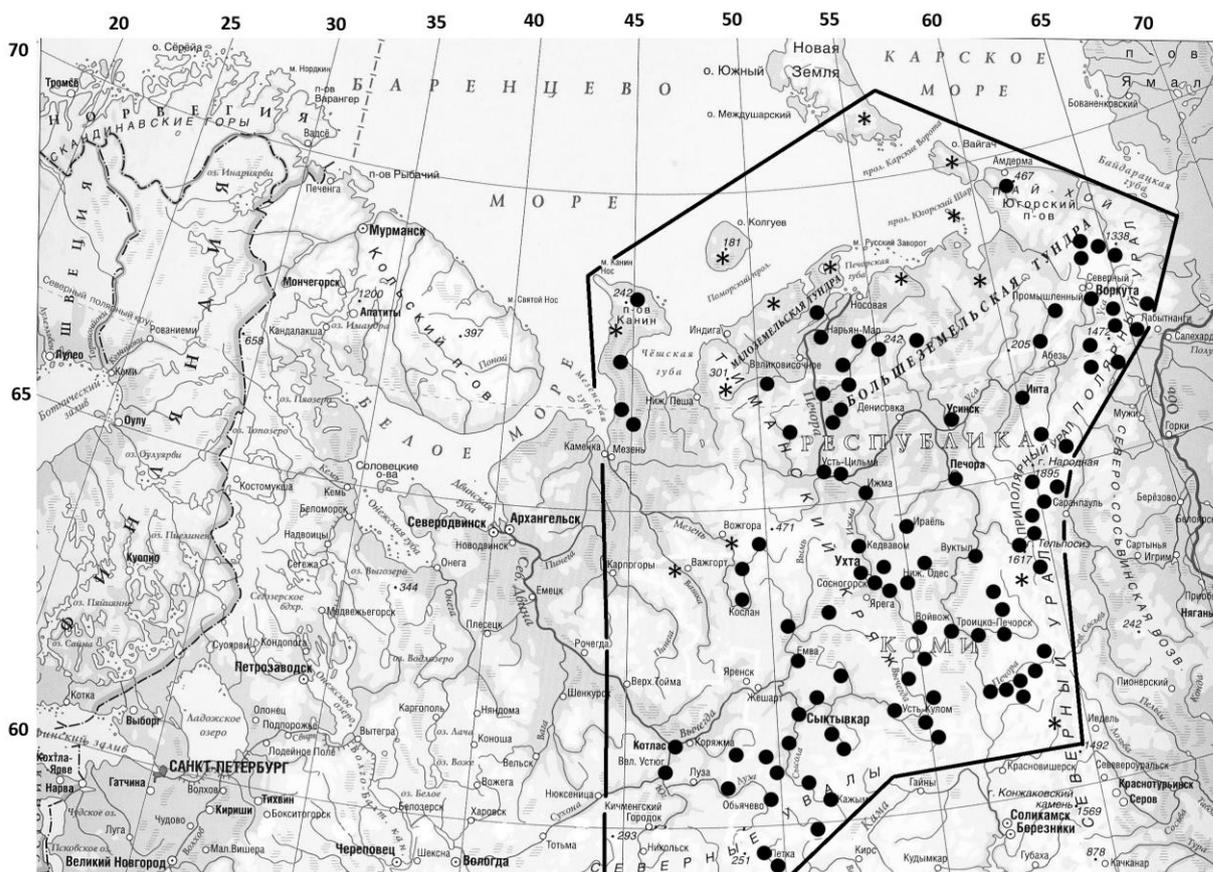


Рисунок 1 – Географическое положение района исследований и основные места сборов материала. Черным контуром выделены принятые в работе границы европейского Северо-Востока России. ● – сборы автора, \* – сборы других исследователей.

Основным типом растительности, определяющим ландшафт большей части региона, являются таежные леса. В пределах изучаемой территории таежная зона представлена подзонами крайнесеверной, северной, средней и южной тайги. На севере располагается тундровая зона (Канинско-Тиманская, Малоземельская и Большеземельская тундры), которую принято делить на подзоны арктических, типичных (северных) и южных (кустарниковых) тундр. Переходной полосой между тундровой и таежной зонами является лесотундра.

## 2.2 Природный процесс на европейском Северо-Востоке России в позднем плейстоцене и голоцене

В разделе охарактеризованы этапы природного процесса на ЕСВР, начиная с максимальной фазы поздневалдайского оледенения (18 400–17 700 л. н.). Описаны события, связанные с изменением ландшафтно-климатической обстановки в позднеледниковье, голоцене и раннем антропоцене и сыгравшие роль ведущего исторического фактора в территориальном распределении видов и формировании современного облика зональных и локальных фаун булавоусых чешуекрылых.

## 2.3 Общая характеристика материала. Основные понятия, методы полевых исследований

В основе защищаемой диссертации лежат материалы, собранные автором в период с 1990 по 2019 гг. В общей сложности в указанный период эколого-географическими

исследованиями булавоусых чешуекрылых были охвачены 158 географических точек (локалитетов), расположенных в таежных и тундровых ландшафтных провинциях северо-востока Русской равнины и северных областях Уральской горной страны. Еще для 27 локалитетов материалы были получены на основе изучения лепидоптерологических коллекций научных и образовательных учреждений. В основе хорологического анализа лежит характеристика 34 наиболее полно изученных локальных фаун. Они в полной мере представляют состав региональной фауны, включая около 95 % всех зарегистрированных видов. Локальной фауной булавоусых чешуекрылых ЕСВР (далее ЛФ) считается композиция видов, выявленных во всех природных сообществах географического пункта в радиусе 20–25 км.

Пространственно-типологическая структура населения булавоусых чешуекрылых характеризовалась путем выявления и сравнения структуры топических группировок видов, изучения направления их изменчивости по градиентам окружающей среды. Под топической группировкой булавоусых чешуекрылых ЕСВР понимается совокупность видов *Papilionoidea*, зарегистрированных в одном местообитании в течение полевого сезона за весь период исследований. Местообитания булавоусых чешуекрылых на местности выделялись типологически, в границах растительных сообществ, или фитоценозов. Исходя из принципа «минимизации экологических факторов», в качестве операционной фитохорологической единицы (первичного выдела, элементарного фитоценоза) принят ранее описанный для ЕСВР синтаксон ранга растительной ассоциации или союза ассоциаций, который в работе обозначается как «тип местообитания».

Структуру и пространственное распределение топических группировок булавоусых чешуекрылых изучали путем количественных учетов имаго видов в различных типах местообитаний на трансектах (Yamamoto, 1975; Pollard, 1977; Pollard, Yates, 1993; Малков, 1994). Длина учетной трансекты определялась размерными характеристиками и положением местообитания на местности, характером границ растительного покрова участка и мозаикой соседних биотопов. В общем диапазоне она колебалась от 100 м (мелкотравные таежные луга, бечевники, интразональные местообитания тундровой зоны) до 2000 м (мелкоерниковые, кустарничково-моховые плакорные тундры). Учеты на одной трансекте повторялись несколько раз в течение всего полевого сезона, при минимально допустимых требованиях – в течение развития одного фенологического аспекта имаго. Частота маршрутов зависела от количества заложенных в данном локалитете учетных трансект, т. е. в итоге определялась разнообразием типов и территориальной мозаикой местообитаний булавоусых чешуекрылых, погодными условиями года и местным климатом. В таежной зоне учет на каждой заложенной трансекте проводился в среднем раз в два-три дня, в тундре – раз в четыре-пять дней. Условия выхода на маршрут: время суток – с 10 до 14 ч. местного времени, солнечная погода с закрытием тонкими облаками не более 70 % или густыми облаками не более 30 % небесного свода, максимальная сила ветра – умеренный ветер (3-балльный, 5–7 м/с) в таежных биотопах и свежий ветер (4-балльный, 8–10 м/с) в тундре, когда активность имаго булавоусых чешуекрылых максимальная, а возможность визуальной фиксации видов оптимальна.

Для изучения биологии преимагинальных стадий развития видов использовались методы кошения энтомологическим сачком, ручной сбор яиц, гусениц и куколок с кормовых растений, из под камней, верхнего слоя подстилки и т.п. субстрата, устанавливались линии почвенных ловушек Барбера, производилось потряхивание крон деревьев и кустарников. Преимагинальные стадии развития видов изучались путем содержания гусениц и куколок в садках различных конструкций в максимально приближенных к естественным условиям увлажнения, теплообеспеченности и спектра питания.

Таблица 1 – Таксономическая структура фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

Семейство, подсемейство, триба	Число		Представленность (% от объема таксо- сона в мировой фа- уне)
	родов	видов	
<b>Papilionidae</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>0,87</b>
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
<b>Pieridae</b>	<b>7</b>	<b>18</b>	<b>1,58</b>
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
<b>Lycaenidae</b>	<b>11</b>	<b>25</b>	<b>0,49</b>
Theclinae	3	3	0,12
Theclini	1	1	0,13
Eumaeini	2	2	0,22
Lycaeninae	1	5	4,46
Polyommatainae	7	17	1,14
Polyommataini	7	17	1,30
<b>Nymphalidae</b>	<b>16</b>	<b>45</b>	<b>1,72</b>
Apaturinae	1	2	2,27
Limenitidinae	2	4	0,28
Limenitidini	1	2	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
<b>Satyridae</b>	<b>10</b>	<b>34</b>	<b>1,15</b>
Satyrinae	10	34	1,44
Parargini	4	6	0,96
Satyrini	6	28	0,77
<b>Hesperiidae</b>	<b>4</b>	<b>11</b>	<b>0,28</b>
Pyrginae	1	5	0,35
Heteropterinae	1	2	1,04
Hesperiinae	2	4	0,20
<b>ИТОГО:</b>	<b>52</b>	<b>138</b>	<b>0,75</b>

## 2.4 Методы анализа данных и представления результатов

Структура топических группировок булавоусых чешуекрылых в работе представлена и анализируются на основе относительного обилия видов. Для описания доминантной структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых и оценки частотного распределения видов использовалась пятибалльная ограниченная сверху логарифмическая шкала относительного обилия видов (Песенко, 1982).

При характеристике структуры ЛФ, ландшафтной и региональной активности видов, пространственно-типологической структуры населения, картографировании распространения булавоусых чешуекрылых на ЕСВР в качестве исходных признаков представленности видов за основу брались относительное обилие видов и частота встреч имаго в каждом из населенных булавоусыми чешуекрылыми местообитаний. В зависимости от характеризующих аспектов разрабатывались оригинальные категории, шкалы обилия и встречаемости видов, представленные в соответствующих главах диссертации.

Учтенные на одном участке в течение полевого сезона виды булавоусых чешуекрылых располагали в порядке возрастания их обилия и на основании этого выделяли самых многочисленных в сборах и, предположительно, в составе топической группировки. Доминирующими по численности считались виды, доля которых в сборах превышала 10–15 %, виды, доля которых колеблется от 7 до 15 %, называли просто обильными или обычными. Наиболее обильные и обычные виды составляют основу собранного материала на учетном участке. Их совокупная доля нередко превышает 75 %, т.е. три четверти видового состава топической группировки. Визуальное представление о заселяющих растительные сообщества булавоусых чешуекрылых связано в первую очередь с этими категориями видов, поэтому все вместе они именуются «фоновыми».

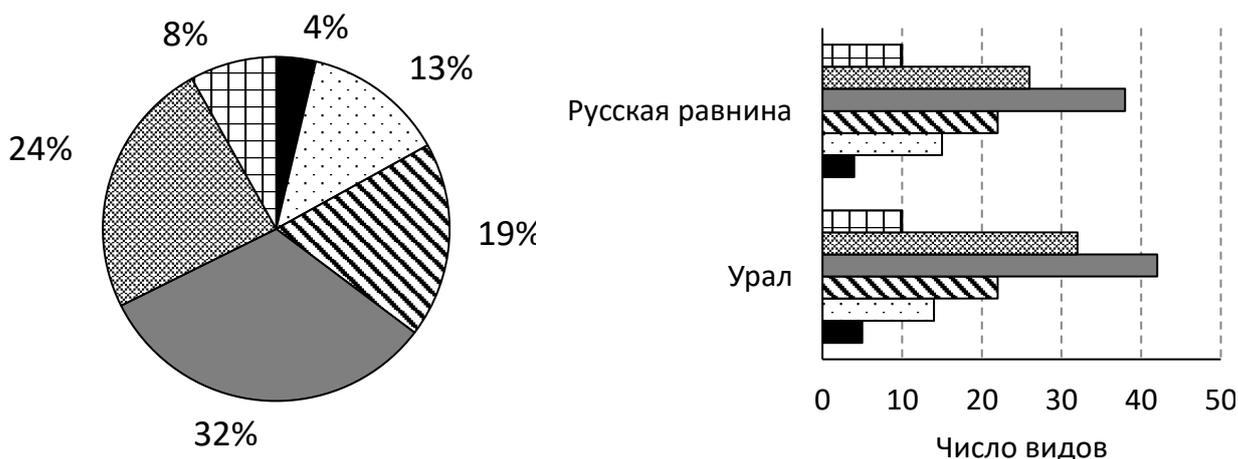
Уровень инвентаризационного разнообразия видов в сообществах оценивался с помощью индекса видового богатства Маргалефа, индексов неоднородности Симпсона, Бергера-Паркера, графиков частотных и ранговых распределений видов. Общая картина связей между видовыми комплексами булавоусых чешуекрылых региональных и локальных фаун, учетных участков однотипных местообитаний и в разных типах местообитаний определялась с помощью процедуры кластерного анализа. В качестве показателя соответствия использовался индекс Чекановского–Серенсена для качественных и количественных данных. Иерархическая классификация отображалась в виде дендрограммы, построенной методом присоединения по средней арифметической (невзвешенной) оценке сходства. Для изучения связей ценологических фаун булавоусых чешуекрылых строились ориентированные графы включения-сходства, дающие информацию о долевом участии видов одного биогеоценоза в видовом составе другого. В качестве меры включения использовался индекс Шимкевича-Симпсона (Андреев, 1980; Семкин, Куликова, 1981; Песенко, 1982; Мэгарран, 1992).

Таксономия и научная номенклатура Papilionoidea представлена на основе анализа и адаптации к задачам исследования классификационных схем «Каталога чешуекрылых России» (2019), «Каталога булавоусых чешуекрылых бывшего СССР» (Корб, Большаков, 2011), изучения специальных таксономических работ (Кузнецов, Стекольников, 2001; Van Nieukerken et al., 2011; и др.) и различных фаунистических сводок (Коршунов, 2002; Львовский, Моргун, 2007; и др.).

## Глава 3 Общая характеристика фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

### 3.1 Видовой состав и таксономическая структура фауны

К 2019 г. на ЕСВР зарегистрировано 138 видов булавоусых чешуекрылых из шести семейств, 15 подсемейств, 14 триб и 52 родов (табл. 1). Около десяти видов в регионе образуют лишь временные популяции или совершают более-менее регулярные миграции в летний период из соседних областей. Коренной состав видов Papilionoidea выявлен практически



А.

Б.

Рисунок 2 – Удельный вес (А) и видовая насыщенность (Б) семейств булавоусых чешуекрылых в фауне европейского Северо-Востока России.

