

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ФЕДЕРАЛЬНОГО
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ЦЕНТРА
«КОМИ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ
АКАДЕМИИ НАУК»

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)

03.02.05 – Энтомология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:

доктор биологических наук
Долгин Модест Михайлович

Сыктывкар – 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

ТОМ I

Введение.....	4
Глава 1 История эколого-географических исследований булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России.....	12
Глава 2 Район, материал и методы исследований.....	16
2.1 Границы и природно-климатические условия района исследований.....	16
2.1.1 Русская равнина.....	16
2.1.2 Острова Баренцева моря.....	26
2.1.3 Уральская горная страна.....	28
2.2 Природный процесс на европейском Северо-Востоке России в позднем плейстоцене и голоцене.....	36
2.3 Общая характеристика материала. Основные понятия, методы полевых исследований.....	45
2.4 Методы анализа данных и представления результатов.....	51
Глава 3 Общая характеристика фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.....	61
3.1 Видовой состав, таксономическая структура фауны.....	61
3.2 Ареалогическая структура фауны.....	77
3.2.1 Основные принципы типизации и системы номенклатуры ареалов.....	77
3.2.2 Типизация видов по долготному распространению.....	83
3.2.3 Типизация видов по широтному распространению.....	92
3.2.4 Типы видовых ареалов.....	101
3.3 Положение европейского Северо-Востока России в системе аркто-бореальных фаун булавоусых чешуекрылых Евразии и Северной Америки (связи фаун).....	105
Глава 4 Пространственное варьирование таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.....	111
4.1 Показатели разнообразия локальных фаун.....	112
4.2 Факторы, влияющие на пространственную дифференциацию локальных фаун..	122
4.3 Фаунистические комплексы, районирование территории.....	137
Глава 5 Ландшафтно-зональная организация фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.....	144
5.1 Ландшафтная и региональная активность видов.....	146
5.2 Ландшафтно-зональная структура фауны.....	159
5.3 Зональные фауны.....	178
5.4 Особенности распределения видов в связи с вертикальной и зональной дифференциацией Урала, поясные фауны.....	192
Глава 6 Пространственно-типологическая структура населения булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.....	206
6.1 Структура и разнообразие топических группировок видов.....	227
6.1.1 Видовые группировки лесных местообитаний.....	228
6.1.2 Видовые группировки луговых местообитаний.....	254
6.1.3 Видовые группировки болотных местообитаний.....	274
6.1.4 Видовые группировки тундровых местообитаний.....	281
6.2 Пространственная дифференциация топических группировок и типы населения булавоусых чешуекрылых.....	290
Глава 7 Фауна и население булавоусых чешуекрылых в условиях антропогенной трансформации ландшафтов и природных сообществ европейского Северо-Востока России.....	298

7.1 Многолетняя динамика населения булавоусых чешуекрылых в природных сообществах.....	298
7.2 Фауна и население булавоусых чешуекрылых урбанизированных территорий...	314
7.3 Редкие и исчезающие виды, проблемы их охраны и бионадзора.....	331
Выводы.....	341
Литература.....	345

ТОМ II

Приложение 1 Локальные фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.....	383
Приложение 2 Аннотированный список булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.....	394
Приложение 3 Состав и номенклатура ареальных групп видов булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России	433
Приложение 4 Видовой состав аркто-бореальных фаун булавоусых чешуекрылых различных географических секторов Евразии и Северной Америки.....	449
Приложение 5 Карты-схемы распространения и представленности булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России.....	464
Приложение 6 Изменение региональной активности видов булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте европейского Северо-Востока России.....	501
Приложение 7 Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России.....	528
Приложение 8 Состав, показатели обилия и разнообразия видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.....	549
Приложение 9 Перечень (список) видов булавоусых чешуекрылых, включенных в Красную книгу Республики Коми.....	603

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; Рожнов и др., 2019).

Актуальность исследований пространственного варьирования биологического разнообразия в разных пространственно-таксономических масштабах сомнений не вызывает. Тем не менее, работ данного направления 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 α -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 булавоусых чешуекрылых (Nieukerken et al., 2011), объединяемых в 7–10 семейств. В разной степени они представлены практически во всех климатических зонах, высотных поясах и природных сообществах от экватора до арктических и субантарктических широт. Булавоусых чешуекрылых отличает выраженная ландшафтная и биотопическая приуроченность видов, разнообразие экологических и фауногенетических связей. Высокий миграционный 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 (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 крупномасштабных экологических исследований. Изучаемый 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.

История изучения на ЕСВР избранной таксономической группы – булавоусых чешуекрылых – насчитывает более 150 лет, и к настоящему времени региональная фауна выявлена с исчерпывающей полнотой. Для определения роли исторических факторов в пространственной дифференциации современной фауны *Papilionoidea* 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 авто-

номного 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-Ильчского заповедника» (Татаринов и др., 2013), «Насекомые Печоро-Ильчского 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-Ильчский заповедник» (Татаринов, 2000), «Национальный парк "Югыд ва"» (Татаринов, 2001а), «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 местообитаний 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 булавоусых 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 дис-

сертационной 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.), «Разнообразие 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, ценоотическое и экосистемное разнообразие ландшафтов территории объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми».

Благодарности. Выражаю благодарность д.б.н., проф. М.М. Долгину, многие годы являющемуся бессменным руководителем и наставником в моей научно-исследовательской деятельности. Хочу высказать искреннюю признательность академику Ю.И. Чернову, к.б.н. О.Л. Макаровой, д.б.н. А.Б. Бабенко, к.б.н. О.А. Хруле-

вой 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-Ильчский 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).

ИСТОРИЯ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ БУЛАВОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

История изучения лепидоптерофауны ЕСВР насчитывает более 150 лет и может быть подразделена на три основных периода. Временной интервал с середины 19 в. до середины 20 в. можно обозначить как период отрывочных находок и неясных указаний. Вероятно, одними из первых коллекторов чешуекрылых в регионе были Э.К. Гофман и Ф. Брант во время знаменитой Северо-Уральской экспедиции Русского географического общества 1847–1850 гг. на Северный, Приполярный, Полярный Урал и Пай-Хой. На их материале, в частности, Э. Менетрие в 1859 г. описал подвидовую форму парусника *Parnassius phoebus uralensis*.

Более конкретные сведения о булавоусых чешуекрылых северо-восточной Европы стали поступать в первом десятилетии 20 в. Летом 1903 г. на северном побережье п-ова Канин проводил сборы Б.Р. Поппиус (Poppius, 1906). Из-за неблагоприятных погодных условий ему удалось обнаружить здесь лишь четыре вида: чернушек *Erebia euryale*, *E. pandrose*, репейницу *Vanessa cardui* и какую-то не определенную перламутровку. Годом раньше, в 1902 г. в южной части п-ова Б.М. Житков (1904) собрал небольшую энтомологическую коллекцию, в которой были три вида дневных чешуекрылых, позже определенные С.С. Четвериковым, как (в современной интерпретации) перламутровка *Boloria aquilonaris*, голубянки *Plebeius idas* и *Aricia artaxerxes*.

В 1904–1909 гг. известным исследователем Печорского края А.В. Журавским во время комплексных географических экспедиций в Большеземельскую тундру, на Приполярный, Полярный Урал и в Приуралье проводились сборы и наблюдения булавоусых чешуекрылых. Однако, в авторских работах (Журавский, 1908, 1909а) они упоминаются в основном на уровне родов. Так, во время путешествия по р. Колве в Большеземельской тундре в 1907–1908 гг. исследователь пишет о массовом скоплении у воды каких-то белянок (вероятно, *Pieris napi* или мигрирующих *Aporia crataegi*), большом количестве в луговых местообитаниях двух видов р. *Erebia*, какой-то желтушки, перламутровок, голубянок, но конкретно называет лишь нимфалид *Vanessa cardui*, *Nymphalis antiopa*. Небольшие лепидоптерологические материалы в Большеземельской тундре и на Югорском п-ове были собраны ветеринарным врачом С.В. Карцелли в 1908–1909 гг. Из статьи Н.Я. Кузнецова (1925) следует, что именно в это время сделаны первые интересные находки на ЕСВР таких видов, как перламутровки *Clossiana angarensis*, *Issoria eugenia*, чернушки *Erebia discoidalis*, *E. edda*. Нахождение здесь перламутровки *I. eugenia* упоминается в специальной работе о распространении данного вида (Кириченко, 1908).