- |                  |                 |                |
|------------------|-----------------|----------------|
| ■ – Papilionidae | ▨ – Lycaenidae  | ▩ – Satyridae  |
| □ – Pieridae     | ■ – Nymphalidae | ▧ – Hesperidae |

ки полностью. Новых находок, исключая сезонных мигрантов, ожидается немного – оценочно не более трех-четырех видов – и они не должны повлиять на общее представление о богатстве и структуре региональной фауны.

Фауна булавоусых чешуекрылых ЕСВР носит ярко выраженные «нимфалоидные» черты: 56 % видового состава приходится на долю семейств Nymphalidae и Satyridae (рис. 2). Самый низкий уровень видового богатства у семейства Papilionidae, удельный вес которого в структуре региональной фауны не превышает 4 %. К Nymphalidae и Satyridae принадлежат и крупнейшие в региональной фауне роды: *Clossiana* (14 видов, 10,3 % состава фауны), *Erebia* (13, 9,6 %). Менее других отстают от лидеров роды *Oeneis* (8, 5,9 %), *Colias* (7, 5,1%), *Nymphalis* (6, 4,4 %). Еще четыре рода включают по четыре-пять видов: *Lycaena* (5, 3,7 %), *Pyrgus* (5, 3,7 %), *Coenonympha* (4, 2,9 %), *Polyommatus* (4, 2,9 %). Остальные 42 рода представлены одним-тремя видами и объединяют 51,5 % родового спектра. Среди семейств первое место по числу родов занимает Nymphalidae со значением 16, вторую позицию – Lycaenidae (11), Satyridae с девятью родами только третья. Наименьшая родовая насыщенность в семействах Hesperidae и Papilionidae.

В качестве показателей, характеризующих таксономическое разнообразие, применяются т.н. пропорции флоры и фауны: среднее число видов в семействе (в/с), видов в роде (в/р) и родов в семействе (р/с) (Шмидт, 1980; Чернов, 2002; Морозова, 2008). Для богатых биот характерны повышенные значения этих показателей. Пропорции фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР: в/с – 22,3, в/р – 2,6, р/с – 8,5. Значения эти достаточно низкие, особенно соотношение видов и родов, что может свидетельствовать о преобладании аллохтонных процессов в становлении фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР, как и других арктобореальных фаун, на фоне сложных изменений природной обстановки в позднеледниковье и голоцене.

Представленность – доля от мирового богатства таксона в изучаемой фауне – позволяет судить, насколько успешно таксономическая группа освоила условия окружающей среды той или иной территории. Из семейств, входящих в состав фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР минимальная величина этого показателя у Hesperidae (0,28 %), максимальная – у Nymphalidae (1,72 %) и Pieridae (1,58 %). Представленность всего регионального

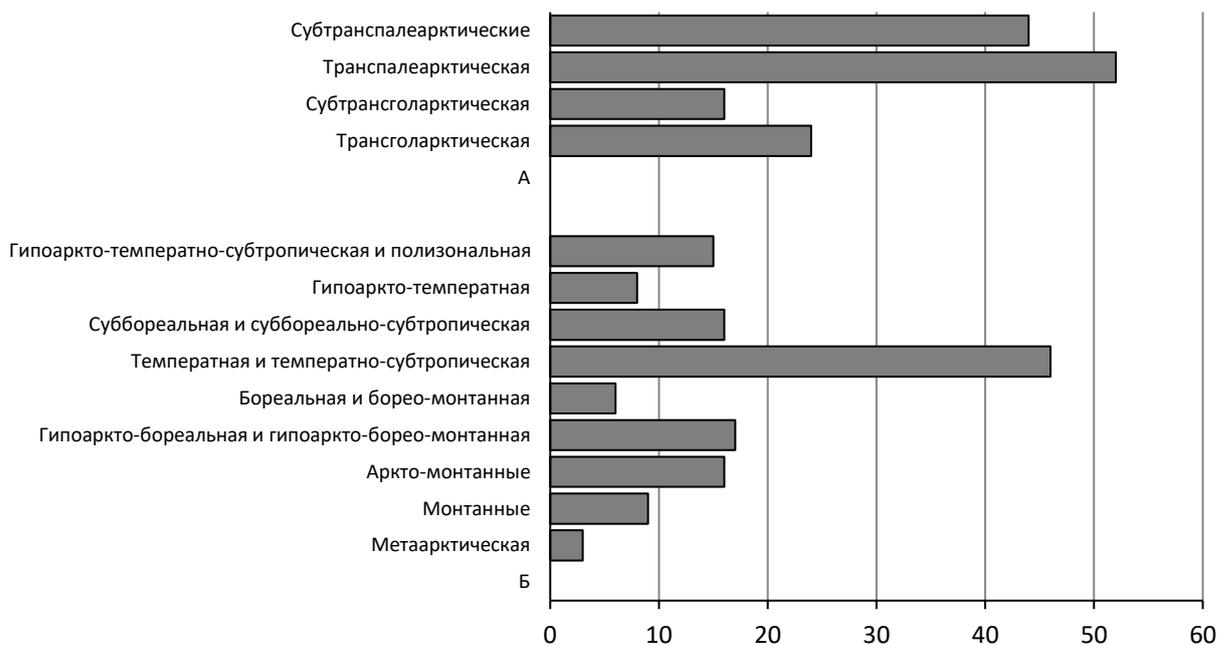


Рисунок 3 – Видовая насыщенность долготных (А) и широтных (Б) групп булавоусых чешуекрылых ареалогической структуре фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.

комплекса Papilionoidea – около 0,75 %, что вполне соответствует уровню представленности в арктических и бореальных областях многих прогрессивных и процветающих таксонов насекомых (Чернов, 1975, 2002).

### 3.2 Ареалогическая структура

При выявлении ареалогической структуры фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР использовался 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). По данному признаку все виды классифицированы в 12 долготных и 18 широтных групп (рис. 3).

*Трансголарктическую* группу образуют 24 вида, ареалы которых протягиваются от западных областей Евразии и Северной Африки до восточного побережья Северной Америки. У 16 видов распространение не охватывает в долготной перспективе полностью какой-либо из континентов, поэтому они объединены в *субголарктическую* группу. Около 70 % видов булавоусых чешуекрылых региональной фауны имеют ареалы, ограниченные пределами Евразии и Северной Африки. Ареалы *транспалеарктических* видов в наиболее полном выражении простираются с запада на восток от Британских о-вов и Северной Африки до Сахалина, Японии, Камчатки и Чукотки. На ЕСВР насчитывается 53 представителя данной долготной группы. Распространение остальных видов в долготной перспективе захватывает лишь часть Палеарктики или ограничено отдельными регионами в случае значительных материковых дизъюнкций. Учитывая потенциальное многообразие вариантов *субтранспалеарктического* подобного распространения, булавоусых чешуекрылых фауны ЕСВР с наименьшей потерей информации можно разделить на 11 долготных групп. У ряда булавоусых чешуекрылых по территории ЕСВР проходят западные границы ареалов. Звание региона «Сибирь в Европе» подтверждают 12 видов палеарктического комплекса, классифицированные в три группы. Пять *восточноевро-трансазиатских* видов распространены от восточной окраины Русской равнины через Урал и Сибирь до Дальнего Востока включительно. Еще у пяти видов западная граница распространения ограничена Уральской

горной страной, они объединены в *урало-трансзиатскую* группу, два вида отнесены к *урало-сибирской* группе.

В широтные ареальные группы объединялись виды со сходным расположением границ относительно природных зональных рубежей (климатических поясов, зон, подзон и полос растительности). Принимался во внимание только контур ареала, очерченный по границе зоны прерывистого распространения вида, без учета количественных показателей и характера распределения (обилия, встречаемости, константности, верности и др.) внутри основного ареала. *Метаарктическая* группа объединяет три вида региональной фауны булавоусых чешуекрылых. *Аркто-, субаркто-гольцовая* и *субаркто-гольцово-альпийская* группы включает 16 видов булавоусых чешуекрылых, которые встречаются в арктических, типичных, южных зональных тундрах и горах Европы, Сибири, Дальнего Востока, Северной Америки. *Гольцовую* группу образуют четыре вида, связанные в своем распространении с горами Урала, Сибири, Дальнего Востока, Северной Америки. К *гольцово-альпийским* отнесены пять видов, которые встречаются еще в альпийских ландшафтах Европы и Алтая. *Субаркто-бореальные* булавоусые чешуекрылые (шесть видов) встречаются в тайге, полосе лесотундры, в южной тундре, зона прерывистого распространения у некоторых может достигать на севере типичной тундры, на юге – подтаежных лесов. *Субаркто-борео-монтанная* (11 видов) и *борео-монтанная* (пять видов) группы объединяют чешуекрылых, у которых основная часть ареалов располагается в пределах южной тундры, лесотундры, полосы бореальных и подтаежных лесов, и, кроме того, еще существуют, иногда весьма крупные, географические изоляты в горных областях суббореального подпояса. *Температная* группа объединяет 17 видов, ареалы которых располагаются в пределах бореального и суббореального подпоясов умеренного пояса, а периферическое кружево может затрагивать на севере гипоарктический пояс, на юге – субтропики. Представители *температно-субтропической* группы распространены значительно южнее, хотя не всегда четко обособляются от температурных. На ЕСВР это самая обширная широтная категория, к ней отнесен 31 вид. Восемь представителей *субаркто-температной* группы отличаются от температурных северной границей основного ареала, которая в некоторых географических секторах проходит в субарктическом поясе. У представителей *суббореальной* (шесть видов) и *суббореально-субтропической* (десять видов) групп граница основного ареала проходит южнее изучаемого региона. *Субаркто-температно-субтропическая* группа объединяет 12 видов булавоусых чешуекрылых фауны ЕСВР, которых формально можно причислить к категории поли-... или мультizonальных.

Тип ареала вида определялся по сочетанию типов его долготного и широтного распространения. Для фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР установлена 61 долготно-широтная комбинация. Каждая из самых крупных ареальных групп объединяет в своем составе менее 10 % видов. Наиболее часто встречаются трансевразийские температурно-субтропический, температурный и транспалеарктический температурно-субтропический типы распространения, 32 вида региональной фауны имеют неповторяющиеся, оригинальные сочетания типов широтного и долготного распространения.

### **3.3 Положение европейского Северо-Востока России в системе аркто-бореальных фаун булавоусых чешуекрылых Евразии и Северной Америки (связи фауны)**

Для выявления специфики и генезиса региональной фауны большое значение имеют ее связи с соседними и более отдаленными фаунами. На их основе можно делать важные и содержательные заключения в части сравнительной зоогеографии и в первую очередь о зоогеографических территориальных единицах и их рубежах. Общее число видов булавоусых чешуекрылых таежной и тундровой зон Голарктики по нашей оценке составило – 272 вида, а без учета сезонных мигрантов, видов с неясным статусом обитания и сомнительных указаний – 238. Видовое богатство Parilionoidea северо-востока Русской равнины и северных областей Урала соответствует уровню сибирских и неарктических фаун (порядка 100)

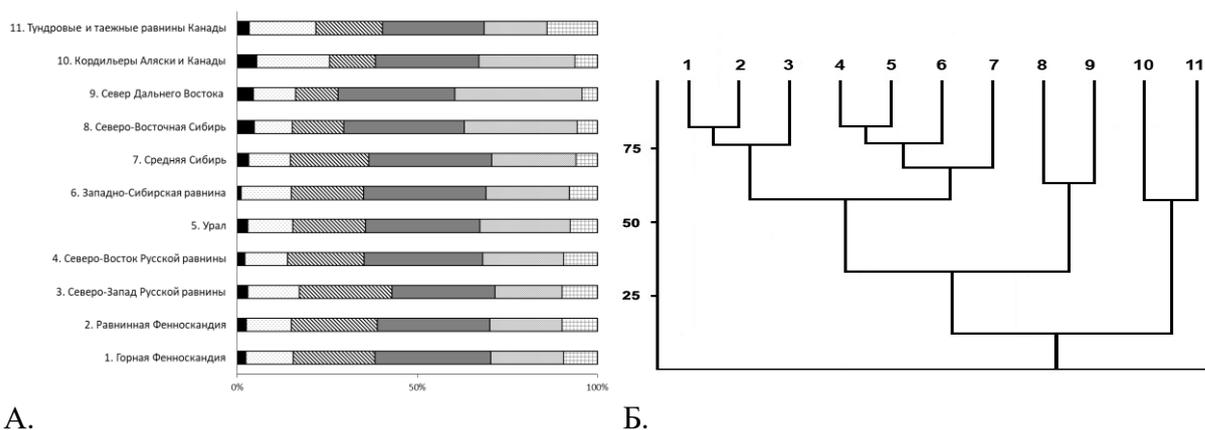


Рисунок 4 – Таксономическая структура (А) и дендрограмма сходства видового состава (Б) аркто-бореальных фаун булавоусых чешуекрылых Евразии и Северной Америки.

■ – Papilionidae    ▨ – Lycaenidae    ▩ – Satyridae  
 □ – Pieridae        ■ – Nymphalidae    ▤ – Hesperiiidae

и заметно превосходит аркто-бореальные фауны Фенноскандии, северо-запада Русской равнины и Чукотско-Камчатско-Курильской страны. Уровень 110–120 постоянно обитающих видов и 10–15 регулярных мигрантов, очевидно, близок к максимуму разнообразия надсемейства в условиях всех аркто-бореальных секторов Евразии и Северной Америки. Таксономическая структура всех сравниваемых фаун весьма сходная – более половины видового состава принадлежит к нимфалоидным семействам Nymphalidae и Satyridae (рис. 4). На дендрограмме сходства фауны северо-востока Русской равнины и Урала присоединились к западносибирской и среднесибирской фаунам за счет общего числа видов и наличия в составе представителей «восточной плеяды», у которых здесь проходят западные границы распространения.

## Глава 4 Пространственное варьирование таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

### 4.1 Показатели разнообразия локальных фаун

Видовое богатство ЛФ булавоусых чешуекрылых на ЕСВР, закономерно уменьшается в северном направлении в соответствии с глобальным трендом биологического разнообразия. Богатство ЛФ южной и средней тайги колеблется на уровне 55–70 коренных видов, составляя до 50 % региональной и 75 % таежной фауны. В полосе лесотундры и южной тундре уровень видового богатства ЛФ может превышать четыре десятка коренных видов, но обычно варьирует в пределах 25–30 видов, что составляет более 40 % состава гипоарктической фауны Papilionoidea. Резкого снижения видового богатства при переходе из таежной зоны в Гипоарктику, что свойственно многим группам наземных беспозвоночных, у булавоусых чешуекрылых не наблюдается. Более того, в лесотундре видовое богатство даже увеличивается (рис. 5). Причина этого явления заключается в экотонном эффекте макрогеографического уровня: в переходной лесотундровой полосе происходит наложение температурного и арктического (в широком смысле) видовых комплексов, что и ведет к увеличению видовой насыщенности как отдельных ЛФ, так и всей фауны этого зонального выдела. Заметно падение разнообразия надсемейства в типичной тундре между 68 и 69° с. ш., ЛФ здесь насчитывают менее полутора десятка коренных видов. В арктических тундрах этот показатель по предварительной оценке не превышает пяти-семи видов.

Сложный, нелинейный характер изменения фаунистического богатства булавоусых чешуекрылых на градиенте окружающей среды хорошо иллюстрируют графики связи

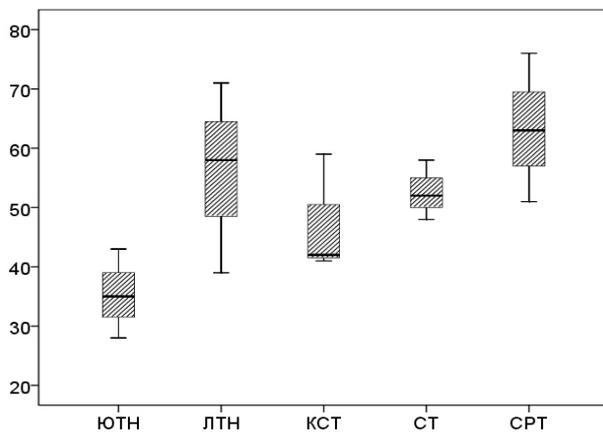


Рисунок 5 – Диапазон значений видового богатства Локальных фаун булавоусых чешуекрылых в зональных выделах европейского Северо-Востока России. I – мин. и макс. значения числа видов; — медиана: среднее число видов;  $\square$  – т.н. «бокс, ящик»: стандартное отклонение  $\sigma$  (разброс значений числа видов в представленном множестве со средней величиной множества).

числа видов в ЛФ с широтой местности (рис. 6). Значительное число фаун на Русской равнине и в горных областях Урала «выпадает» из общего тренда. Объяснением данному явлению, безусловно, служит разнонаправленное влияние на пространственное варьирование ЛФ комплекса внешних факторов. Связь родового богатства ЛФ булавоусых чешуекрылых с широтой местности также выражена отчетливо, число родов к северу снижается даже сильнее, чем число видов. На фоне выраженного снижения видового богатства с юга на север общей тенденции в отдельных семействах булавоусых чешуекрылых изменения их удельного веса в ЛФ не наблюдается. Слабо выраженный тренд снижения удельного веса характеризует толстоголовок, при переходе в тундровую зону уровень их видового богатства скачкообразно падает. В семействе *Lucaenidae* отрицательная тенденция выражена отчетливее, но в Заполярье у голубянок также происходит резкое снижение числа видов. Удельный вес нимфалид и сатирид в ЛФ к северу возрастает. Заметнее данный тренд у второго семейства. Происходит это за счет увеличения доли видов, относящихся к родам *Oeneis* и *Erebia*, которые лидируют в родовой структуре мировой аркто-борео-монтанной фауны *Papilionoidea* (Чернов, Татаринов, 2006). У нимфалид прирост удельного веса в северных ЛФ связан с родом *Clossiana*, также богато представленным в высоких широтах земного шара.

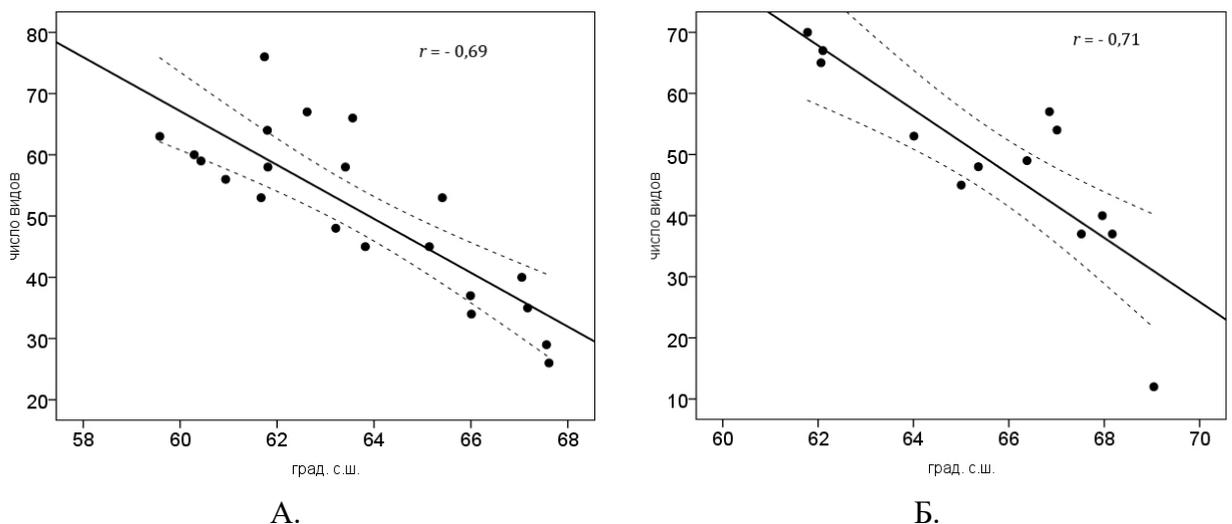


Рисунок 6 – Связь богатства коренных видов локальных фаун булавоусых чешуекрылых с широтой местности на северо-востоке Русской равнины (А) и в северных областях Урала (Б).  $r$  – коэффициент корреляции Спирмена ( $p < 0,05$ ).

Таблица 2 – Значения коэффициента корреляции числа видов булавоусых чешуекрылых в локальных фаунах европейского Северо-Востока России с климатическими параметрами

Климатический параметр	Коэффициент корреляции Спирмена, $r$	
	Русская равнина	Урал
$T_{\text{год}}$	0,93	0,80
$T_{\text{мин}}$	0,87	0,76
$T_{\text{макс}}$	0,92	0,87
БезМ	0,94	0,92
$OC_{\text{год}}$	0,19*	0,09*
$OC_{\text{мин}}$	0,38*	0,13*
$OC_{\text{макс}}$	0,58	0,32*

\* – корреляция статистически не достоверна; для остальных значений достоверна на уровне  $p < 0.05$ .

#### 4.2 Факторы, влияющие на пространственную дифференциацию локальных фаун

Уровень таксономического разнообразия ЛФ и его пространственное варьирование определяется целым комплексом факторов, абиотических, биотических, исторических и антропогенных, действующих в разных сочетаниях и соотношениях (Бигон и др., 1989; Чернов, Пенев, 1993; Huston, 1994). Влияние биотических факторов на пространственное варьирование таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых не столь значимо, чем, абиотических. Определенное значение могут иметь отношения видов с кормовыми растениями (Downes, 1964; Danks, 1986; Богачева, 1997, 2009), конкуренция с другими насекомыми-опылителями за ресурс цветущих растений (особенно в гипоарктической зоне) и т.п. Их действие отчетливо проявляется на ценотическом уровне, при формировании структуры населения *Parilionoidea* в природных сообществах

**Климатические факторы.** В условиях аркто-бореальных регионов для большинства таксонов растений и животных основным абиотическим фактором, определяющим распространение видов, является теплообеспеченность территории (Мильков, 1969; Чернов, Пенев, 1993). Зависимость изменения числа видов от температурных показателей прослеживается и у булавоусых чешуекрылых ЕСВР (табл. 2). Наиболее значимыми оказались такие переменные как минимальные, максимальные и среднегодовые температуры, продолжительность, начало и конец безморозного и вегетационного (со среднесуточной температурой воздуха выше  $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) периодов, суммы температур безморозного периода. От значений минимальных температур зависит успешность зимовки видов на стадии куколки и яйца. Действие максимальных температурных показателей в аркто-бореальном регионе большей частью опосредованное и проявляется через такие переменные как среднегодовые температуры, сроки и продолжительность вегетационного и безморозного периодов, которые в конечном итоге определяют возможность прохождения полного цикла развития вида (Данилевский, 1949). В рамках регионального хорологического анализа можно определенно заключить следующее: влияние тепловых условий на видовое богатство ЛФ булавоусых чешуекрылых ЕСВР наилучшим образом отражает продолжительность вегетационного периода. Значения коэффициента корреляции показателей влажности с числом видов в ЛФ оказались низкими и недостоверными.

**Факторы георазнообразия.** Второй категорией абиотических факторов, анализируемых в работе, являются ландшафтно-топологические факторы, которые в настоящее время ассоциируются с понятием «георазнообразия» (Eberhard, 1997; Mutke, Barthlott, 2000). Особенности данной категории факторов являются преимущественно опосредованное воздействие на таксономическое разнообразие и зависимость от масштаба проводимых хорологических исследований. На пространственную дифференциацию фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР в разной мере оказывают влияние орографические, гидрографические и местные топологические факторы.

Связь числа видов булавоусых чешуекрылых с дисперсией высот на ЕСВР в региональном масштабе не прослеживается. Относительно небольшая высота Урала (менее 2000 м над ур. м.) нивелирует отличия в видовом составе и богатстве горных и равнинных фаун. Специфические субальпийские и альпийские фауны, так же как флоры и ландшафты, в этой горной стране не формируются. ЛФ слагаются, в основном, за счет общих с равниной видов в зависимости от зонального местоположения. Удельный вес дифференцирующих гольцовых и гольцово-альпийских видов незначителен, лишь в фаунах Заполярного, Полярного Урала и крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала уровень видового богатства благодаря горной компоненте выглядит достаточно высоким на фоне обедненных гипоарктических ЛФ Русской равнины. Распространение на юг монтанных и аркто-монтанных видов на Урале практически сходит на «нет» между 61 и 60 широтами, поэтому разница в видовом богатстве ЛФ северо-..., среднетаежных горных и равнинных провинций выражена значительно хуже. На локальном уровне тенденция к снижению числа видов булавоусых чешуекрылых с увеличением высоты местности в целом прослеживается во всех исследуемых областях Урала, однако варьирование видового богатства на гипсометрическом профиле модифицируется действием различных ландшафтно-топологических условий: крутизной, экспозицией, расчлененностью склонов, характером фитопооясного континуума и т.п.

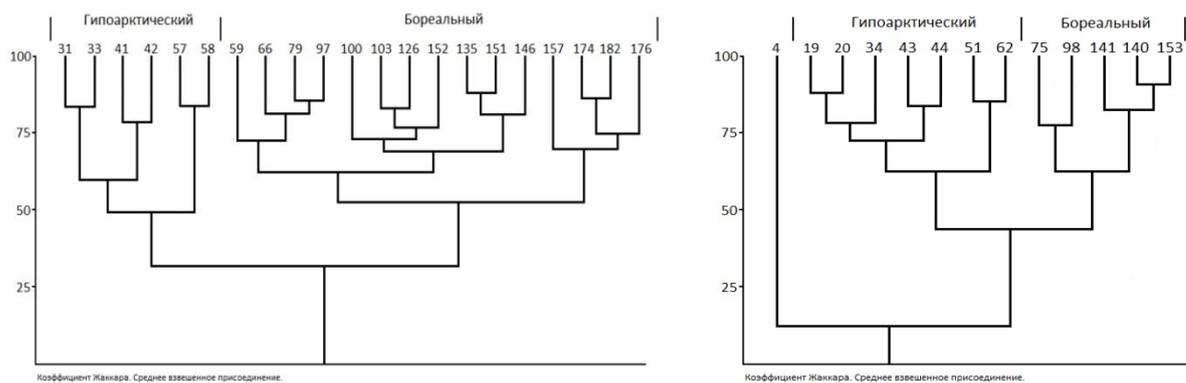
В условиях ЕСВР в качестве ведущего фактора георазнообразия, влияющего на пространственную дифференциацию фауны булавоусых чешуекрылых, выступает гидрологическая сеть. Почти две трети видов в регионе обитает на лугах, которые играют очень скромную ландшафтообразующую роль, занимая в долинах рек менее 1 % территории, поэтому для пространственного распределения видов и таксономического богатства ЛФ *Rapilionoidea* большое значение имеет густота речной сети. Наличие водотоков с хорошо развитыми поймами обеспечивает условия обитания чешуекрылых с луговой преференцией и, как следствие, усиление интразонального комплекса видов и повышенный уровень видового богатства ЛФ булавоусых чешуекрылых вблизи крупных речных артерий выглядит вполне закономерным. Кроме густоты речной сети на видовое богатство и структуру ЛФ булавоусых чешуекрылых косвенное, но весьма значительное воздействие оказывает направленность водотоков. А.П. Шенников (1940) обращал внимание на важную «коридорную» роль речных долин в расселении растений. В полной мере это относится и к булавоусым чешуекрылым, которые осваивают таежные территории, в основном, по речным долинам. Особенно показательно влияние этого гидрографического фактора в гипоарктической зоне региона. Долины притоков таких крупных рек как Печора и Уса создают систему пойменных коридоров, по которым из таежной зоны за Северный Полярный круг проникают температурные виды. Снижение ландшафтного разнообразия по причине сильной заболоченности территории отражается на уровне видового разнообразия булавоусых чешуекрылых. Влияние данного фактора наиболее заметно на локальном уровне, однако и в масштабе ландшафтных провинций и подзон оно проявляется отчетливо. Именно с сильной заболоченностью (до 60 % территории) связано заметное снижение видового богатства *Rapilionoidea* подзон северной и крайнесеверной тайги.

**Антропогенные факторы.** Связь с антропогенными условиями является мощным фактором расширения северных пределов распространения наземных животных (Чернов, 1975). Очень значительно опосредованное антропогенное влияние на пространственную организацию фауны *Rapilionoidea*, которое проявляется через факторы георазнообразия. Выпадающие из общего тренда в сторону увеличения показатели видового богатства часто характеризуют ЛФ крупных населенных пунктов и их окрестностей. Объясняется это, прежде всего, наличием агроценозов, рудеральных участков и прочих антропогенно трансформированных сообществ. Они значительно расширяют в таежной и тундровой зонах площади и спектр местообитаний коренных популяций *Rapilionoidea* и способствуют скорому закреплению небионтных видов. Самое большое влияние на варьирование таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых в настоящее время оказывает развивающийся комплекс линейных хозяйственных сооружений. Это актуально для Республики

Коми, которую почти в меридиональном направлении пересекают ж.-д. магистраль, нефте-, газопроводы, ЛЭП, автомобильные трассы, кроме того, практически вся территория изрезана проселочными и второстепенными грунтовыми и лесовозными дорогами, а на Крайнем Севере – вездеходными летними проходами и зимниками. Подобные коммуникации обязательно сопровождаются на местности цепочкой открытых местообитаний опушечно-лесного, редколесного, лугового, рудерального облика, в зоне тундры – травянистыми ивняками и лугоподобными ассоциациями интразонального типа. Аналогично речным долинам они выполняют функцию квазиприродных коридоров, по которым бабочки расселяются из других, как правило, южных областей.