В 1909 г. в бассейне р. Кары на Полярном Урале работала экспедиция, организованная предпринимателями братьями Кузнецовыми, в состав которой входил известный колеоптеролог Ф.А. Зайцев. Благодаря его попутным сборам булавоусых чешуекрылых в регионе впервые были обнаружены белянка *Pontia callidice*, перламутровки *Clossiana polaris*, *C. chariclea*, *C. improba*, сатириды *Erebia rossii*, *E. fasciata*, *Oeneis melissa* (Кузнецов, 1925).

Л.К. Круликовский в статье по бывшей Вологодской губернии (1909) указал 44 вида булавоусых чешуекрылых, найденных в окрестностях населенных пунктов Котлас и Опарино, которые находятся на юго-западе изучаемого региона. А.Н. Толмачев в своем отчете об экспедиции 1925 г. на севере о. Колгуев привел сведения о встречах здесь одной «Argynnis», двух «Satyriden» и одной «Colias sp.», отметив попутно, что бабочки были немногочисленны (Болотов, 2011). Н.Я. Кузнецов (1925) упомянул о сомнительной находке на Колгуеве одного экземпляра чернушки *Erebia rossii*.

В работе Г. Ребеля (Rebel, 1923) для арх. Новая Земля указываются три вида дневных чешуекрылых: желтушка *Colias nastes* и перламутровки *Clossiana chariclea*, *C. improba*, собранные в конце 19 в. Н.Я. Кузнецов (1925) этот краткий список дополняет еще одним видом – перламутровкой *Clossiana polaris*.

Отдельной строкой надо выделить вышедшие в данный период работы А.В. Журавского (1909б), Н.Я. Кузнецова (1925, 1935, 1938) и В.Ю. Фридолина (1935), в которых, в том числе и на материалах по булавоусым чешуекрылым, охарактеризовано ландшафтно-зональное и зоогеографическое своеобразие северо-востока Русской равнины и северных областей Уральского хребта.

В фондах Коми республиканского краеведческого музея в г. Сыктывкаре долгое время хранилась энтомологическая коллекция, собранная в 1909–1919 гг. местным энтузиастом М.М. Ляпуновым. Она содержала около 150 видов чешуекрылых, но, к сожалению, была безвозвратно утеряна вместе с документацией на нее.

За начало второго периода в истории изучения булавоусых чешуекрылых ЕСВР можно взять 1950-е гг. Он продолжался до начала 2000 гг. и обозначен нами как период накопления и систематизации фаунистических материалов. В 1953 г. под редакцией Н.А. Остроумова вышла сводка «Производительные силы Коми АССР. Животный мир», которая содержала список из 43 видов булавоусых чешуекрылых, собранных К.Ф. Седых и сотрудниками Коми филиала АН СССР Т.С. Остроушко, Е.Н. Габовой, Л.М. Купчиковой и Э.И. Поповой на территории республики. Основная заслуга в изучении региональной энтомофауны в данный период принадлежит, конечно, К.Ф. Седых, который дневным бабочкам всегда уделял особое внимание. Результаты своих исследований он опубликовал в

ряде научных статей (Седых, Седых, 1959; Седых, 1962, 1968, 1970, 1972, 1976, 1979) и монографии «Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные» (1974), в которой содержатся сведения о 119 видах Papilionoidea. Позже этот список был увеличен до 127 видов (Седых, 1977). Позже автором диссертационной работы совместно с М.М. Долгиным был опубликован обзор фауны булавоусых чешуекрылых, содержащий сведения о распространении и особенностях экологии 132 видов булавоусых чешуекрылых (Татаринов, Долгин, 1999a).

В рассматриваемый период появилось много новых сведений по булавоусым чешуекрылым северных областей Урала. Здесь, прежде всего, надо отметить работы В.Н. Ольшванга, Ю.Н. Баранчикова, П.Ю. Горбунова (Баранчиков, Ольшванг, 1979; Баранчиков, 1980; Ольшванг, Баранчиков, 1981, 1982; Горбунов, Ольшванг, 1991, 1993, 1997), благодаря которым сформировалось общее представление о фауне Papilionoidea горной страны.

Сведения о булавоусых чешуекрылых ЕСВР содержатся фаунистических обзорах и каталогах по Европе, Уралу и Сибири (Higgins, Riley, 1993; Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Коршунов, Горбунов, 1995; Karsholt, Razowski, 1996; Tuzov et al., 1997, 2000; Коршунов, 1996, 2000, 2002; Roine, 2000; Gorbunov, 2001; Tolman, 2001; Моргун, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003, 2007; Tshikolovets, 2003, 2011; Плющ и др., 2005; Львовский, Моргун, 2007; и др.).

В последние 15–20 лет, которые можно обозначить как третий, эколого-географический этап исследований, основное внимание уделяется выявлению закономерностей ландшафтно-зонального распределения видов, трендов пространственного варьирования таксономического разнообразия, углубленному изучению богатства и структуры локальных фаун булавоусых чешуекрылых. Особое место занимает направление, связанное с описанием пространственно-типологической структуры населения Papilionoidea. Развитие геозоологического направления в отечественной лепидоптерологии началось еще в середине 20 в. во многом благодаря работам Ю.П. Коршунова (1959, 1962, 1966, 1969, 1971, 1972, 1974, 1978, 1985) и А.И. Куренцова (1965, 1967, 1974). Большой импульс оно получило после внедрения в практику полевых работ лепидоптерологов методик визуальных количественных учетов видов булавоусых чешуекрылых в природных сообществах (Yamamoto, 1975; Pollard, 1977; Кузякин, Мазин, 1984; Pollard, Yates, 1993; Малков, 1985, 1994). В 90-х – первом десятилетии 2000 гг. с использованием количественных методов достаточно широко проводились работы по выявлению пространственно-типологической структуры населения Papilionoidea в сибирских и дальневосточных регионах (Малков и др., 1994; Малков, Малков, 1996; Бондаренко и др., 1998, 1999; Мартыненко, 2004; Бондаренко, 2005; Сасова, 2008), Восточной Фенноскандии (Горбач, 2013), на северо-западе Русской равнины (Болотов, 2003, 2006). Автором диссертации совместно с

коллегами из Института биологии Коми НЦ УрО РАН были подробно описаны состав, структура и пространственная дифференциация топических группировок булавоусых чешуекрылых таежных и тундровых ландшафтных провинций северо-востока Русской равнины и северных областей Урала (Татаринов, Долгин, 2001; Татаринов, Кулакова, 2007*а,б*, 2010*а,б*, 2017; Кулакова, Татаринов, 2008; Татаринов, 2012, 2016; и др.), городской среды (Кулакова, Татаринов, 2019), а также особо охраняемых природных территорий (Кадастр..., 2014), в том числе и крупнейших в Европе Печоро-Илычского заповедника и национального парка «Югыд ва» (Татаринов, 1999*а,б*; Татаринов и др., 2015; Татаринов, Кулакова, 2018*а*).

Перспективы дальнейшего исследования булавоусых чешуекрылых на ЕСВР связаны с углубленным изучением вопросов популяционной экологии, внутривидовой изменчивости и филогеографии, биологии преимагинальных стадий развития видов, с организацией постоянных наблюдений за многолетней динамикой численности и структуры населения *Parilionoidea* в условиях меняющегося климата и антропогенной трансформации природных ландшафтов и сообществ аркто-бореального региона.

РАЙОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Границы и природно-климатические условия района исследований

Территория, в рамках которой обсуждается заявленная тема исследований, находится на северо-востоке Русской (Восточно-Европейской) равнины, ориентировочно к востоку от 44 меридиана и к северу от 59 параллели, на прилегающих о-вах Баренцева моря и в северных областях Уральской горной страны (рис. 1). 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-запад Кировской области. Урал разделяют границы Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского автономных округов, Пермского края и Свердловской области. Общая площадь изучаемого региона около 600 тыс. км², что в 1,5 раза превышает площадь, например, такой крупной страны Северной Европы как Финляндия.

2.1.1 Русская равнина

Рельеф. В рельефе Русской равнины преобладают низменные пространства, которые разделяются возвышенностями – Северными Увалами и Тиманским кряжем. Тиманский кряж тянется от Чешской губы в направлении север-северо-запад – восток-юго-восток и служит водоразделом речных бассейнов Мезени, Вычегды и Печоры. Это сильно разрушенное горное сооружение, коренные породы которого в настоящее время частично или полностью перекрыты четвертичными отложениями, создающими в общем однообразную равнинную или увалистую поверхность. Широко распространены карстовые формы рельефа. В местах выхода коренных пород наблюдаются повышенные и относительно расчлененные участки: Четлаский Камень (463 м над ур. м.), Верхне-Вымская гряда (353 м), Очпарма (324 м), Жежимпарма (312 м).

К юго-западу от Тимана располагается древняя часть Русской платформы, которую называют Западным Притиманьем. Это восточная окраина Двинско-Мезенской низменности, южная половина которой иногда выделяется под названием Сысольско-Камско-Вычегодской равнины, северная – как Мезенско-Вычегодская равнина.

Южную границу Двинско-Мезенской низменности и соответственно рассматриваемого региона очерчивают Северные Увалы. Они представляют собой полого-холмистую возвышенность (максимальная высота 293 м над ур. м., Исакова гора), местами сильно заболоченную, с выходами коренных пород на наиболее возвышенных участках. Северные Увалы образуют Камско-Вычегодский (Волжско-Северодвинский) водораздел.

Между Тиманским кряжем и Уральским хребтом лежит Печорская низменность,

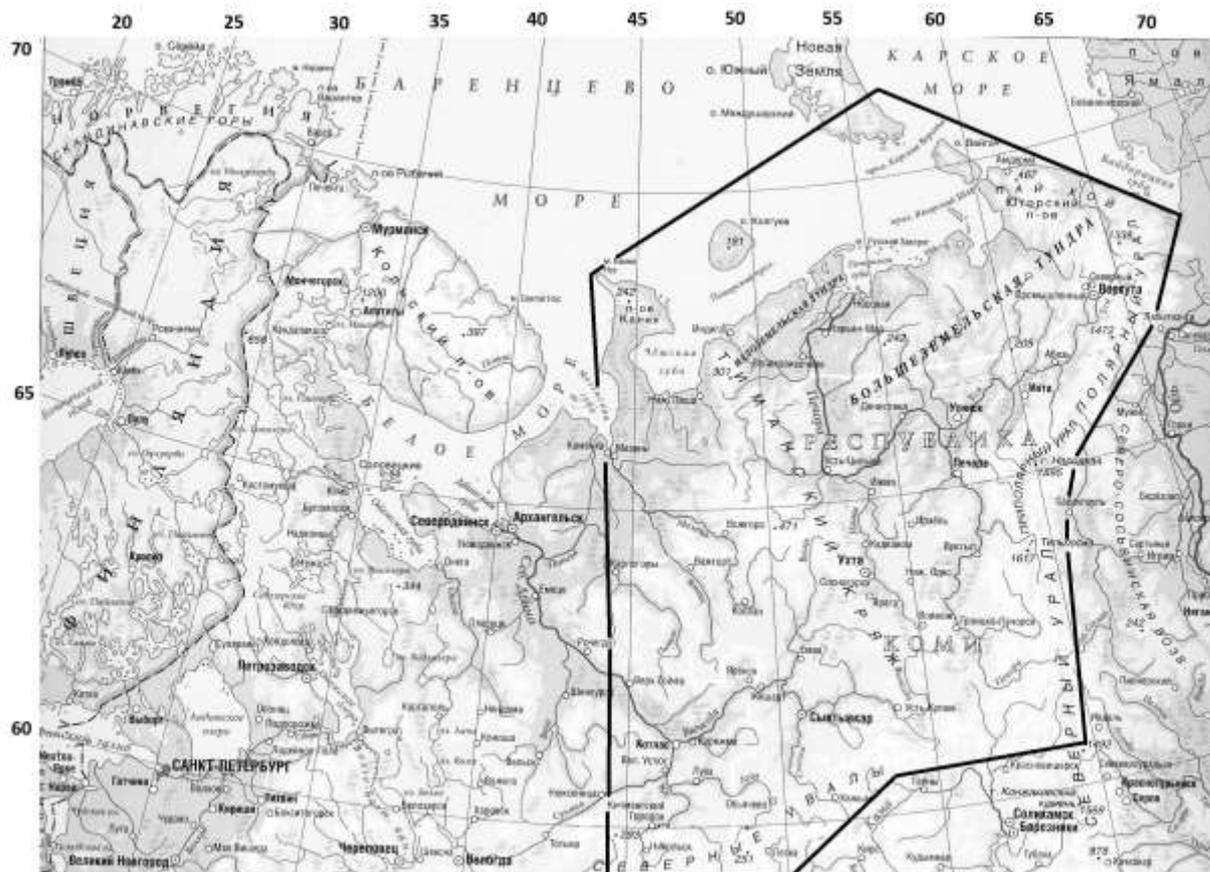


Рисунок 1 – Географическое положение и принятые в работе границы европейского Северо-Востока России.

простирающаяся до Баренцева моря. В рельефе ее северной половины, исторически известной как Малоземельская и Большеземельская тундры, преобладают моренные равнины с невысокими сглаженными грядами-мусорами. Южнее широтного отрезка среднего течения р. Печоры лежит Южнопечорская равнина. Восточную окраину Русской равнины именуют Приуральем (Варсанюфьева, 1960*а,б*; Атлас..., 1964; Зубов, 1965; Чикишев, 1968).

Полуостров Канин, вытянутый в меридиональном направлении на 200 км, отделяет северную часть Белого моря от Чешской губы Баренцева моря. Северную расширенную оконечность с северо-запада на юго-восток от мыса Канин Нос до мыса Микулкин пересекает платообразный кряж Канин Камень (устар. Тиунский) с максимальной высотой 242 м над ур. м. Он является частью древней и некогда единой с Тиманом гористой системы, которая после подъема уровня моря в голоцене оказалась разделенной водами Чешской губы на два кряжа. Остальная часть п-ова представляет собой сильно заболоченную равнину с отдельными, стоящими особняком моренными холмами высотой до 80 м. (сопки Вострая, Кийская, Норинская, Моховая и др.). На значительном пространстве прибрежной зоны отчетливо выражены песчаные и глинистые террасы, возвышающиеся от 6 до 20 м.

Таблица 1 – Схема ландшафтно-зонального деления европейского Северо-Востока России

Физико-географический пояс, подпояс	Зона, подзона, полоса растительности	Ландшафтные страны, области, провинции	
		Русская равнина	о-ва Баренцева моря, Уральская горная страна
Арктический пояс	Арктическая тундра	–	арх. Новая Земля, о. Вайгач (северная окраина)
Субарктический пояс	Тундра	Типичная (северная гипоарктическая) тундра	Печорская
		Южная кустарниковая (южная гипоарктическая) тундра	Канинская, Печорская
	Лесотундра	Канинско-Тиманская, Печорская	Лемвинская, Войкар-Сыньинская, Сось-Войкарская Полярного Урала
Умеренный (температный) пояс, бореальный подпояс	Тайга	Крайнесеверная тайга	Тиманская, Печорская
		Северная тайга	Тиманская, Печорская
		Средняя тайга	Тиманская, Мезенско-Вычегодская, Печорская, Северных Увалов
		Южная тайга	Северных Увалов
			Саледо-Кожимская, Малдынырдская, Народо-Хулгинская Приполярного Урала
			Большесынинско-Щугорская, Исследовательская, Маньянская Приполярного Урала, Ыджидпармская, Верхнешугерская, Вольянская Северного Урала
			Высокопармская, Поясово-Каменьская, Лозьвинская Северного Урала
			–

Зоны и полосы растительности. Наиболее характерной чертой растительного покрова Русской равнины является его четко выраженная зональность. К сожалению, в настоящее время нет единства взглядов исследователей в вопросе зонального деления суши. Ему посвящено много научных трудов, выработаны различные системы соподчиненных зонально-поясных категорий. обстоятельный обзор проблемы был сделан Ю.И. Черновым (1975). В своей работе мы придерживаемся схемы данного автора, согласно которой зона растительности – центральная единица и наиболее крупное широтное подразде-

ление растительного покрова. Она выделяется по господствующему типу растительности, соответствующему зональным климатическим условиям, и складывается, как правило, из трех подзон: северной, центральной (типичной) и южной. Подзона растительности – подчиненная категория, которая выделяется по различиям типологии растительного покрова на широтном градиенте в пределах зоны. В каждой подзоне растительности при движении с запада на восток могут наблюдаться региональные изменения растительного покрова, которым соответствуют географические варианты (Сафронова и др., 1999). Наряду с основными зонами и подзонами выделяются промежуточные категории – переходные полосы растительности. Это зоны второго порядка, расположенные в области контакта разных типов климата и растительного покрова. Они сочетают в себе черты пограничных подзон растительности и, как правило, характеризуются выраженным «экотонным эффектом», т.е. заметным увеличением флористического богатства.