Важнейшим антропогенным фактором георазнообразия, влияющим на пространственную организацию булавоусых чешуекрылых ЕСВР, является масштабная трансформация коренных лесных насаждений в результате промышленных лесозаготовок. К концу 20 в. сплошной покров из хвойных лесов на плакорах в таежной зоне региона сменился перемежающимися местообитаниями опушечно-лесного, редколесного типов, производными луговыми ассоциациями, кустарниковыми и древесными насаждениями на разных стадиях восстановительных сукцессий. Прежде непреодолимые для булавоусых чешуекрылых водоразделы стали частично пригодными для их обитания и расселения, в результате граница прерывистого распространения многих видов значительно и относительно быстро продвинулась на север региона. Если линейные технические и промышленные сооружения играют роль квазиприродных коридоров, по которым расселяются виды, то вторичные мелколиственные и смешанные леса, окруженные сетью опушечно-лесных и луговых местообитаний, служат своего рода плацдармами, на которых закрепляются популяционные группировки необионтов. Антропогенная трансформация коренных лесных насаждений в таежной зоне ЕСВР к настоящему времени поспособствовала расширению видовых ареалов и в целом повышению таксономического разнообразия зональных и локальных фаун Papilionoidea. В сложившихся условиях антропогенного преобразования природных комплексов региона и перспективы усиления этого фактора позволяют уверенно прогнозировать дальнейшее расширение ареалов температурных и суббореальных видов, появление и закрепление здесь адвентивных видов.

**Исторические факторы.** Территориальное размещение видов и надвидовых таксонов Papilionoidea на ЕСВР нельзя объяснить только влиянием климата и факторами георазнообразия. Совершенно очевидно, что одной из причин, повлиявших на развитие и формирование облика современной фауны, является резкая и неоднократная смена ландшафтно-климатических условий в плейстоцене и голоцене. Поэтому важность историко-фаунистических реконструкций в региональных хорологических исследованиях неоспорима. Сложившийся состав, территориальное распределение и ценотические связи видов с учетом их современных ареалов и экологических предпочтений согласно принципу актуализма позволяют восстановить основные пути и периоды вхождения видов в региональные, зональные и локальные фауны в русле постледникового природного процесса. За отправную точку формирования современной фаунистической композиции булавоусых чешуекрылых на ЕСВР взята максимальная фаза поздневалдайского оледенения (17,7–18 тыс. лет назад). Значительное похолодание и регрессия моря, повлекшая за собой резкое смещение всех природных зон к северу, стали переломным моментом фауногенеза Papilionoidea и всего природного процесса в регионе. Криоаридные пустыни на осушенном шельфе Северного Ледовитого океана, перигляциальные тундровые и тундрово-степные ландшафты, занимавшие в данный период практически весь ЕСВР, сыграли роль чистого листа, с которого начала писаться история расселения видов по его территории.



А.

Б.

Рисунок 7 – Дендрограммы сходства видового состава локальных фаун булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины (А) и северных областей Урала (Б). Номера ЛФ по: Татаринов, 2016.

В диссертационной работе представлена подробная поэтапная реконструкция развития фауны булавоусых чешуекрылых на фоне глобальных природно-климатических изменений в позднеледниковье, голоцене и раннем антропоцене. Циркумпольярные и трансевразийские тундровые виды булавоусых чешуекрылых, вероятно, входили в состав сообществ перигляциальных тундр, тундро-степей и редколесий севера Русской равнины и Западной Сибири, осушенного шельфа Баренцева и Карского морей, а в позднеледниковье вслед за деградирующими ледниками мигрировали на Урал и северо-запад Европейского субконтинента. Проникновение сибирских (ангарских) видов в регион началось, очевидно, также в позднеледниковье со стороны Ямала, шельфа Карского моря и Западно-Сибирской равнины и потом несколькими миграционными потоками с северо-востока и востока проходило в течение всего голоцена. Бореальный комплекс фаун булавоусых чешуекрылых сформировался, в основном, путем миграции видов с юга и юго-востока по поймам крупных рек и подгольцовым местообитаниям Урала. Начиная с субатлантического периода, в формировании облика зональных, конкретных и локальных фаун и топических группировок *Parilionoidea* определяющую роль играет антропогенное преобразование природных сообществ.

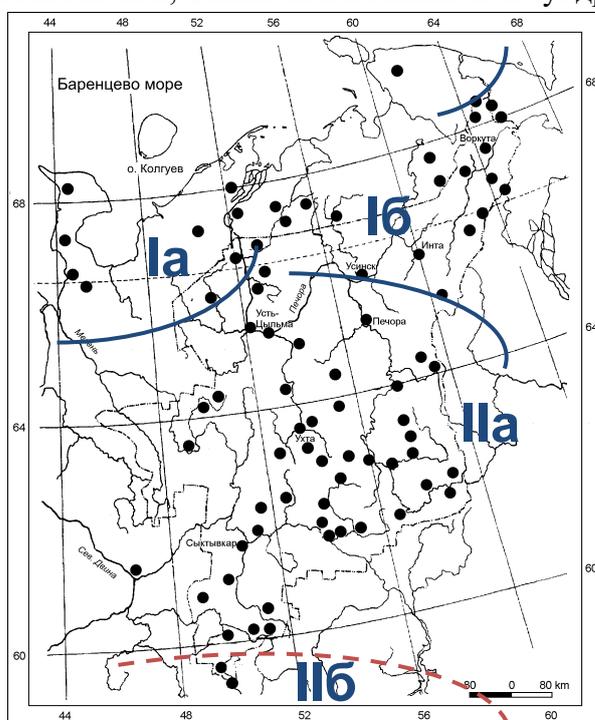
#### 4.3 Фаунистические комплексы, районирование территории

Видовые списки ЛФ служат первичным материалом, основой описательной части любого зоогеографического исследования. Задача казуального объяснения результатов сравнения таксономического разнообразия фаун не может быть решена в полном объеме без проведения районирования исследуемой территории на материалах распространения таксонов и его сравнения с другими био-... и физико-географическими схемами районирования.

На дендрограммах сходства видового состава избранных ЛФ булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины и Урала (рис. 7) достаточно четко обособились два фаунистических комплекса: *гипоарктический*, включающий фауны тундровой зоны и полосы лесотундры, и *бореальный*, объединивший фауны таежной зоны. Кластерный анализ не выявил равнинно-горной специфики разделения ЛФ, выделение фаунистических комплексов произошло по широтно-зональному принципу. Это еще раз доказывает единый характер пространственного варьирования таксономического разнообразия фаун *Parilionoidea* Русской равнины и Уральской горной страны. На дендрограмме также отчетливо проявляется рубеж между севернобореальными и южнобореальными фаунами, проходящий по широтному отрезку р. Вычегды (~ 62° с. ш.). На уральской дендрограмме сходства четко обособляется фауна булавоусых чешуекрылых Пай-Хоя (ЛФ 4),

характеризующаяся очень низким видовым богатством и составом преимущественно из эвартктических и гемиарктических видов. Можно предположить, что эта фауна является частью обедненного *арктического комплекса* Parilionoidea, включающего фауны северной полосы типичных и арктических тундр Югорского п-ова, о. Вайгач и Новой Земли.

Выделенные фаунистические комплексы и связи региональной фауны булавоусых чешуекрылых позволяют разделить территорию ЕСВР на два основных выдела, которые в схеме частного фаунистического районирования рассматриваются как части *восточноевропейской* и *европейской лесной провинций*. Южная граница гипоарктической провинции на равнине проходит примерно по Северному Полярному кругу, уходя к северу по меридиональному отрезку нижнего течения р. Печоры до 68° с. ш. и спускаясь в Приуралье и на Урале до 66–65° с. ш. (рис. 8). В горной стране этот рубеж, намеченный еще В.Ю. Фридолиным (1935), маркирует распространение многих групп наземных беспозвоночных. Восточноевро-сибирская гипоарктическая провинция на ЕСВР вполне очевидно подразделяется на две подпровинции. *Канинско-Малоземельская подпровинция* лежит к западу от меридионального отрезка нижнего течения р. Печоры и включает территории Малоземельской, Тиманской и Канинской тундр, о. Колгуев.



— - 1, - - - 2

Рисунок 8 – Карта-схема фаунистического районирования европейского Северо-Востока России на основе материалов по булавоусым чешуекрылым. Границы фаунистических выделов: 1 – провинций, 2 – подпровинций. Провинции: I – Восточноевро-Сибирская гипоарктическая, II – европейская лесная. Подпровинции: Ia – Канинско-Малоземельская, Ib – Урало-Большеземельская, IIa – Двинско-Печорская севернорейная, IIб – Камско-Северовальская южнорейная.

*Урало-Большеземельская подпровинция* охватывает территорию Большеземельской тундры, по крайней мере, южную половину Югорского п-ова и Пай-Хоя, области Заполярного и Полярного Урала, северную часть Приполярного Урала. На территории подпровинции распространены представители «восточных» долготных ареальных групп. В рамках изучаемого региона можно выделить две бореальные подпровинции. *Двинско-Печорская севернорейная подпровинция* охватывает таежные территории к востоку от магистрального русла Северной Двины до западного макросклона Приполярного и Северного Урала. В структуре ЛФ булавоусых чешуекрылых подпровинции преобладают представители температурных групп, но сохраняется большой удельный вес субаркто-бореальных видов, связанных с болотными местообитаниями. *Камско-Северовальская южнорейная подпровинция* выделена на основе сходства ЛФ булавоусых чешуекрылых южной тайги Северных Увалов, Вятско-Камской возвышенности и Среднего Предуралья, в которых разнообразны суббореальные виды, присутствуют представители восточноевро-... и урало-трансзиатских групп.

## Глава 5 Ландшафтно-зональная организация фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

### 5.1 Ландшафтная и региональная активность видов

В характеристике ландшафтно-зональной организации фауны наиболее существенными являются количественные показатели обилия и встречаемости видов, т.е. учитываются не только границы, но и топография их ареалов, типичность для природной зоны или ландшафта, численность (плотность и относительное обилие) и частота встречаемости в природных сообществах, стено-..., политопность, мозаичность и гомогенность распределения и др. На этой основе выявляется т.н. зона «экологического оптимума» вида, по которой в конечном итоге и определяется его зонально-ландшафтная принадлежность (Чернов, Матвеева, 2002; Бабенко, 2003). Зона экологического оптимума видов булавоусых чешуекрылых фауны ЕСВР определялась посредством показателей «ландшафтная активность» и «региональная активность» видов, заимствованных из сравнительной флористики. *Ландшафтная активность вида* – оценка встречаемости (обычности) и среднего обилия (массовости) вида с учетом мозаичности или гомогенности его распределения в соответствующих конкретных/локальных фаунах. *Региональная активность вида* – оценка по ведению вида в относительно крупном географическом регионе или ландшафтном выделе: стране, области, провинции/подпровинции, зоне/подзоне, полосе растительности. Была разработана балльная шкала активности булавоусых чешуекрылых и сопоставили ее с уровнями региональной активности видов (табл. 3). Заключение об уровне региональной активности видов дается по среднему баллу их ландшафтной активности в регионе. Зона экологического оптимума видов определяется по локалитетам и регионам, в которых показатели их активности не ниже среднего.

Среди булавоусых чешуекрылых из состава фауны ЕСВР нет видов, которые бы сохраняли один уровень региональной активности на всем протяжении Русской равнины и Уральской горной страны или целой зоны растительности. Собранные материалы свидетельствуют о том, что виды по уровню активности более-менее константны в подзональных выделах, а на Русской равнине, имеющей значительную долготную протяженность, в рамках ландшафтных провинций и подпровинций. Большой удельный вес высокоактивных видов указывает на сформированность и устойчивость структуры зональной фауны, преобладание низко- ... и неактивных видов свидетельствует о переходном положении фауны и в определенной степени случайном ее видовом составе.

### 5.2 Ландшафтно-зональная структура фауны

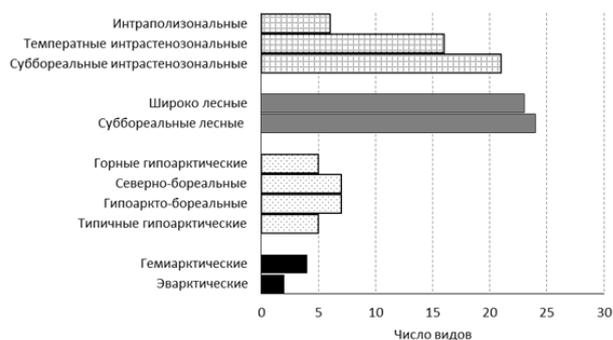
Ландшафтно-зональная структура фауны булавоусых чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины и в северных областях Урала в целом сходная. На равнине ее формируют 11 видовых групп, в фауне горной страны мы выделяем 12 ландшафтно-зональных групп, объединяемых в четыре комплекса (рис. 9). В зависимости от широты распространения в лесных зонах, подзонах и поясах растительности 47 видов булавоусых чешуекрылых фауны

Русской равнины и 45 видов уральской фауны отнесены к двум ландшафтно-зональным группам лесного комплекса. *Суббореальная лесная* группа на равнине объединяет 25 видов дневных чешуекрылых, зона экологического оптимума которых располагается в зоне смешанных и широколиственных лесов. *Широко лесную* группу образуют 23 вида, распространенных по всей таежной зоне, многие из них проникают в полосу лесотундры и заселяют интразональные сообщества южной тундры. Интразональный комплекс выглядит достаточно однородным, так как входящие в его состав чешуекрылые связаны с интразональными сообществами и поэтому их распространение меньше зависит от зональных границ. *Суббореальная интрастенозональная* объединяет 22 вида. Распространение представителей этой группы в таежной зоне, также как и суббореальных лесных видов, определяется в основном антропогенным фактором: они чаще всего встречаются внутри или вблизи насе-

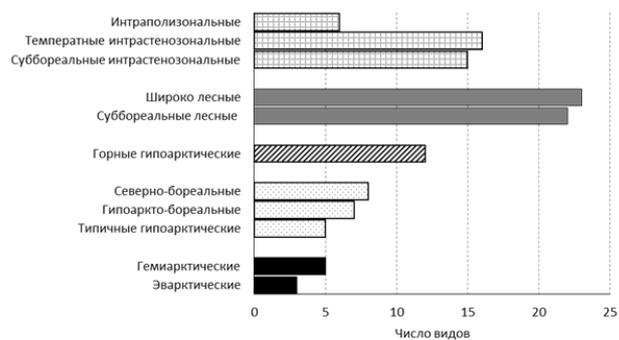
Таблица 3 – Показатели ландшафтной и региональной активности видов булавоусых чешуекрылых

Балл, категории и критерии оценки ландшафтной активности			Категории и критерии оценки региональной активности	
5	особо активный	Повсеместно и ежегодно доминирующий (безусловно лидирующий) по численности и встречаемости вид. Относительное обилие в топических группировках не менее 20 %.	высокоактивный	Вид особо активный и высоко активный во всех обследованных локалитетах региона. Средний балл ландшафтной активности в регионе не менее 4.
4	высоко-активный	Многочисленный (относительное обилие выше 15 %) или среднеобильный (10–15 %) вид, регулярно входящий в состав «фоновых ядра» топических группировок в большинстве (не менее 75 %) свойственных ему местообитаний.		
3	среднеактивный	Немногочисленный (относительное обилие в топических группировках 5–10 %) вид, заселяющий в локалитете не менее 50 % свойственных ему местообитаний. В некоторых топических группировках и в отдельные годы может входить в состав фоновых видов (при относительном обилии выше 7 %).	среднеактивный	1. Вид встречается и имеет среднюю ландшафтную активность во всех обследованных локалитетах региона. 2. Вид, отмечен не во всех обследованных локалитетах региона, но имеет в них высокую или среднюю ландшафтную активность. Средний балл ландшафтной активности в регионе колеблется в диапазоне 3–4.
			низкоактивный	1. Вид отмечен в большинстве обследованных локалитетов региона и имеет в них низкую ландшафтную активность. 2. Вид отмечен в лишь в некоторых локалитетах региона, но его ландшафтная активность в них ближе к средней. Средний балл ландшафтной активности в регионе колеблется в диапазоне 2–3.
2	низкоактивный	Малочисленный (относительное обилие в топических группировках до 5 %) вид, заселяющий менее 10 % свойственных ему местообитаний.	низкоактивный	Вид крайне малочисленный и встречающийся лишь в единичных локалитетах региона. Средний балл ландшафтной активности не превышает 2.
1	неактивный	Находки единичных экз. вида за весь период исследований, на основе которых невозможно определить его популяционную структуру и характер территориального размещения в данном географическом пункте.	неактивный	Вид крайне малочисленный и встречающийся лишь в единичных локалитетах региона. Средний балл ландшафтной активности не превышает 2.