Согласно описанной схеме деления растительного покрова на северо-востоке Русской равнины различаются зоны тундры и тайги с переходной лесотундровой полосой между ними (табл. 1).

Тундровая зона. Основными чертами тундрового типа растительности являются: отсутствие выраженного древесного яруса, ведущая роль сообществ низкорослых мелкодеревесных растений (кустарников, стлаников, кустарничков), мхов и лишайников, перфорированность растительного покрова. Широтные изменения растительности позволяют выделить в рамках исследуемой территории две подзоны тундры.

Подзона северных гипоарктических, или типичных тундр занимает выдвинутые к северу участки материка на пространстве от северо-востока Малоземельской тундры (губа Колоколова, мыс Русский заворот) до Хайпудырской губы (рис. 2). Восточноевропейские (колгуево-большеземельские) типичные тундры характеризуются относительно богатым флористическим составом и довольно большим разнообразием травянистых растений. На плакорах распространение получают кустарничково-лишайниково-моховые, травяно-лишайниково-моховые и мохово-кустарничковые тундры, образованные различными зелеными мхами с примесью лишайников и кустарничками: голубикой, брусникой, подбелом многолистным, багульником стелющимся, вороникой гермафродитной. Травянистая растительность их разреженная, образована остролодочником, копеечниками, сосюреей альпийской, мытниками, лаготисом, незабудкой, паррией голостебельной, камнеломками, звездчатками, горцем большим и живородящим, крестовником полевым, различными злаками, осоками и пушицами. Ивы и карликовая березка (ерник) в этих растительных сообществах играют заметную роль, однако имеют стелющиеся формы. На песчаных и щеб-

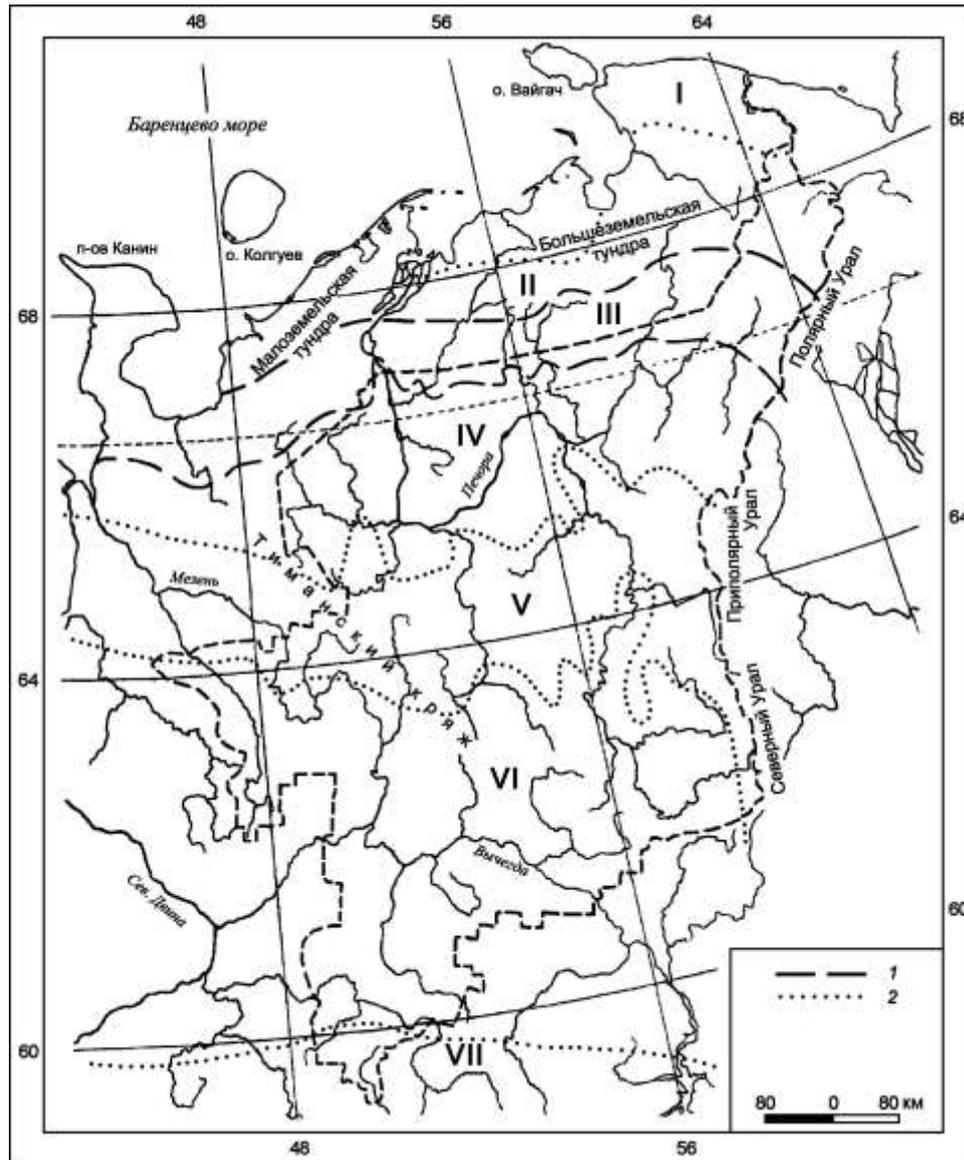


Рисунок 2 – Схема зонального деления растительного покрова европейского Северо-Востока России. Границы: 1 – зон, 2 – подзон растительности. Подзоны и полоса растительности: I – типичная тундра, II – южная тундра, III – лесотундра, IV – крайнесеверная тайга, V – северная тайга, VI – средняя тайга, VII – южная тайга.

нистых грунтах, на пологих склонах и речных террасах располагаются лишайниковые и мохово-лишайниковые тундры. В поймах рек и на местах, где почва промерзает на меньшую глубину, встречаются тундровые луговины (луговинные тундры). Травостой их образован злаками, осоками, купальницей, кровохлёбкой, крестовниками, щавелем, копеечником, астрагалами, синюхой и др. На севере подзоны и различного рода возвышенностях наблюдается появление пятнистых тундр, растительный покров которых образован в основном дриадово-осоково-моховыми сообществами. Повсеместно встречаются полигональные травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые болота (Растительность..., 1980; Сафронова и др., 1999).

Подзона южных гипоарктических (кустарниковых) тундр протягивается широкой полосой (150–200 км) от п-ова Канин до Заполярного Приуралья. От Канина до губы Колоколкова ее северная граница совпадает с побережьем Баренцева моря. Южная граница простирается от устья р. Пеши вдоль долины р. Сулы, а в Большеземельской тундре пересекает в среднем течении р. Кую и р. Шапкина и на широте Северного Полярного круга подходит к Полярному Уралу.

Зональным типом растительности восточноевропейских южных тундр являются кустарниковые сообщества, в которых господствуют ерник и несколько видов ивы (филиколистная, лопарская, шерстистая, серо-голубая). Они образуют различные по составу и физиономическому облику мелко- и крупноерниковые тундры и полидоминантные крупноивняковые тундры. В целом им свойственна флористическая бедность и постоянство видового состава. Помимо названных кустарников, обычны кустарнички (брусника, голубика, вороника, толокнянка, багульник), травы (осоки, пушица влагалищная, злаки, лютики, морошка, мытники, крестовники, незабудки, горцы, камнеломки и др.). К возвышенным элементам рельефа (выпуклые участки водоразделов и склонов, бровки рек), каменистым субстратам и участкам с неблагоприятным гидротермическим режимом приурочены кустарничковые, кустарничково-травяно-лишайниково-моховые тундры. Велики площади заболоченных травяно-кустарничково-моховых тундр, которые встречаются как самостоятельными массивами, так и в сочетании с бугристыми кустарничково-мохово-лишайниковыми и полигональными травяно-кустарничково-лишайниково-моховыми болотами. В долинах рек, по берегам озер и ручьев, на окраинах болот развиты кустарниковые и древовидные ивняки, сочетающиеся с тундровыми луговинами (Городков, 1935; Производителные силы..., 1954; Растительность..., 1980; Сафронова и др., 1999; Мартыненко, 1999).

В *лесотундре* сочетаются редины, редколесья и южные гипоарктические тундры, поэтому она считается переходной полосой между тундровой и таежной зонами (Прокаев, 1967; Чернов, 1975, 1978; Мильков, 1977). Иногда ее рассматривают в качестве отдельной подзоны или даже зоны растительности, подразделяют на подзоны южной и северной лесотундры, относя их соответственно к таежной и тундровой зонам (Цинзерлинг, 1932; Лупинович, 1947; Производителные силы..., 1954; Норин, 1961; Атлас..., 1964; Сафронова и др., 1999). На Русской равнине лесотундра тянется от Мезенской губы до Полярного Урала, в основном севернее Полярного круга, имея ширину 100–120 км и образуя южную периферию Большеземельской и Малоземельской тундр.

До 70–75 % площади водоразделов в восточноевропейской (канинско-приуральской) лесотундре занимают участки ерниковых, ивняковых, реже кустарничковых тундр. Силь-

но угнетенные еловые и елово-березовые криволесья распределены здесь островами и по направлению к северу постепенно сходят в неплакорные местообитания. В Приуралье встречаются участки редкостойных лиственничников. В долинах рек имеются значительные по площади заросли древовидных ив, в южной лесотундре – разнотравные луга. Широко распространены крупнобугристые кустарничково-мохово-лишайниковые болота и грядово-мочажинные травяно-сфагново-гипновые аапа болота (Производительные силы ..., 1954; Атлас..., 1964; Зубов, 1965; Норин, 1979; Мартыненко, 1999; Сафронова и др., 1999).

Таетжная зона характеризуется господством хвойных лесов. На северо-востоке Русской равнины она делится на три-четыре подзоны. На северо-востоке между Тиманским кряжем и Уралом приблизительно на широтном отрезке $66^{\circ}30'$ и 65° хорошо выражена полоса разреженных лесов, которую обычно рассматривают в качестве *подзоны крайнесеверной тайги* (Производительные силы..., 1954; Атлас..., 1964). На плакорах здесь произрастают еловые и елово-березовые леса. Характерно, особенно на Тимане и в Приуралье, участие в древостое лиственницы сибирской. Довольно большие участки занимают безлесные тундроподобные группировки, образованные карликовой березкой и можжевельником сибирским. Заболоченность крайнесеверной тайги велика. Встречаются кустарничково-мохово-лишайниковые бугристые и грядово-мочажинные сфагновые болота. В долинах рек располагаются злаковые и разнотравные луга, которые чередуются с участками кустарниковых и древовидных ив.

Подзона северной тайги простирается от южных границ п-ова Канин и Северного Тимана до Приполярного и Северного Предуралья на широтном отрезке между 65 и 63 параллелями. На водоразделах преобладают еловые и елово-березовые леса кустарничково-долгомошно-зеленомошного и сфагнового типов. Древесный ярус северотаетжных еловых лесов хорошо развит, но обычно одиночный, сомкнутость крон небольшая, деревья отличаются низкорослостью (до 15 м). Из-за слабой сомкнутости древостоя имеется постоянная естественная примесь сосны и березы. Гари и вырубki возобновляются через посредство березы, осины нет. Характерной особенностью лесов северной тайги является участие на плакорах болотных кустарничков и трав (голубики, вороники, багульника, морошки и др.). Травяно-кустарничковый и моховый покров, как и в притундровых редколесьях, имеет мозаичное строение. Сосновые леса в восточноевропейской (онежско-приуральской) северной тайге в отличие от Карелии и Кольского п-ова встречаются реже и представлены в основном сфагновыми и зеленомошно-лишайниковыми типами. Низкие температуры и избыток влаги приводят к широкому развитию процессов заболачивания. В некоторых районах массивы грядово-мочажинных сфагновых болот и травяно-сфагново-

гипновых аапа болот занимают до 60 % площади. Очень распространены заболоченные типы лесов. Суходольные луга отсутствуют. Пойменные луга преимущественно разнотравные и разнотравно-злаковые (Растительность..., 1980; Мартыненко, 1999; Сафронова и др., 1999).

Подзона средней тайги на территории Русской равнины является самой обширной, занимая до 40 % площади таежной зоны. Она тянется сплошной полосой между 63–64° и 60° с.ш. от правобережья Северной Двины до Северного Предуралья. В лесном покрове доминирующие позиции занимает ель сибирская, преобладают травяно-чернично-зеленомошные и долгомошные ельники со значительным участием сибирских видов трав и кустарничков. В восточном направлении в еловых лесах постепенно увеличивается примесь березы и пихты сибирской. Междуречные равнины с песчаными и супесчаными почвами покрывают сосняки. На Тимане и в Приуралье встречаются лесные участки, образованные лиственницей сибирской. Березовые, осиновые и хвойно-мелколиственные леса на плакорах, как правило, имеют антропогенное происхождение. Заболоченность территории заметно ниже, чем в подзоне северной тайги. Тем не менее, болот много, распределены они неравномерно, обычно сочетаются с ельниками разных типов и сфагновыми сосняками. Распространены в основном грядово-мочажинные сфагновые верховые болота. Наибольшие их массивы, безлесные или с редкой сосной, расположены в бассейне р. Вымь. Также встречаются травяно-сфагново-гипновые аапа болота. Злаковые, злаково-разнотравные, смешанно-разнотравные луговые сообщества приурочены в основном к поймам рек и приручьевым местообитаниям. Суходольных лугов немного, они очень неустойчивы, быстро покрываются мхами, зарастают кустарниками и лесом (Растительность..., 1980; Мартыненко, 1999).

Подзона южной тайги в пределах изучаемой территории тянется узкой полосой по Северным Увалам между 60° и 59° с.ш. Леса здесь образованы в основном из переходных форм между елью европейской и елью сибирской. Широко распространены травянистые (кисличные, папоротниковые) ельники, к востоку чаще встречаются кислично-широкотравные, рябиновые еловые леса. В подлеске встречается липа, калина и жимолость лесная, в качестве примеси местами участвуют пихта и лиственница сибирская. На востоке достаточно широко распространены рамени – ельники с подлеском из широколиственных пород (липы, клена) и неморальным широколиственным ярусом. Сосняков относительно немного, они встречаются, в основном, по боровым террасам рек. В связи со значительным хозяйственным освоением в настоящее время южнотаежной подзоне велики массивы вторичных мелколиственных (осиново-березовыми, осиновыми, сероольховыми) и смешанных лесов. В отличие от средней и северной тайги производные леса

устойчивы. На плакорах широко распространены злаковые, злаково-разнотравные, разнотравные и мелкоосоковые суходольные луга. Заболоченность подзоны южной тайги незначительная. Небольшие участки сфагновых верховых болот обычно сочетаются с долгомошными и сфагновыми ельниками.

Ландшафтное районирование. На территории Русской равнины ясно прослеживается система ландшафтных провинций и районов. Под ландшафтной провинцией здесь понимается часть подзоны растительности внутри географически обособленного территориального выдела. Внутри провинции выделяются ландшафтные районы – территории однородные по своему происхождению, геологическому строению, рельефу, климатическим условиям и характеризующиеся определенным соотношением растительных сообществ. Данные понятия были сформулированы А.Г. Исаченко. В основе провинциального деления северо-востока Русской равнины лежат схемы ландшафтного районирования, разрабатывавшиеся этим автором в разные годы (1964, 1995, 2001), адаптированные нами под решение задач диссертационного исследования.