ленных пунктов, в агроценозах, вдоль линейных коммуникаций и т.д. *Температная интрастенозональная* группа объединяет булавоусых чешуекрылых, распространенных в пределах широколиственных, подтаежных и таежных лесов. Некоторые локально встречаются в полосе лесотундры и даже в южной тундре. В изучаемом регионе в состав группы входит 16 видов. Зону экологического оптимума *интраполизональных* видов выделить трудно. Они, как правило, тесно связаны с интразональными и антропогенными сообществами, поэтому без заметных колебаний численности встречаются на широтном градиенте



А.



Б.

Рисунок 9 – Видовая насыщенность ландшафтно-зональных групп булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины (А) и северных областей Урала (Б).

от полупустынь и степей до лесотундры и южной тундры. В состав группы включено шесть видов.

### 5.3 Зональные фауны

Характер пространственной дифференциации фауны свидетельствует об определенной зависимости размещения булавоусых чешуекрылых на территории ЕСВР от зонально-климатических условий. Особенно отчетливо зональные черты распределения видов проявляются в Гипоарктическом поясе. В таежной зоне региона они маскируются приуроченностью большинства видов к интразональным местообитаниям, а на Урале еще высотной поясностью растительности. Тем не менее, можно вполне конкретно говорить о зональных фаунах булавоусых чешуекрылых, имеющих характерный «таксономический портрет»: состав и количественное соотношение видов, надвидовую структуру, набор географических и ландшафтно-биотопических элементов.

Состав и особенности ландшафтно-биотопического распределения дневных чешуекрылых подзоны арктических тундр изучены недостаточно, однако нет никакого сомнения, что для нее характерен крайне обедненный вариант фауны булавоусых чешуекрылых четыре-пять видов (табл. 4). В типичной тундре Печорской провинции зарегистрировано 20 видов булавоусых чешуекрылых, три-четыре из которых надо относить к категории сезонных мигрантов. На Пай-Хое и северной окраине Заполярного Урала в общей сложности отмечено 25 видов. «Эмблемными» видами подзоны можно считать *Clossiana chariclea* и *C. improba*, доминирующих по обилию в большинстве зональных местообитаний, широкое зонально-интразональное распределение характерно для *Erebia fasciata*, *E. rossii*, *Colias hecla*. Гипоарктические виды в типичной тундре являются также весьма заметным элементом лепидоптерофауны. Фауна булавоусых чешуекрылых южных (кустарниковых) тундр насчитывает по данным на 2019 г. 50 видов на Русской равнине и 56 видов на Заполярном Урале. Таким образом, уровень видового богатства здесь возрастает по сравнению с типичной тундрой в три раза (рис. 10). Появляются новые таксоны на уровне семейств (*Hesperiidae*) и родов (*Anthocharis*, *Lycaena*, *Polyommatus*, *Euphydryas*, *Issoria* и др.), усиливается удельный вес родов *Clossiana*, *Erebia*, *Oeneis*. Характерной чертой подзоны южных тундр является большой удельный вес в составе ее фауны не арктических элементов. Доля интразональных и лесных *Papilionoidea*, включая северно-бореальные виды, здесь достигает до 60 %. Все они тесно связаны с разнотравными ивняками, пойменными луговинами и экстразональными лесными редколесьями, плакорные тундровые сообщества почти не заселяют.

Лесотундра является переходной полосой между тундровой и таежной зонами растительности, а ее своеобразие заключается в сосуществовании бореальных и гипоарктических элементов биоты (Чернов, 1978). У булавоусых чешуекрылых здесь отсутствуют эвляркты, снижаются обилие и встречаемость гемиярктков и представителей собственно гипоарктической

Таблица 4 – 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>O. norna</i>	<i>Erebia euryale</i> <sup>1</sup> , <i>E. jeniseiensis</i> <sup>2</sup> , <i>Issoria eugenia</i> <sup>1</sup> , <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	крайне-северная	<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>Lycæna</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>Melitæa athalia</i> , <i>Euphydryas maturna</i>

<sup>1</sup> – на Урале и в Приуралье; <sup>2</sup> – на равнине. В скобках указано число видов в ведущих родах.

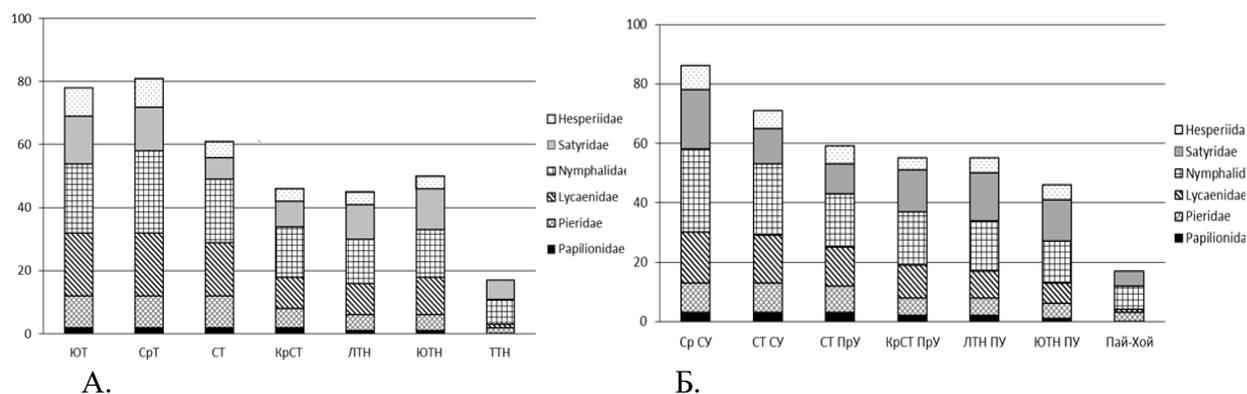


Рисунок 10 – Таксономическая структура зональных фаун булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины (А) и северных областей Урала (Б). ЮТ – северная полоса южной тайги; Ср – средняя тайга; С – северная тайга; КрС – крайнесеверная тайга; ЛТ – лесотундра; ЮТ – южная тундра; ТТ – типичная тундра; СУ – Северный Урал; ПрУ – Приполярный Урал; ПУ – Полярный Урал.

группы, доминирование по численности в зональных сообществах переходит к гипоаркто-бореальным и северно-бореальным видам.

В подзонах крайнесеверной и северной тайги фауна булавоусых чешуекрылых крайнесеверной тайги по общему уровню видового богатства (57 видов на Русской равнине и 66 на Урале) уступает как лесотундровой фауне, так и фауне северной тайги, где по нашим данным встречается 65 видов на равнине и 72 вида в горных подпровинциях. Относительно слабая сомкнутость древесного яруса, состав кустарничково-мохового и травяного покрова лесов обуславливают присутствие и доминирование на плакорах гипоаркто-бореальных, северно-бореальных чешуекрылых, собственно гипоарктические виды исчезают. Заметно возрастает представленность на водоразделах широко лесных видов. Пойменные местообитания заселяют в основном темпертанные интрастенозональные и интраполизональные виды. В уральских фаунах позиции комплекса усиливаются за счет горной группы, которая на Полярном Урале представлена в полном составе. Среднетаежная фауна отличается не только самым высоким на ЕСВР уровнем видового богатства (95 видов на северо-востоке Русской равнины и 89 видов на Северном Урале), но и ярко выраженной приуроченностью видов к интразональным сообществам. С пойменными и болотными местообитаниями здесь связано почти 90 % ее состава. Ядро ландшафтно-зональной структуры образуют высокоактивные представители широко лесной и температной интрастенозональной групп. Виды гипоарктического комплекса в средней тайге тесно связаны со сфагновыми болотами и редколесьями, их доля в равнинных ЛФ не превышает 10–12 %, на Урале она заметно выше, до 20–22 % за счет горно-тундровых и подгольцовых местообитаний. В северной полосе южной тайги состав и видовое богатство булавоусых чешуекрылых в сравнении с подзоной средней тайги не претерпевают значительных изменений, но возрастает доля суббореальных элементов. У 35 из 85 зарегистрированных видов зона экологического оптимума находится южнее изучаемого региона. Гипоарктический элемент здесь представлен очень слабо по числу видов (около 7 % состава).

#### 5.4 Особенности распределения видов в связи с вертикальной и зональной дифференциацией Урала, поясные фауны

Большое влияние на состав, богатство фауны и характер эколого-хорологических отношений дневных чешуекрылых оказывают горные условия. Пестрота ландшафтов и биотопов обуславливает более высокие показатели таксономического разнообразия, чем на прилегающих равнинах. На изменение видового разнообразия булавоусых чешуекрылых вдоль гипсометрического профиля в каждой ландшафтной провинции и области Урала большое влияние оказывают местные условия: мезоклимат и в первую очередь теплообес-

Таблица 5 – Видовое богатство поясных фаун булавоусых чешуекрылых в северных областях Урала

Пояс растительности	Ландшафтные области и провинции, число видов*					
	Полярный		Приполярный		Северный	
	южно-тундровая	лесо-тундровая	крайне-северо-таежная	северо-таежная	северо-таежная	средне-таежная
Гольцовый	4–6	4–6	1–2	2–3	2–3	1–3
Горно-тундровый	38–40	20–22	3–15	2–25	6–23	12–31
Подгольцовый	–	15–20	11–19	18–23	17–31	35–52
Горно-лесной	–	18–23	27–038	35–45	40–53	45–60

\* – по материалам для разных ЛФ.

печенность, интенсивность увлажнения, в определенной степени роза ветров, а также крутизна и экспозиция склонов, характер растительного покрова, наличие и направление водотоков и другие факторы. В общем можно заключить, что в северных областях Урала с увеличением высоты над ур. м. происходит постепенное обеднение видового состава, наблюдается качественная и количественная перестройка структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых.

Помимо изменений, наблюдаемых на гипсометрическом профиле, перестройки состава и структуры поясных фаун булавоусых чешуекрылых происходят на широтном градиенте. Вдоль Уральского хребта, имеющего значительную меридиональную протяженность, они значительны и проявляются весьма отчетливо. В гольцовом поясе на всем протяжении от Пай-Хоя, Заполярного Урала до Северного Урала коренное население булавоусых чешуекрылых отсутствует. Набор и соотношение перечисленных видов в локалитетах носит случайный характер, что не позволяет говорить о структурно оформленной и устойчивой гольцовой фауне *Rapilionoidea*. Местообитания горно-тундрового пояса постоянно заселяет около 45 % состава гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых Урала (табл. 5). К югу разнообразие видов с тундровым биопреферендумом начинает постепенно снижаться. В лесотундровую провинцию Полярного Урала по высокогорьям проникает еще большинство видов зональной южнотундровой фауны. В северной части Приполярного Урала проходит граница распространения некоторых собственно гипоарктических и горных видов, причем на южной границе ареала у них наблюдается частичная смена местообитаний. В южном направлении ландшафтная и региональная активность гемаарктических, типичных и горных гипоарктических видов начинает постепенно снижаться. Подгольцовая фауна булавоусых чешуекрылых Полярного и северной части Приполярного Урала горной страны имеет много общих черт с равнинной лесотундрой. Уровень видового богатства *Rapilionoidea* в подгольцовом поясе при движении на юг вдоль осевой части Уральского хребта постепенно увеличивается, кроме того усиливается качественная дифференциация лесотундровой и подгольцовой лепидоптерофаун. В северотаежных и среднетаежных провинциях Приполярного и Северного Урала основу топических группировок образуют широко лесные и интразональные луговые виды, ландшафтная и региональная активность которых закономерно увеличивается в южном направлении. Местообитания горно-лесного пояса являются непосредственным продолжением сообществ равнины, поэтому каких-либо принципиальных отличий в составе и размещении видов булавоусых чешуекрылых они не имеют.

## Глава 6 Пространственно-типологическая структура населения булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

По самой общей оценке булавоусые чешуекрылые на ЕСВР постоянно или временно заселяют более 130 типов растительных сообществ ранга ассоциации или союза ассоциаций. Уровень видового богатства, состав и соотношение обилий видов Papilionoidea в разных типах местообитаний сильно различается. Формирование облика топических группировок происходит под воздействием различных факторов регионального и локального уровней, но основным фактором является растительный покров местообитаний. Количественные учеты на линейных площадках позволили установить положительную и достоверную, но относительно слабую связь состава видов чешуекрылых с составом растений в границах типологически выделяемых фитоценозов (табл. 6). Более заметной оказалась корреляция состава растений и относительного обилия видов булавоусых чешуекрылых. Не было получено достоверных доказательств связи между изменениями структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых и структуры фитоценозов. Проведенные исследования подтверждают обоснованность выделения и описания структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых в границах растительных сообществ, или фитоценозов.

В диссертационной работе представлены наиболее характерные топические группировки, формирующие облик, своего рода «портрет» населения Papilionoidea природных сообществ северо-востока Русской равнины и северных областей Урала. Это основа пространственно-типологической структуры населения булавоусых чешуекрылых ЕСВР. Описанные топические группировки объединяют более 95 % видового состава и три четверти выявленных композиций видов, остальные можно рассматривать их производными вариантами. Кроме того, в работе описаны редкие и уникальные видовые комплексы с целью обозначить выявленные границы спектра населений булавоусых чешуекрылых в ландшафтно-климатических условиях региона.

Представленные топические группировки видов булавоусых чешуекрылых классифицированы по ландшафтно-биотопическому принципу на четыре основных типа: лесные, луговые, болотные и тундровые. Они охарактеризованы по единой схеме, которая включает подробное описание видового состава, структуры топических группировок с выделением доминирующих по численности и фоновых видов, фенологических аспектов имаго, оценку уровня инвентаризационного разнообразия, сравнение сходства видовых группировок булавоусых чешуекрылых в однотипных растительных сообществах в рамках одной ЛФ и в разных ландшафтных провинциях ЕСВР.