Гидрографическая сеть. Самая большая река в пределах северо-востока Русской равнины – Печора, которая является наиболее многоводной речной артерией Европейского Севера (длина 1809 км). Истоки Печоры и ее крупнейших притоков: Усы (654 км), Илыча (411 км), Щугера (300 км) находятся на Урале. С юга в нее впадает Ижма (531 км), с запада – Цильма (374 км) и Пижма (283 км), из Большеземельской тундры выходят русла рек Шапкина (499 км), Лаи (332 км), из Малоземельской тундры – р. Сула (353 км). Все перечисленные водотоки относятся к бассейну Баренцева моря, куда несут свои воды и крупные реки тундровой зоны: Ома (225 км), Пеша (257 км), Индига (193 км), Черная (Пэяха) (304 км), Каратаиха (199 км). Речная сеть п-ова Канин развита слабо, основными являются относительно короткие и маловодные реки Несь, Чижа, Шойна, Месна. Река Вычегда (1130 км) и ее притоки Сысола (487 км) и Вымь (499 км) вместе с Лузой (574 км) сливаются с Сухоной и Югом и образуют Северную Двину – крупнейшую речную артерию бассейна Белого моря. К беломорскому бассейну также относится р. Мезень (длина 966 км) с главными притоками Вашка (605 км) и Пеза (363 км).

Распределение речной сети, строение речных долин изменяются в зависимости от климата. Густота речной сети наибольшая в бассейне р. Вычегды (до 1,6 км на 1 км²), наименьшая – в тундровой зоне, Среднем и Южном Тимане (0,33 км на 1 км²). Реки на северо-востоке Русской равнины отличаются обычно спокойным течением (исключение тиманские водотоки), широкими долинами с обширными поймами, в пределах которых русло сильно меандрирует. Водоразделы выражены неясно. В питании рек главную роль иг-

рает снежный покров (до 80 % годового стока), меньшее значение имеют дождевые и подземные воды.

Озера на северо-востоке Русской равнины развиты относительно слабо. Наиболее значимые по площади зеркала Голодная Губа (162 км²), Урдюжское озеро (62 км²), Ямозеро (49 км²), Синдорское озеро (35 км²), системы Падимейских и Вашуткиных озер представляют собой озерно-ледниковые водоемы. В поймах крупных рек имеется множество старичных озер и остаточных рукавов. На Тимане обычны небольшие по площади, но относительно глубокие озера карстового происхождения.

Климат северо-востока Русской равнины определяется близостью Северного Ледовитого океана, значительной удаленностью от Атлантики и наличием Уральских гор на восточной границе. Большая часть территории принадлежит к Атлантико-Арктической климатической области с умеренно-холодным (бореальным) климатом, который характеризуется преобладанием циклонической пасмурной и дождливой погоды, продолжительной зимой и коротким прохладным летом. Крайний север равнины лежит в области вечной мерзлоты.

Большая протяженность Русской равнины с юга на север и с запада на восток, а также разнообразие ландшафтных условий создают существенную разницу в климате отдельных ее районов. Зональные изменения климата происходят постепенно, но выражены достаточно четко. Повышение температуры в летний период идет строго с севера на юг, что объясняется не столько притоком теплого воздуха с юга, сколько прогреванием арктических воздушных масс. Особенностью климата является частое вторжение арктических воздушных масс со стороны Северного Ледовитого океана, которое сопровождается холодными северо-восточными ветрами. Термический режим территории определяется солнечной радиацией, характером подстилающей поверхности и связанной с ними циркуляцией атмосферы. Летом возрастает роль радиационного фактора при ослаблении атмосферной циркуляции. В зимнее время на земную поверхность приходится малое количество солнечной радиации. Для северных районов, расположенных за Полярным кругом, в это время года характерна полярная ночь.

Зима является самым продолжительным периодом года на северо-востоке Русской равнины. На юге она длится около 170–180 дней (ноябрь–март), на крайнем севере – 230–250 дней (октябрь–апрель). По мере продвижения к северу возрастает не только продолжительность холодного периода, но и его суровость. Средняя температура января (самого холодного месяца года) на юге составляет около -15 °С, на северо-востоке -21...-22 °С. При вторжениях арктического воздуха температура может понизиться на севере до -55 °С, на юге – до -45 °С.

Наступление весны определяется переходом средней температуры воздуха через 0°C. На юге это происходит в конце марта – начале апреля, в центральных районах – в середине апреля, на севере – в конце апреля – начале мая.

Лето короткое и умеренно теплое. Его начало характеризует переход среднесуточной температуры через +10 °С: в третьей декаде мая на юге и в конце июня – начале июля на северо-востоке. Средняя температура самого теплого месяца (июля) составляет +8...+11 °С на крайнем северо-востоке и около +17 °С на юге. Продолжительность летнего периода составляет 80–100 дней на юге и 30–50 дней на северо-востоке. Северная часть равнины в это время находится в очень благоприятных условиях освещения. Севернее полярного круга устанавливается полярный день. Однако большое количество получаемой солнечной радиации отражается земной поверхностью и расходуется на таяние снега, испарение влаги и прогревание почвы, в результате чего температура летом здесь не высока. В северных районах в любой из летних месяцев возможны заморозки.

Осенью обратный переход температуры через +10 °С на крайнем северо-востоке равнины начинается уже в первой декаде августа, на юге – в первой декаде сентября. В это время наблюдается преобладание прохладной, пасмурной и дождливой погоды. Переход среднесуточной температуры через 0 °С происходит на северо-востоке в конце сентября, на юге – около 20 октября. Устойчивый снежный покров в большинстве районов образуется в первой декаде ноября.

Климат на северо-востоке Русской равнины избыточно-влажный. Годовое количество осадков превышает величину испарения и убывает с юга на север от 700 до 550 мм. На Тимане эта величина возрастает до 750–800 мм. Осадки зимой выпадают, в основном, в виде снега. Их количество колеблется от 110–120 мм на севере до 150–170 мм на остальной территории. Около 65–70 % осадков приходится на теплый период. С мая по сентябрь выпадает 300–350 мм, на севере – 250–300 мм, в Приуралье – около 400 мм осадков (Алисов, 1947; Атлас..., 1964; Агроклиматические ресурсы ..., 1973; Атлас ..., 1997).

2.1.2 Острова Баренцева моря

Колгуев – остров в юго-восточной части Баренцева моря, площадью 3495,5 км², отделенный от материковой части Русской равнины 80 км Поморским проливом. Поверхность его слабо холмистая, сложена морскими и ледниковыми песчано-глинистыми отложениями, повсеместно царит многолетняя мерзлота. Остров пересекает извилистая холмисто-моренная гряда с самой высокой точкой – горой Паарков-Сарлопы (173 м над ур. м.). Низины сильно заболочены, и весь остров покрыт густой сетью ручьев, рек и озёр.

Самым крупными являются озера Песчаное, Гусиное, Кривое, Соленое, Хыйропское, реки Великая, Губистая, Бугрянка, Песчанка, Кривая, Васькина.

Береговая линия о. Колгуев изрезана слабо, на северо-западе берега обрывистые и высокие, а на юге и юго-востоке – низкие, в виде длинных песчаных кос, именуемых кошками. Между островом и косами лежат длинные лагуны – губы.

Климат на острове субарктический, минимальные температуры достигают $-45\text{ }^{\circ}\text{C}$, а максимальные – $+30\text{ }^{\circ}\text{C}$. Средняя температура самого холодного месяца (марта) – $-13,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, самого теплого (августа) – $+8,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Долгота дня колеблется от 3–5 часов в декабре до 18–22 часов в июне. Остров постоянно подвергается постоянному воздействию ветров, юго-западного с января по май и северо-восточного в остальное время года. Среднегодовое количество осадков около 340–350 мм, относительная влажность около 80 %.

Новая Земля – крупный архипелаг протяженностью 925 км и общей площадью более 83 тыс. км², состоит из двух главных островов – Северного и Южного. Около половины площади Северного о-ва (~ 20 тыс. км²) занимает сплошной ледяной покров мощностью до 300 м. Его южная окраина и о. Южный, свободные от покровного оледенения, представляют собой слабохолмистую равнину с высотами до 150 м.

Климат Новой Земли арктический, но более мягкий по сравнению с другими частями Российской Арктики. Средняя годовая температура в самой северной точке архипелага – на мысе Желания $-9,3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Зима продолжительная и холодная, с сильными ветрами до 40–50 м/с и метелями. Морозы достигают $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ и ниже. Самым холодным месяцем на Новой Земле является март, средняя температура которого равна $-21,4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Самый теплый месяц – август со средней температурой $+7\text{ }^{\circ}\text{C}$. Зафиксированная максимальная температура – $+23\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Вайгач отделен от континента узким проливом Югорский Шар, от Новой Земли – проливом Карские Ворота. Площадь острова – 3,4 тыс. км². Поверхность равнинная с двумя параллельными грядами, которые являются непосредственным продолжением Пай-Хоя. Максимальная высота 157 м над ур.м. (гора Болванская). Большая часть острова покрыта болотами, сетью небольших речных водотоков и озер. Самые крупные водоемы: р. Юнояха и оз. Ямбто.