Большая часть плакорных пространств северо-востока Русской равнины, Северного и Приполярного Урала покрыта таежными лесами, преимущественно еловых и сосновых формаций. В хвойных таежных лесах топические группировки видов с устойчивой, поддающейся типологическому описанию структурой не формируются. В процессе естественной

Таблица 6 – Связь состава и структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых с растительностью

Видовой состав – флористический состав	$\tau = + 0,461 \pm 0,057$
Относительное обилие видов – флористический состав	$\tau = + 0,612 \pm 0,076$
Видовой состав – структура растительного покрова	$\tau = + 0,554 \pm 0,083^*$
Относительное обилие – структура растительного покрова	$\tau = + 0,112 \pm 0,083^*$
Видовой состав – наличие кормовых растений гусениц	$\tau = + 0,847 \pm 0,032$

$\tau$ - коэффициент ранговой корреляции между значениями индекса Чекановского-Серенсена по составу и структуре видовых комплексов булавоусых чешуекрылых и растений. \* – корреляция статистически не достоверна.

динамики, из-за особенностей рельефа, антропогенного воздействия в хвойных массивах всегда существует множество мелколиственных и кустарниковых сообществ, редколесий, подрастающих насаждений, различного рода открытых лесных и экотонных участков (редин, гарей, окон вывала деревьев, опушек, полян, просек и т.п.), служащих местообитаниями опушечным мезофильным, лесным гелио- и специомезофильным чешуекрылым. Население *Papilionoidea* смешанных и прирастающих лесных насаждений обычно определяется особенностями местного ландшафта, мозаикой биотопов и уровнем хозяйственной освоенности территории, является производным и сильно обедненным вариантом соседних луговых и болотных топических группировок и, в общем, имеет случайный набор видов. Более подходящими для обитания булавоусых чешуекрылых на ЕСВР являются мелколиственные леса – осинники и березняки. Если в таежной зоне ивняки нельзя назвать характерным местообитанием булавоусых чешуекрылых, то в равнинной тундре они играют очень важную роль в формировании облика лепидоптерофауны Гипоарктики.

Основным типом местообитаний булавоусых чешуекрылых на ЕСВР являются луга разнотравных и злаково-разнотравных формаций, мелкотравные клеверные и нивяниковые луговые сообщества. Их постоянно или временно заселяют более 90 видов из шести семейств, или 3/4 состава региональной фауны. Проведенные исследования показали, что по уровню видового разнообразия булавоусых чешуекрылых наиболее разнообразными на ЕСВР являются группировки видов смешанно-крупнотравных и нивяниковых лугов равнинной тайги и горно-лесного пояса Северного Урала. Данные фитоценозы являются местообитаниями более, чем 50 % видов региональной фауны *Papilionoidea*. С болотными местообитаниями связаны около 60 видов из шести семейств или почти половина видового состава фауны ЕСВР. Наибольшее разнообразие булавоусых чешуекрылых наблюдается на грядово-мочажинных олиготрофных (верховых) и мезотрофных (переходных) сфагновых болотах, которые широко распространены по всей таежной зоне региона. Тундровые группировки булавоусых чешуекрылых в работе описаны для ерниковых, мохово-кустарничковых, горно-луговинных и каменистых мохово-лишайниковых зональных и горных сообществ Северного, Приполярного, Полярного, Заполярного Урала и Большеземельской и Малоземельской тундры, п-ова Канин. В общей сложности с данными типами растительных сообществ топически связано более 60 видов, или около 45 % состава фауны *Papilionoidea* ЕСВР. Самый низкий уровень видового разнообразия булавоусых чешуекрылых характеризует высокогорные лишайниковые тундры, низинные болота, чистые злаковые и осоковые луга.

Разница между топическими группировками булавоусых чешуекрылых по составу и с учетом обилия видов в однотипных растительных сообществах и в рамках одной ЛФ, как правило, незначительна. Заметные различия начинают проявляться более отчетливо при сравнении провинциальных и зональных фаун. В этом случае ведущую роль начинают играть климатические условия и факторы георазнообразия. В общем можно заключить, что состав и структура топических группировок булавоусых чешуекрылых варьируют на локальном, зональном уровнях и, в общем, значительно, чем состав и структура заселяемых ими растительных сообществ.

По результатам многолетних количественных учетов булавоусых чешуекрылых в разных типах местообитания и ландшафтных провинциях северо-востока Русской равнины и северных областей Урала были составлены обобщенные видовые списки и охарактеризовано дифференцирующее разнообразие топических группировок с помощью мер сходства и включения-сходства. Это позволило определить общую картину их взаимоотношений и сформировать общее представление о пространственно-типологической структуре населения *Papilionoidea* в масштабе ЕСВР. На этой платформе были выделены элементарные синтаксономические единицы – типы населения – булавоусых чешуекрылых, которые формируют основу пространственно-типологической структуры населения *Papilionoidea* ЕСВР.

Общий облик (портрет) населения булавоусых чешуекрылых ЕСВР представлен в таблице 7. Данные типы населения характеризуются устойчивым составом, соотношением

обилий (структурой доминирования по численности) видов и ландшафтно-зональной приуроченностью. Они могут рассматриваться в качестве первичных синтаксономических единиц и в дальнейшем использоваться в качестве основы классификации населения булавоусых чешуекрылых ЕСВР. Описанный синтаксономический подход может послужить моделью для описания пространственно-типологической структуры населения Papilionoidea в природно-климатических условиях других аркто-бореальных регионов Евразии и Северной Америки.

## **Глава 7 Фауна и население булавоусых чешуекрылых в условиях антропогенной трансформации ландшафтов и природных сообществ европейского Северо-Востока России**

### **7.1 Многолетняя динамика структуры населения булавоусых чешуекрылых в природных сообществах**

В диссертационной работе подробно проанализированы многолетние изменения в структуре населения булавоусых чешуекрылых двух типов природных сообществ: смешанно-крупнотравных лугов и сфагновых болот. Данные топические группировки одни из самых богатых видами на ЕСВР, отличаются хорошо выраженной и устойчивой структурой доминирования и сменой фенологических аспектов, поэтому могут служить удобным модельным объектом мониторинговых наблюдений за динамикой населения Papilionoidea в природных сообществах региона.

Наблюдения за динамикой населения булавоусых смешанно-крупнотравных лугов на границе средней и северной тайги Русской равнины в период с 2000 по 2013 г. показали, что две группировки видов, изначально принадлежавшие к одному типу населения, могут развиваться в совершенно разных направлениях. В структуре населения первичного пойменного смешанно-крупнотравного луга каких-либо значительных изменений не произошло. На графике «ранг/обилие видов» (рис. 11А) кривые по форме занимают промежуточное положение между кривыми, соответствующими моделям логарифмического и лог-нормального распределения, которые отражают сложившуюся и устойчивую структуру доминирования видов по численности. Видовая группировка булавоусых чешуекрылых крупнотравного луга, образовавшегося на месте лесной вырубki, трансформировалась в сторону обеднения и распада в ходе начавшегося самовосстановления ельника. Из состава топической группировки постепенно исчезли редкие и малочисленные виды, которые на графиках рангового распределения первых лет наблюдений формировали характерные «хвосты» кривых доминирования (рис. 11Б). В конце наблюдений форма этих кривых стала изменяться в сторону кривой, соответствующей модели геометрического ряда, которая, как известно, характеризует обедненные сообщества, испытывающие сильную нагрузку под влиянием какого-либо экологического фактора, находящиеся в суровых условиях среды или на определенных стадиях сукцессии. соответствовало логнормальной модели. Уровень сходства видового состава дневных бабочек на данном участке в 1990 и 2006 г. составил 86,8 %, а с учетом численности – 75,3 %. Структура населения булавоусых чешуекрылых на контрольном участке существенных изменений не претерпела. Специфичные болотные виды, по-прежнему составляли его ядро, хотя у отдельных представителей наблюдались колебания численности, как в сторону снижения, так и в сторону увеличения (рис. 12). Совершенно иная картина наблюдалась на втором болотном массиве. За период наблюдений вымерли специфичные гипоарктические виды: *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. angarensis*. Численность других характерных представителей болота, составлявших в начале наблюдений ядро топической группировки, заметно снизилась. В значительном количестве появились адвентивные виды из антропогенных местообитаний. Сходство видового состава булавоусых чешуекрылых на втором болотном участке в 1990 и 2006 г. составило 71,2 %, с учетом численности – 40,3 %, с контрольным

Таблица 7 – Основные типы населения булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

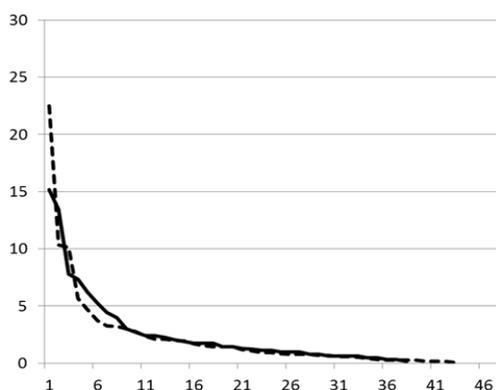
Тип населения	Ландшафтно-зональная приуроченность	Число видов	Повсеместно фоновые виды
Лесные типы			
Сфагновых сосняков	Р: срт, ст, СУ, ПрУ	15–25	<i>Colias palaeno</i> , <i>Callophrys rubi</i> , <i>Plebeius optilete</i> , <i>Boloria aquilonaris</i> , <i>Erebia embla</i> , <i>Oeneis jutta</i> .
Сфагновых лиственничников	ПУ, кст ПрУ	12–27	<i>Pieris napi</i> , <i>Colias palaeno</i> , <i>Clossiana freija</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>E. discoidalis</i> , <i>E. embla</i> , <i>Oeneis jutta</i> , <i>Oe. bore</i> .
Травянистых лиственничников	кст ПрУ	18–35	<i>Plebeius optilete</i> , <i>Clossiana angarensis</i> , <i>Erebia euryale</i> , <i>E. ligea</i> , <i>E. embla</i> , <i>Coenonympha tullia</i> , <i>Oeneis magna</i> , <i>Oe. norna</i> .
Травянистых березняков	Р: ют, срт, ст, кст	11–25	<i>Pieris napi</i> , <i>Leptidea sinapis</i> , <i>Nymphalis antiopa</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>E. euryale</i> ,
	г-л СУ, г-л с ПрУ	13–19	<i>Pieris napi</i> , <i>Clossiana thore</i> , <i>C. titania</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>Erebia euryale</i> ,
	г-л ПУ	25–37	<i>Pieris napi</i> , <i>Polyommatus eros</i> , <i>Clossiana freija</i> , <i>Coenonympha tullia</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>E. euryale</i> .
	пг СУ, пг с ПрУ	18–23	<i>Leptidea sinapis</i> , <i>Lycaena helle</i> , <i>Clossiana thore</i> , <i>C. titania</i> , <i>C. selene</i> , <i>C. euphrosyne</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>E. euryale</i> .
Травянистых осинников	Р: ют, срт, г-л СУ	5–21	<i>Leptidea sinapis</i> , <i>Pieris napi</i> , <i>Gonepteryx rhamni</i> , <i>Nymphalis antiopa</i>
Травянистых ивняков	ютн, кст ПрУ, ПУ, ЗПУ	15–28	<i>Colias palaeno</i> , <i>Clossiana eunomia</i> , <i>C. selene</i> , <i>C. thore</i> , <i>Coenonympha tullia</i> , <i>Erebia jeniseiensis</i> , <i>E. euryale</i> .
Смешанно-крупнотравных лугов	Р: ют, срт, ст, кст	37–58	<i>Pieris napi</i> , <i>Brenthis ino</i> , <i>Clossiana selene</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>E. euryale</i>
	г-л СУ, г-л с ПрУ	25–44	<i>Clossiana euphrosyne</i> , <i>C. thore</i> , <i>C. titania</i> , <i>Brenthis ino</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>E. euryale</i> .
	пг СУ, пг с ПрУ	15–28	<i>Clossiana selene</i> , <i>C. euphrosyne</i> , <i>C. thore</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>E. euryale</i> .
Злаково-разнотравных лугов	Р: ют, срт, ст, кст	11–20	<i>Pieris napi</i> , <i>Clossiana selene</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>E. euryale</i> .
	г-л СУ, г-л с ПрУ	15–25	<i>Pieris napi</i> , <i>Brenthis ino</i> , <i>Clossiana euphrosyne</i> , <i>C. thore</i> , <i>C. selene</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>Erebia euryale</i> .
Нивяниковых лугов	Р: ют, срт, ст, кст	25–55	<i>Lycaena virgaureae</i> , <i>Polyommatus semiargus</i> , <i>P. icarus</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>E. euryale</i> .
	г-л СУ, г-л с ПрУ	15–25	<i>Pieris napi</i> , <i>Polyommatus semiargus</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>E. euryale</i> .
Клеверных лугов	Р: ют, срт, ст, кст	15–35	<i>Polyommatus semiargus</i> , <i>P. icarus</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>E. euryale</i> .
	г-л СУ, г-л с ПрУ	10–20	<i>Polyommatus semiargus</i> , <i>P. icarus</i> , <i>Erebia ligea</i> , <i>E. euryale</i> .
Болотные типы			
Грядово-мочажинных сфагновых болот	Р: ют, срт, ст, кст, лтн, СУ ПрУ, ПУ	15–40	<i>Colias palaeno</i> , <i>Plebeius optilete</i> , <i>Boloria aquilonaris</i> , <i>Clossiana eunomia</i> , <i>C. frigga</i> , <i>C. freija</i> , <i>Erebia embla</i> , <i>Oeneis jutta</i> .

Продолжение таблицы 7

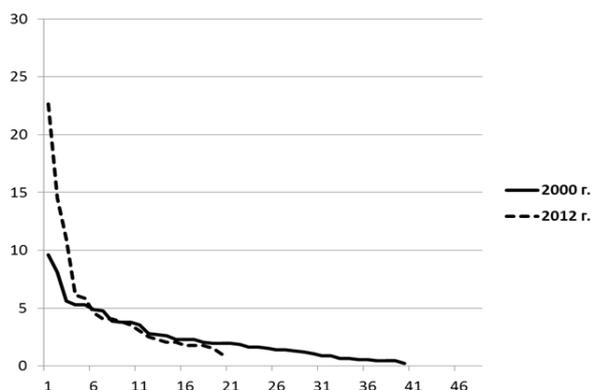
Тип населения	Ландшафтно-зональная приуроченность	Число видов	Повсеместно фоновые виды
Бугристых болот	ютн, ПУ, ЗПУ	15–25	<i>Pieris napi</i> , <i>Colias palaeno</i> , <i>Clossiana eunomia</i> , <i>C. freija</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>E. embla</i> , <i>E. discoidalis</i> , <i>E. rossii</i> <i>Oeneis bore</i> .
Тундровые типы			
Ерниковых мохово-лишайниковых тундр	ютн	15–35	<i>Colias palaeno</i> , <i>Plebeius optilete</i> , <i>Clossiana eunomia</i> , <i>C. freija</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i> , <i>Oeneis bore</i> .
Ерниковых мохово-травянистых тундр	тгн	5–10	<i>Clossiana chariclea</i> , <i>C. improba</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i> .
Ерниковых мохово-травянистых горных тундр	ЗП, ПУ, ПрУ, СУ	10–30	<i>Colias palaeno</i> , <i>Plebeius optilete</i> , <i>Clossiana eunomia</i> , <i>C. freija</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i> , <i>Oeneis bore</i> , <i>Oe. norna</i> .
Ивняковых горных тундр	ЗП, ПУ, ПрУ, СУ	10–20	<i>Clossiana eunomia</i> , <i>C. freija</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i> , <i>Oeneis bore</i> .
Ивняковых мохово-травянистых тундр	ютн	10–25	<i>Erebia disa</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i> , <i>Oeneis bore</i> .
Ивнячковых мохово-травянистых тундр	тгн, П-Х, ЗПУ	5–10	<i>Clossiana chariclea</i> , <i>C. improba</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i> .
Мохово-кустарничковых горных тундр	ЗП, ПУ, ПрУ	10–20	<i>Clossiana eunomia</i> , <i>C. freija</i> , <i>Coenonympha tullia</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>Oeneis norna</i> , <i>Oe. bore</i> .
Мохово-кустарничковых тундр	ютн	5–15	<i>Clossiana eunomia</i> , <i>C. freija</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i> , <i>Oeneis bore</i> .
Луговинных горных тундр	ЗПУ, ПУ	10–25	<i>Colias palaeno</i> , <i>C. hecla</i> , <i>Boloria alaskensis</i> , <i>Clossiana eunomia</i> , <i>C. freija</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>Erebia rossii</i> , <i>Oe. bore</i> .
Каменистых мохово-лишайниковых тундр	ЗП, ПУ, ПрУ, СУ	3–10	<i>Boloria alaskensis</i> , <i>Oeneis melissa</i> , <i>Erebia rossii</i> .

Р – Русская равнина, СУ – Северный Урал, ПрУ – Приполярный Урал, ПУ – Полярный Урал, ЗПУ – Заполярный Урал, П-Х – Пай-Хой, ют – южная тайга, срт – средняя тайга, ст – северная тайга, кст – крайнесеверная тайга, лгн – лесотундра, ютн – южная тундра, тгн – типичная тундра, г-л – горно-лесной пояс, пг – подгольцовый пояс.

участком в 2006 г. оно оказалось на уровне 66,7 % и 46,6 % для качественных и количественных данных соответственно. Уровень инвентаризационного разнообразия булавоусых чешуекрылых повысился. Это может свидетельствовать о снижении биоценотического значения болотных пациентов и о нарастающем влиянии адвентивных видов чешуекрылых. Таким образом, за 16-летний период два изначально сходных сообщества булавоусых чешуекрылых сфагновых болот развивались по совершенно разным сценариям. На болоте, располагающемся вне зоны значительного антропогенного влияния, структура населения и уровень видового разнообразия дневных бабочек значительных изменений не претерпели. На втором болотном участке отмечено повышение инвентаризационного разнообразия видов, но совершенно очевидно, что здесь началась глубокая и уже необратимая трансформа-



А.

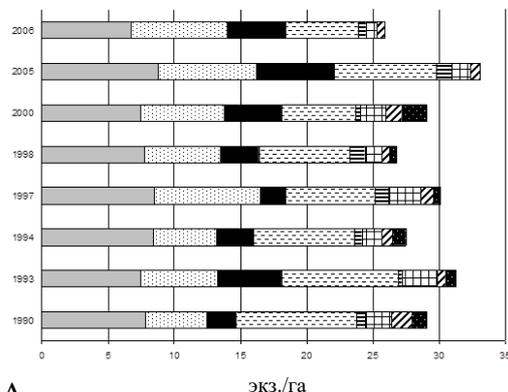


Б.

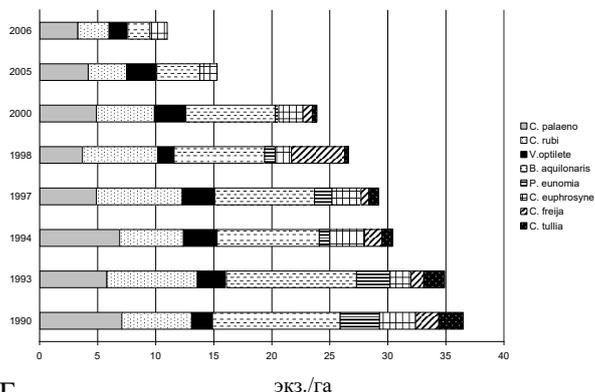
Рисунок 11 – Кривые рангового распределения видов булавоусых чешуекрылых на двух участках смешанно-крупнотравных лугов средней тайги северо-востока Русской равнины в начале и конце периода многолетних наблюдений.

ция характерной (устойчивой во времени и пространстве) для сфагновых болот региона структуры населения булавоусых чешуекрылых.

Проведённые мониторинговые наблюдения на луговых и болотных сообществах в целом подтвердили вывод об устойчивости структуры населения булавоусых чешуекрылых в условиях сохранения состава и структуры фитоценозов в течение длительного периода времени. Сукцессионные изменения в растительных сообществах приводят к трансформации топических группировок Papilionoidea, как в сторону повышения видового разнообразия, так и в сторону их деградации и полного распада.



А.



Б.

Рисунок 12 – Динамика плотности наиболее характерных видов булавоусых чешуекрылых грядово-мочажинных сфагновых болот средней тайги северо-востока Русской равнины.

## 7.2 Фауна и население булавоусых чешуекрылых урбанизированных территорий

Среди антропогенных и преобразованных человеком ландшафтов особое место занимают территории, занятые городской застройкой. Экосистемы, образованные и функционирующие в условиях интенсивной георбанизации, сильно трансформированы или деформированы по сравнению с исходными природными сообществами, являются квазиприродными или искусственными. Исследование городской фауны и населения Papilionoidea представляет практический и академический интерес в области экологии популяций, при выявлении путей и механизмов приспособления видов к условиям среды, резко отличным от естественных. В процессе выполнения программы исследований по теме диссертации были систематизированы и проанализированы накопленные сведения по булавоусым чешуекрылым, обитающим на территории трех самых крупных городов Республики Коми – Сыктывкара, Ухты и Воркуты. Это позволило получить общее представление о путях

формирования и устойчивости населения Papilionoidea в разных природно-климатических условиях и при разных сценариях развития городской среды.

В городской черте Сыктывкара сложились благоприятные условия для длительного и успешного существования многих видов булавоусых чешуекрылых, из 63 зарегистрированных видов более 30 обитают здесь постоянно. В целом можно заключить, что городской ландшафт Сыктывкара предоставляет относительно благоприятные условия для длительного и успешного существования многих видов булавоусых чешуекрылых. Во многих урбоценозах уже наметилась тенденция к образованию группировок видов, отличных от топических комплексов дневных бабочек средней тайги северо-востока Русской равнины. По степени натурализации, т.е. уровню адаптированности к условиям городской среды, более половины видов булавоусых чешуекрылых Сыктывкара являются спорадическими мигрантами, эфемеробионтами, эпекобионтами и лишь четверть видов может считаться коренными или колонобионтами. В г. Ухте отмечено 40 видов булавоусых чешуекрылых, которые заселяют озелененные парковые территории. Виды булавоусых чешуекрылых на территории города распределены диффузно и большей частью случайно без формирования структурно устойчивых топических группировок. Они, в основном, являются эфемеробионтами, в летний период временно проникающими сюда по участкам остаточных негородских экосистем и транспортным зонам из близлежащих загородных местообитаний. По сути, это обедненный вариант ухтинской локальной фауны. Перспективный план развития городской застройки Ухты не позволяет уверенно прогнозировать формирование структурно устойчивых топических группировок булавоусых чешуекрылых в ближайшее десятилетие. Фауна Papilionoidea Воркуты (38 видов) слабо дифференцирована от фауны пригородных территорий. В городской черте булавоусые чешуекрылые заселяют, в основном, остаточные негородские экосистемы, сохраняя биопреферendum, встречаемость и численность, свойственные для загородных условий обитания. Сохраняющийся в настоящее время депрессивный сценарий развития инфраструктуры Воркуты не позволяет прогнозировать в обозримом будущем формирование структурно отличающегося городского населения Papilionoidea, что наблюдается в Сыктывкаре.

### 7.3 Редкие и исчезающие виды, проблемы их охраны и бионадзора

В ряду фундаментальных задач, связанных с проблемой сохранения биоразнообразия и его компонентов в условиях пространственно-временной неоднородности природной среды, стоит изучение популяций редких и сокращающихся в численности видов, современное состояние которых в основном определяется влиянием антропогенной трансформации ландшафтов и природных сообществ. В диссертационной работе представлены результаты анализа состояния численности и встречаемости видов булавоусых чешуекрылых на территории Республики Коми, которая позволила провести ревизию прежних краснокнижных списков и наметить комплекс мероприятий по охране и бионадзору редких и исчезающих видов, вошедших в третье издание республиканской Красной книги (2019). Была проведена оценка риска исчезновения видов булавоусых чешуекрылых в Республике Коми по системе категорий и критериев МСОП (Категории и критерии ..., 2002). Установлено, что состояние численности популяций 81 вида вызывает наименьшие опасения (категория LC), для оценки 19 видов пока недостаточно данных (DD), шесть видов – *Parnassius corybas*, *Argiades glandon aquilo*, *Polyommatus eros taimyrensis*, *Euphydryas iduna*, *Oeneis magna*, *Pyrigus andromedae* – оценены как находящиеся в состоянии близком к угрожаемому (NT), перламутровка *Clossiana tritonia* и южнотиманские популяционные группировки парусника *Driopa mnemosyne* отнесены к категории «Уязвимые», VU, остальные виды не оценивались (табл. 8). Применение критериев и категорий МСОП надо признать действенным методом для оценки состояния природных популяций видов. На их основе была скорректирована экспертная оценка состояния численности видов булавоусых чешуекрылых в природных сообществах республики и составлен список видов для третьего издания Красной книги Республики Коми (2019). В число охраняемых включено восемь видов: *Parnassius phoebus*

Таблица 8 – Число видов и распределение по категориям редкости МСОП булавоусых чешуекрылых Республики Коми

Название семейства	Число видов	Категории				
		VU	NT	DD	LC	NE
Papilionidae	4	1*	1	–	1	1
Pieridae	17	–	–	1	11	5
Lycaenidae	24	–	2	4	15	3
Nymphalidae	44	1	1	5	28	9
Satyridae	32	–	1	7	18	6
Hesperiidae	11	–	1	2	8	–
Всего:	133	2	7	19	81	24

(статус редкости 3), *Driopa mnemosyne* (2), *Agriades glandon aquilo* (3), *Polyommatus eros taimyrensis* (3), *Issoria eugenia* (3), *Clossiana tritonia* (3), *Euphydryas iduna* (3), *Pyrgus andromedae* (3). Еще 31 вид включен в список видов, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и рекомендованных для бионадзора.

### ВЫВОДЫ

1. На территории ЕСВР выявлено 138 видов булавоусых чешуекрылых. Можно обоснованно заключить, что региональная фауна выявлена практически полностью. Уровень 120–125 постоянно обитающих видов и 10–15 регулярных мигрантов, очевидно, близок к максимуму разнообразия Papilionoidea в аркто-бореальных условиях. Это косвенно подтверждается накопленными сведениями о видовом богатстве лепидоптерофаун других секторов Евразии и Северной Америки. Таксономическая структура фауны выглядит достаточно пестрой: шесть семейств, 16 подсемейств, 15 триб, 12 подтриб, 51 род и 40 подродов. Более половины видов принадлежит к семействам Nymphalidae и Satyridae. К этим семействам относятся и самые насыщенные видами роды: *Clossiana* и *Erebia*.

2. Пропорции фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России свидетельствуют о преобладании аллохтонных процессов в ее становлении на фоне сложных изменений природной обстановки в позднеледниковье и голоцене. В таежной зоне она сформировалась под влиянием миграционных потоков атлантического времени из южных температурных рефугиумов, усиленных миграциями европейских видов вдоль волжско-камского коридора. Фауну гипоарктических районов формировал поток сибирских гипоарктических видов суббореального времени.

3. Представленность фаунистического комплекса булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России соответствует уровню представленности в арктических и бореальных регионах многих прогрессивных и процветающих таксонов насекомых. Видовое богатство коренных Papilionoidea северо-востока Русской равнины и северных областей Урала соответствует уровню сибирских и неарктических фаун и заметно превосходит аркто-бореальные фауны Фенноскандии, северо-запада Русской равнины и Дальнего Северо-Востока.

4. Пограничное положение региона между Европой и Сибирью и значительная протяженность в широтном направлении обусловили высокое разнообразие зоогеографического состава фауны Papilionoidea. Тем не менее, фауна булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России складывается в основном из широко распространенных видов. Основу ее ареалогической структуры формируют трансголарктическая, субтрансголарктическая, транспалеарктическая и трансевразийская долготные группы в сочетании с температурно-субтропической, субаркто-температурно-субтропической и температурной широтными группами. Дифференциальную компоненту ареалогической структуры формируют восточно-евро-трансасиатская, урало-трансасиатская, урало-сибирская долготные группы. Вместе с субтрансголарктическими группами видов они обуславливают биогеографическое

своеобразие изучаемого региона как «Сибирь в Европе». Эндемизм региональной фауны булавоусых чешуекрылых выражен крайне слабо и только на подвидовом уровне.

5. Разнообразие и гетерогенность состава и структуры региональной фауны булавоусых чешуекрылых обусловлены положением в составе аркто-бореального экотона Восточной Европы, являются результатом ее поэтапного и разнонаправленного генезиса в позднеледниковье, голоцене и современных природно-климатических условиях. На рубежах Русской равнины и Уральской горной страны, Европы и Азии наложение наборов равнинных и монтанных, западно-..., восточнопалеарктических и субтрансглоарктических 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...) как с запада, так и с востока.

6. Булавоусые чешуекрылые демонстрируют сходство основных закономерностей пространственного варьирования фауны с различными таксономическими группами насекомых и биологического разнообразия в целом – главный тренд таксономического разнообразия *Papilionoidea* на европейском Северо-Востоке России имеет широтную направленность и отягощен равнинно-горной составляющей. Наиболее общей закономерностью является зависимость трендов от температуры. Роль конкретных температурных параметров в определении трендов специфична для таксонов на уровне семейств и родов и определяется особенностями их биологии и экологии. Наиболее общая закономерность, выражающаяся в том, что фактор тепла является ведущим на надвидовом уровне организации биоты, в полной мере распространяется на булавоусых чешуекрылых. Широтный и высотный тренды изменения фауны в первую очередь связаны с ухудшением температурных показателей.

7. Для большинства видов булавоусых чешуекрылых характерна более или менее выраженная приуроченность к определенной зоне растительности. Согласно особенностям зонального распространения в регионе представители надсемейства относятся к 11 зональным группам, которые объединяются в четыре комплекса: арктический, гипоарктический, лесной и интразональный. Зональный характер распределения булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке маскируется приуроченностью большинства видов к интразональным сообществам. Особенно это заметно в таежной зоне, где на плакорах господствуют темнохвойные леса. Зональные черты распространения булавоусых чешуекрылых отчетливее проявляются в тундровой зоне и полосе лесотундры. Здесь существуют специфичные зональные комплексы и топические группировки видов в зональных ландшафтах и природных сообществах. В современных природно-климатических условиях в связи с региональными историческими факторами среди булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России наблюдается значительная доля видов, имеющих реликтовые популяции (эксклавы) за пределами основной области распространения. Такой тип распространения можно назвать зонально-экстразональным.