Климат на о. Вайгач субарктический. Средняя температура января – июля – $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Зимой морозы на северном побережье могут достигать $-20\text{...}-25\text{ }^{\circ}\text{C}$, летом температура воздуха выше $+12\text{ }^{\circ}\text{C}$ поднимается редко. Среднегодовое количество осадков 255 мм, относительная влажность – 87 %.

Растительность. На Новой Земле и севере о. Вайгач выражены *арктические тундры*, единственные на ЕСВР. Характерным признаком этой подзоны растительности явля-

ется почти полное отсутствие на плакорах зарослей гипоарктических кустарников, низовальных луговин и особое происхождение флоры. Широкое распространение здесь получают различные варианты полигональных и пятнистых травяно-кустарничково-моховых и травяно-лишайниково-моховых тундровых сообществ. Значительные площади заняты озерами и осоково-злаково-моховыми болотами. В травяно-кустарничковом ярусе восточноевропейско-западносибирских (новоземельско-гыданских) арктических тундр заметную роль играют стелющиеся виды ив: полярная, сетчатая, монетолистная; дриады, диапенсия лапландская, кассиопа четырехгранная, вороника, морошка, пушицы и осоки. В целом в арктических тундрах наблюдается значительное обеднение флоры, растительный покров в экстремальных условиях уже не может быть сплошным, но еще не потерял связности, как в зоне полярных пустынь (Александрова, 1977; Растительность..., 1980; Матвеева, 1998; Сафронова и др., 1999).

Большая часть Колгуева и южная половина Вайгача находятся в подзоне типичных тундр. Основу растительного покрова здесь образуют травяно-моховые, кустарничково-моховые и редкоивняковые тундровые сообщества, которые сочетаются с травяно-гипновыми и бугристыми сфагновыми болотами. Травяно-моховые сообщества отличаются плотно сомкнутым покровом, в котором доминируют осоки, хвощи, астрагалы, некоторые злаки и сложноцветные травы. Характерно участие стелющихся форм ерника, ив, эрикоидных кустарничков. Особую группу фитоценозов составляют заболоченные травяно-моховые тундры, занимающие на Колгуеве до 70 % площади острова. В очень бедном по составу травяном покрове господствуют осоки, пушицы, моховой покров слагается сфагновыми мхами. В кустарничково-моховых тундрах основные ценообразователи представлены шпалерными ивами, водяникой, дриадой, брусничными кустарничками, злаками. Редкоивняковые тундры произрастают на дренированных участках суглинистых и супесчаных водоразделов. Эти растительные сообщества сложены низкорослыми (25–30 см) ивами, кустарниковые ярус редкий, в травяном покрове, также не образующем сколько-нибудь сомкнутого яруса, обычны осоки, пушицы, некоторые злаки, камнеломки (Растительность..., 1980).

2.1.3 Уральская горная страна

Уральская горная страна протягивается сравнительно неширокой полосой по восточной окраине Европейского субконтинента. Исследованиями по теме диссертации охватывались области Пай-Хоя, Заполярного, Полярного, Приполярного и Северного Урала. В орографическом отношении осевая часть Урала подразделяется с запада на восток на Предуралье, горный Урал и Зауралье. Горная полоса сложена из хребтов и высоких плос-

когорий меридионального направления. Предуралье имеет вид полого-увалистых гряд высотой до 500–700 м над ур. м., т.н. парм, и широких, иногда заболоченных долин. Наиболее четко они выражены в области Северного Урала, а на Приполярном и Полярном Урале увалистая полоса отличается незначительной шириной, горные хребты здесь почти непосредственно граничат с окраинами Печорской низменности. Зауралье также представляет собой цепочку гряд и увалов высотой до 600 м, лучше представленных в области Полярного Урала (Атлас ..., 1964; Чикишев, 1968). В геоморфологическом отношении северным продолжением Урала являются о. Вайгач и арх. Новая Земля, поэтому их нередко включают в состав ландшафтной страны, которую и называют Урало-Новоземельской.

Урал вносит известные нарушения в «нормальную» картину зональности, характерную для Русской равнины. В горах более или менее четко проявляется вертикальная поясность растительности. П.Л. Горчаковский (1975) выделил шесть сменяющих друг друга снизу вверх поясов, из которых на изучаемой территории выражены горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый и пояс холодных гольцовых пустынь. Структура вертикальной зональности зависит от географического положения и высоты гор, крутизны склонов и их ориентации по сторонам света. Эти особенности будут описаны отдельно для каждой изучаемой области горной страны. Ландшафтные провинции выделялись нами на основе компиляции и адаптации к задачам диссертационного исследования нескольких схем физико-географического районирования Урала (Исаченко, 1964; Шакиров, 2011; Чибилев, Чибилев, 2012).

Пай-Хой – самая северная область Уральской горной страны. Собственно Пай-Хой представляет собой сильно разрушенный горный кряж, состоящий из отдельных небольших хребтиков, гряд и увалов, которые возвышаются над слабохолмистой и заболоченной равниной Югорского п-ова. Главные возвышенности Пай-Хоя: Море-Из (Вэсэй-Пэ) (467 м над ур. м.), Б. и М. Падея (418 и 332 м соответственно), Тендэрпэ (351 м), Хубтапэ (330 м), Черный Из (309 м).

Высотная зональность на Пай-Хое практически не выражена, как и в равнинных типичных тундрах, основу растительного покрова здесь формируют кустарничково-лишайниково-моховые, травяно-лишайниково-моховые, пушицевые, редкоивняковые, полигональные травяно-кустарничково-лишайниково-моховые тундры. Водораздельные выравненные пространства сильно заболочены. На грядках и увалах преобладают каменистые лишайниковые тундры и каменные россыпи (курумы). На юге в междуречьях широко распространены различные типы ерниковых тундр, особенно ивняково-крупноерниковые кустарничково-зеленомошные.

Область Пай-Хоя подразделяется на три ландшафтные провинции: Карскую, Пай-Хойскую (s.l.), Коротайхинскую. Северная и центральная часть области относится к подзоне типичной тундры, Коротайхинская провинция – к северной полосе подзоны южных (кустарниковых) тундр.

Гидрографическая сеть состоит из полугорных рек, изобилующих порогами, каскадами и небольшими водопадами, и многочисленных, обычно небольших озер ледникового и термокарстового происхождения. Самые крупные реки области: Большая Ою (Нгою), Васьяха, Талатояха, Хейяха, Янгорей, Сибирчатояха.

Пай-Хой, как и Югорский п-ов в целом, относится к атлантико-арктической климатической области с суровым и слабо континентальным климатом. Средние температуры января составляют $-20\dots-22$ °С, среднеиюльские – $+7\dots+12$ °С. Продолжительность периода с температурами выше $+10$ °С – 43–50 дней. Продолжительность вегетационного периода может варьировать в разные годы от 48 до 84 дней. Обычны резкие колебания температуры до 0 °С на протяжении всего безморозного периода. Среднегодовые температуры – отрицательные и колеблются от $-7,6$ °С на севере и до -4 °С на юге. Низкие температурные показатели и небольшие высоты обуславливают невысокий уровень увлажнения области. Годовая сумма осадков 400–550 мм. Больше половины нормы осадков выпадает зимой, но средний многолетний максимум приходится на август. Вся территория области находится в зоне сплошного распространения многолетней (вечной) мерзлоты (Чижишев, 1968; Ребристая, 1977; Шакиров, 2011).

Заполярный Урал. Эту область горной страны часто рассматривают как северную (тундровую) часть Полярного Урала. Она тянется от побережья Байдарацкой губы до Сось-Елецкого перевала, находящегося на широте Северного Полярного круга ($67^{\circ}03'$ с. ш.). В заполярной части Урал представляет собой хорошо выраженную систему высокогорных и среднегорных хребтов и вершин, глубоко расчлененную поперечными и сквозными речными долинами. Высокогорную часть образуют хребты Оченырды с самой высокой вершиной Хуута-Саурей (1345 м над ур. м.), Кызыгейнырды (Мунтысипэ, 1022 м), гора Хутасангарей (1239 м), М. Пайпудынский массив (Пендирмапэ, 1221), среднегорную – Б. Пайпудынский массив (945 м), кряж Янганапэ (573 м), гора Константинов Камень (485 м) и др. (Чижишев, 1968; Чибилев, Чибилев, 2012).