8. Количественное соотношение видов булавоусых чешуекрылых в природных сообществах европейского Северо-Востока России определяется главным образом составом и структурой растительного покрова. Это обуславливает возможность описания пространственно-типологической структуры населения и выделения конкретных устойчивых синтаксономических единиц (типов населения) данной группы насекомых на локальном и ландшафтно-зональном уровне.

9. Пространственно-типологическая структура населения булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России на зональном градиенте отражает общие закономерности сложения региональной фауны. Это касается не только зональных сообществ, но и населения сукцессионных и интразональных сообществ. Зональная специфика проявляется не только в структуре сообществ, но и в особенностях сезонной динамики населения. В отличие от таежной зоны, где наблюдается резкое изменение фенологических аспектов имаго в течение сезона, население *Papilionoidea* гипоарктических природных сообществ

характеризуется отсутствием выраженной смены комплекса фенологических доминантов. Это связано, прежде всего, с краткостью вегетационного сезона.

10. Видовой состав и структура сообществ булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте в первую очередь определяется их расположением в той или иной подзоне или высотном поясе растительности. В пределах главного тренда прослеживается прямая зависимость от изменения растительности. Тенденции изменения разнообразия резко различаются в зональных и экстразональных сообществах. На динамике изменения разнообразия зональных топических группировок отражаются региональные особенности, тогда как разнообразие интразональных группировок характеризуется относительной независимостью от этого фактора.

11. Для гипоарктической зоны европейского Северо-Востока России характерна значительная региональная специфика населения булавоусых чешуекрылых. Особенности выражаются в большом удельном весе в структуре населения не арктических элементов, доля которых обычно превышает процент арктических (в широком смысле) видов, а также в высоком участии «сибирских» видов в сложении зональных и интразональных группировок. Это связано с краевым положением восточноевропейского сектора Гипоарктики по отношению к сибирскому ядру и молодостью его фауны.

12. Нивелированию зональных различий в территориальном размещении и пространственно-типологической структуре населения булавоусых чешуекрылых в настоящее время способствует активный процесс антропогенной трансформации природных сообществ и ландшафтов региона. Этот фактор значительно расширяет спектр и площади местообитаний интразональных и лесных видов на таежных и тундровых водоразделах, способствует активному освоению ими новых территорий и в итоге нивелирует различия в их хорологии. Арктические (в широком смысле) чешуекрылые с относительно узкой экологической амплитудой, наоборот, склонны к снижению своей представленности в зональных сообществах в условиях значительной антропогенной нагрузки на их местообитания. Это выражается не только в сокращении численности популяций, но и в понижении их относительного обилия в топических группировках. В общем, можно прогнозировать, что эколого-хорологические отношения булавоусых чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины и в северных областях Урала в дальнейшем практически полностью будут определяться антропогенным влиянием на природные сообщества и ландшафты.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Татаринев, А. Г. К познанию внутривидовой изменчивости бархатницы *Erebia euryale* Esp. (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России / А. Г. Татаринев, М. М. Долгин // Энтомологическое обозрение. – 1999. – Т. 78, вып. 1. – С. 155–162.
2. Чернов, Ю. И. Дневные бабочки в фауне Арктики / Ю. И. Чернов, А. Г. Татаринев // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, № 10. – С. 1205–1229.
3. Татаринев, А. Г. К познанию жизненного цикла и преимагинальных стадий развития бархатницы *Lasiommata petropolitana* (Fabricius, 1787) (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России / А. Г. Татаринев, О. И. Кулакова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2008. – Т. 113, вып. 2. – С. 68–70.
4. Кулакова, О. И. К познанию географической изменчивости сатириды *Oeneis jutta* (Hubner, [1806]) (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России / О. И. Кулакова, А. Г. Татаринев // Энтомологическое обозрение. – 2011. – Т. 90, вып. 2. – С. 278–294.
5. Татаринев, А. Г. Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) на северо-востоке Русской равнины / А. Г. Татаринев // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, № 8. – С. 937–949.
6. Порошин, Е. А. Виды Красной книги и лесопользование. Часть 1. Процедура составления списка редких и исчезающих видов и выявления их местообитания / Е. А. Порошин, С.

- К. Кочанов, А. Г. Татаринев, А. Н. Клочихин, Р. В. Михеев // Известия Самарского научного центра. – 2012. – Т. 14, № 5 (ч. 1). – С. 78–82.
7. Порошин, Е. А. Виды Красной книги и лесопользование. Часть 2. Практические мероприятия по сохранению редких и исчезающих видов / Е. А. Порошин, С. К. Кочанов, А. Г. Татаринев, А. Н. Клочихин, Р. В. Михеев // Известия Самарского научного центра. – 2012. – Т. 14, № 5 (ч. 1). – С. 83–86.
  8. Татаринев, А. Г. К вопросу о географической изменчивости чернушки *Erebia euryale* (Esper [1805]) (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Севере России / А. Г. Татаринев, О. И. Кулакова // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92, № 6. – С. 664–681.
  9. Татаринев, А. Г. Структура и пространственная организация фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Урала / А. Г. Татаринев, П. Ю. Горбунов // Зоологический журнал – 2014. – Т. 93, № 1. – С. 108–128.
  10. Дегтева, С. В. Особо охраняемые природные территории Полярного Урала: современное состояние и перспективы развития / С. В. Дегтева, Е. Е. Кулюгина, Е. Н. Патова, В. И. Пономарев, М. В. Дулин, Г. В. Железнова, А. А. Колесникова, С.К. Кочанов, А. В. Пастухов, С. Н. Плюснин, Т. Н. Пыстина, Н. П. Селиванова, А. Г. Татаринев, Л. В. Тетерюк // Известия Коми НЦ УрО РАН. Проблемы Арктики. – 2015. – № 3. С. 24–34.
  11. Татаринев, А. Г. Первый опыт оценки риска исчезновения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) по системе критериев и категорий Международного союза охраны природы на территории Республики Коми / А. Г. Татаринев, О. И. Кулакова // Теоретическая и прикладная экология. – 2016. – № 1. – С. 54–61.
  12. Захарова, Е. М. Хроногеографический подход к анализу изменчивости бициклического вида *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) на Урале / Е. М. Захарова, А. Г. Татаринев // Сибирский экологический журнал. – 2016. – № 3. – С. 322–332.
  13. Пестов, С. В. Структура населения наземных беспозвоночных луговых экосистем южной тайги / С. В. Пестов, Е. А. Демина, О. И. Кулакова, А. Г. Татаринев, А. В. Мазеева // Теоретическая и прикладная экология. – 2017. – № 4. – С. 82–91.
  14. Татаринев А. Г. Многолетние изменения структуры населения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) разнотравного луга / А. Г. Татаринев, О. И. Кулакова // Теоретическая и прикладная экология. – 2018. – №1. – С. 42–50.
  15. Рожнов, В. В. Ревизия биоразнообразия крупного арктического региона как основа его мониторинга и охраны в условиях активного хозяйственного освоения (Ненецкий автономный округ, Россия) / В. В. Рожнов, И. А. Лавриненко, В. Ю. Разживин, О. Л. Макарова, О. В. Лавриненко, В. В. Ануфриев, А. Б. Бабенко, М. С. Бизин, П. М. Глазов, С. В. Горячкин, А. А. Колесникова, Н. В. Матвеева, С. В. Пестов, В. В. Петровский, О. Б. Покровская, А. В. Танасевич, А. Г. Татаринев // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – Т. 4, вып. 2. – С. 1–28.
  16. Кулакова, О. И. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Rhopalocera) урбанизированных территорий Республики Коми / О. И. Кулакова, А. Г. Татаринев // Евразийский энтомологический журнал. – 2019. – Т. 18, вып. 6. – С. 414–425.

#### Научные монографии

17. Татаринев, А. Г. Булавоусые чешуекрылые / А. Г. Татаринев, М. М. Долгин – СПб: Наука, 1999. – 183 с. – (Фауна европейского Северо-Востока России. – Т. VII, ч. 1).
18. Татаринев, А. Г. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России / А. Г. Татаринев, М. М. Долгин – СПб: Наука, 2001. – 244 с.
19. Татаринев, А. Г. География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России. – СПб: Наука, 2016. – 250 с.
20. Татаринев, А. Г. Высшие чешуекрылые Печоро-Илычского заповедника и национального парка «Югыд ва». / А. Г. Татаринев, О. И. Кулакова. – Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2018. – 156 с.

21. Татаринов, А. Г. Русская номенклатура европейская северо-востока России: дневные чешуекрылые, стрекозы, прямокрылые / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова. – Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2019. – 136 с.

#### Учебные пособия

22. Татаринов, А. Г. Определитель дневных бабочек Республики Коми: Учебное пособие для вузов / А. Г. Татаринов, М. М. Долгин. Рецензенты: Зоологический музей МГУ, д.б.н. Н. Б. Никитский, Коми государственный педагогический институт к.б.н., доцент Л. П. Крылова – Сыктывкар, 1999. – 104 с.
23. Татаринов, А. Г. Видовое разнообразие и методы его оценки: Учебное пособие для вузов / А. Г. Татаринов, М. М. Долгин. Рецензенты: Зоологический Музей МГУ, д.б.н. Н. Б. Никитский, каф. экологии Сыктывкарского государственного университета д.б.н. В. Г. Зайнуллин – Сыктывкар, 2010. – 44 с.

#### Публикации в прочих изданиях

24. Татаринов, А. Г. Заметки об изменчивости и биологии тундровой бархатницы *Oeneis bore* Hbn. (Lepidoptera, Satyridae) на Полярном Урале / А. Г. Татаринов // Русский энтомологический журнал. – 1998. – Т. 7, вып. 1–2. – С. 71–75.
25. Татаринов, А. Г. К характеристике видового разнообразия дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) национального парка «Югыд ва» / А. Г. Татаринов // Беспозвоночные европейского Северо-Востока. – Сыктывкар, 1999. – С. 45–53.
26. Татаринов, А. Г. К характеристике видового разнообразия дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) Печоро-Илычского заповедника / А. Г. Татаринов // Беспозвоночные европейского Северо-Востока. – Сыктывкар, 1999. – С. 54–64.
27. Татаринов, А. Г. Анализ биологического разнообразия булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) европейского Северо-Востока России / А. Г. Татаринов, М. М. Долгин // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. – М., 2000. – С. 306–313.
28. Татаринов, А. Г. Сравнительный анализ зональных и локальных фаун булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) европейского Северо-Востока России / А. Г. Татаринов // Фауна и экология беспозвоночных животных европейского Северо-Востока России. – Сыктывкар, 2001. – С. 20–30. – (Труды Коми научного центра УрО РАН. – № 166).
29. Кулакова О. И., К познанию фенотипической изменчивости чернушки *E. rossii* на Полярном Урале / О. И. Кулакова, А. Г. Татаринов // Вестник Поморского университета. Сер. «Естественные и точные науки». – 2005. – Т. 7, № 2. – С. 70–78.
30. Татаринов, А. Г. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) европейского севера России: верхнее течение р. Шапкина / А. Г. Татаринов, О.И. Кулакова / А. Г. Татаринов // Вестник Поморского университета. Сер. «Естественные и точные науки». – 2007. – № 1 (11). – С. 70–78.
31. Татаринов, А. Г. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) европейского севера России: нижнее течение р. Хальмер-Ю / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Беспозвоночные европейского Северо-Востока России. – Сыктывкар, 2007. – С. 256–265. – (Труды Коми научного центра УрО РАН. – № 183).
32. Татаринов, А. Г. Наземные беспозвоночные. Булавоусые чешуекрылые, жалоносные перепончатокрылые, стрекозы / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала. – Сыктывкар, 2007. – С. 169–181.
33. Кулакова О. И. Наземные насекомые в системе биологических связей восточноевропейской Субарктики / О. И. Кулакова, А. Г. Татаринов // Север: арктический вектор социально-экологических исследований. – Сыктывкар, 2008. – С. 281–289.
34. Татаринов, А. Г. Разнообразие фауны и географическое распределение дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Rhopalocera) восточноевропейского сектора Субарктики / А. Г. Татаринов // Разнообразие и пространственно-экологическая организация животного

- населения европейского Северо-Востока. – Сыктывкар, 2008. – С. 196–205. – (Труды Коми научного центра УрО РАН. – № 184).
35. Татаринов А. Г. Многолетняя динамика структуры населения булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea, Hesperioidea) сфагнового болота / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Теоретическая и прикладная экология. – 2009. – № 2. – С. 66–74.
  36. Татаринов, А. Г. Обзор трофических связей булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Питание и пищевые цепи в сообществах животных на европейском Севере. – Сыктывкар, 2009. – С. 66–81. – (Труды Коми научного центра УрО РАН. – № 185).
  37. Татаринов, А. Г. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) европейского севера России: Хибинь / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Вестник Поморского университета. Серия «Естественные и точные науки». – 2009. – № 1. – С. 68–76.
  38. Татаринов, А. Г. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) европейского севера России: Падимейские озера / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Вестник Поморского университета. Серия «Естественные и точные науки». – 2010. – № 1. – С. 72–80.
  39. Татаринов, А. Г. Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) в северных областях Уральского хребта / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Вестник Поморского университета. Серия «Естественные и точные науки». – 2010. – № 3. – С. 86–89.
  40. Татаринов, А. Г. Фауна булавоусых чешуекрылых и стрекоз / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 5. Природные комплексы заказника «Хребтовый». – Сыктывкар, 2010. – С. 78–83.
  41. Татаринов, А. Г. Эколого-географические особенности, биология и проблемы охраны парусника *Parnassius corybas* Fischer de Waldhaim (*phoebus* auct. nec (Fabricius, 1793)) (Lepidoptera: Papilionidae) на Урале / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Эверсманния. – 2013. – № 33. – С. 35–40.
  42. Татаринов, А. Г. Массовое размножение многоцветницы *Nymphalis xanthomelas* ([Denis et Schiffermüller], 1775) (Lepidoptera: Nymphalidae) на европейском Северо-Востоке России / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Эверсманния. – 2013. – № 36. – С. 47–48.
  43. Tatarinov, A. G. Notes sur la variabilité et l'écologie d'*Oeneis magna* Graeser, 1888, dans le nord-est de l'Europe (Lepidoptera Nymphalinae Satyrinae) / A. G. Tatarinov, O. I. Koulakova // Alexanor. – 2012 (2014). – № 25 (7). – P. 393–400.
  44. Татаринов, А. Г. Особенности зонально-поясного распределения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) в северных областях Урала / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2015. – № 5 (193). – С. 22–25.
  45. Татаринов, А. Г. Высшие чешуекрылые (Lepidoptera: Rhopalocera, Macroheterocera) Печоро-Ильчского заповедника / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова, А. А. Медведев // Труды Печоро-Идычского заповедника. – Сыктывкар, 2015. – Вып. 17. – С. 165–167.
  46. Татаринов, А. Г. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) европейского Севера России: верхнее течение реки Кары / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2017. – №1 (199). – С. 36–43.
  47. Макарова, О. Л. Фауна Восточно-Европейских тундр: вклад «сибирских» видов / О. Л. Макарова, В. В. Ануфриев, А. Б. Бабенко, М. С. Бизин, П. М. Глазов, А. А. Колесникова, Ю. М. Марусик, А. Г. Татаринов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. – 2019. – № 1. – С. 59–71.