В спектре высотной зональности Заполярного Урала достаточно отчетливо выделяются два пояса. Выше 400–500 м над ур. м. простираются поля каменных россыпей и скалистых останцев. Это т.н. *пояс холодных гольцовых пустынь*, или *гольцовый пояс*. Он часто рассматривается как высотный аналог зоны полярных пустынь. Климатические условия здесь наиболее суровы, вегетационный период сильно сокращен, режим увлажнения

неустойчив, поэтому растительность очень скудная и сильно разреженная, представлена, в основном, различными лишайниками.

Ниже гольцов все пространства Заполярного Урала занимают горные тундры, образующие *горно-тундровый пояс* и смыкающиеся с зональными тундрами соседних равнин. Верхние склоны гор покрыты каменистыми лишайниковыми и мохово-лишайниковыми тундрами. Нижние части хребтов, межгорные понижения рельефа занимают ерниковые, ивняково-ерниковые лишайниково-моховые, ерниковые моховые, пятнистые ивнячково-дриадово-моховые тундры, перемежающиеся с плоскобугристыми и травяно-моховыми болотами. В долинах рек, по берегам озер и ручьев, на окраинах болот развиты кустарниковые травяно-моховые и травянистые ивняки, сочетающиеся с тундровыми разнотравными луговинами, на восточном макросклоне встречаются лиственничные и березово-еловые редколесья и редины (Чижишев, 1968; Горчаковский, 1975; Шакиров, 2011).

В настоящей работе заполярноуральская область подразделяется на три южнотундровые провинции: Воркутинскую, Собско-Байдарацкую и Щучинскую. Решая поставленные задачи, в данной работе мы относим Воркутинскую провинцию к предуральской ландшафтной компоненте горной страны, ранее она рассматривалась нами как часть Полярного Приуралья (Татаринов, 2016). В принятых границах она примерно соответствует Западно-Заполярноуральской провинции в схеме Чибилевых (2012) и предгорной подпровинции тундровой провинции Полярного Урала (Исаченко, 1964).

Реки западного макросклона Заполярного Урала имеют меньшую протяженность, бóльшие уклоны русла и скорости течения, чем реки восточного макросклона. В области находятся истоки таких крупных рек как М. и Б. Уса, Нияю, Кара, Нярмайха, Байдарата, Б. Хута, Щучья. Значительное место в ландшафтах области принадлежит озерам, большинство из которых сосредоточены в каровых долинах или имеют термокарстовое происхождение. Как правило, такие озёра имеют небольшую площадь и, из-за неглубокого залегания вечной мерзлоты, и небольшую глубину. Наиболее крупные озера Заполярного Урала: Б. и М. Хадата-Юган-Лор, а также Б. и М. Щучье. Озеро Б. Щучье, расположенное в тектонической впадине, имеет беспрецедентную для региона глубину 136 метров.

К основным климатическим показателям Заполярного Урала можно отнести очень суровые и продолжительные зимы (средние температуры января $-20,9$ °C и $-27,3$ °C на западном и восточном макросклонах соответственно), короткое и холодное лето (средняя продолжительность безморозного периода 30–35 дней, средние температуры июля $+10...+12$ C в Предуралье и Зауралье, $+8...+10$ °C в горных районах), низкая испаряемость, обуславливающая относительно небольшое количество осадков (600–1000 мм в год). Сильное влияние на климатические условия оказывают цепи высоких горных вер-

шин в осевой части хребта. Они сдерживают продвижение циклонических масс в восточном направлении, в связи, с чем в Зауралье выпадает значительно меньше осадков. Повсеместно развита многолетняя мерзлота (Шакиров, 2011).

Полярный Урал. К области Полярного Урала в настоящей работе относится отрезок горной страны, лежащий к югу от Собь-Елецкого прохода до верховьев р. Лемвы ($65^{\circ}44'$ с.ш.). Морфологически это хорошо выраженный водораздельный хребет Большой Урал. Поперечными долинами он разделен на массивы Рай-Из, Пайер, Войкар-Сыньинский с высотами до 1300 м над ур. м. Самые крупные вершины – Пайер (1472 м), Лемва-Из (1473 м). На востоке, в Зауралье, параллельно тянется небольшой полосой (~120 км длины, до 15 км ширины) хребет Малого Урала, самая высокая вершина которого гора Таньмыльк (384 м) от основного хребта он отделен широкой заболоченной низиной.

Область Полярного Урала практически полностью располагается в пределах лесотундровой полосы, лишь на крайнем юге переходя в подзону крайнесеверной тайги. В предгорьях Полярного Урала распространены елово-березовые и лиственничные редколесья, чередующиеся с участками моховых, травяно-моховых, кустарниково-моховых тундр. На восточном макросклоне и в Зауралье в долинах крупных рек встречаются крупные участки высокоствольных лиственничных и елово-березовых лесов с развитым кустарниковым ярусом (ерник, ивы, ольховник) и травянистым покровом. Растительный покров в горах подразделяется на четыре вертикальных пояса – гольцовый, горно-тундровый, подгольцовый, горно-лесной. Высотные границы поясов определяются формами рельефа, ориентацией и крутизной горных склонов. Верхняя граница леса начинается от 300 м над ур. м., сначала распространение получают ивняковые и ерниковые тундры, постепенно они переходят в мохово-кустарничковые и каменистые лишайниковые сообщества. На высотах от 750 м пространства заняты каменными россыпями, скальными выходами, лишенными растительного покрова (гольцами) (Чижишев, 1968; Горчаковский, 1975; Шакиров, 2011).

В данной работе область Полярного Урала подразделяется на три провинции: предуральскую Лемвинскую, горноуральскую Войкар-Сыньинскую, зауральскую Собь-Войкарскую.

В осевой части Большого Урала берут начало крупные реки, несущие воды в Предуралье и Зауралье. С запада территория дренируется притоками р. Усы – Ельцом, Юньягой, Лемвой, Кечпелью, в восточном направлении текут Собь, Хойла, Войкар, Сыня и др. Полярноуральские реки отличаются полноводностью, быстрым течением, многочисленными порогами и перекатами.

Климат Полярного Урала отличается континентальным характером, циклоны обычно сопровождаются вторжением масс арктического воздуха с Карского моря, сопровождаемым сильным понижением температуры. Средние температуры января $-20\dots-22$ °С, июля – $+8\dots+13$ °С, продолжительность безморозного периода колеблется от 75 дней на севере до 100 дней на юге. В год выпадает до 1000–1400 мм осадков в вершинной части и на западном макросклоне Большого Урала и 350–400 мм на восточном макросклоне и в Зауралье (Шакиров, 2011).

Приполярный Урал. К данной области относится отрезок горной страны между $65^{\circ}44'$ и 64° с.ш. Это самая высокогорная часть Урала с очень сильной расчлененностью и большой амплитудой высот, яркой выраженностью гольцовых и ледниковых форм. Многие хребты имеют острые гребни, пики, отвесные склоны, широко распространены плосковершинные массивы с огромными каменными россыпями, курумами и нагорными террасами. Приполярный Урал является центром современного оледенения, где располагается около 40 небольших ледников. Здесь находится и наивысшая точка горной страны – гора Народная (1895 м над ур. м.), несколько вершин имеют высоты более 1600 м: Манси-нер – 1779 м, Колокольня – 1649 м, Карпинского – 1662 м, Неройка – 1646 м. На юге и севере области средняя высота хребтов уменьшается. Восточный макросклон через низкогогорья и полосу увалов постепенно переходит в заболоченные низменности Западно-Сибирской равнины.

Растительный покров отличается сложной организацией, выраженной зональностью растительности (подзоны крайнесеверной северной и тайги) и высотной поясностью Уральских гор. В подзоне крайнесеверной тайги (к северу от 65 параллели) до высоты 400–500 м над ур. м. располагаются еловые, елово-пихтовые, елово-березово-лиственничные, лиственничные леса, постепенно переходящие в березовые криволесья, лиственничные редколесья и редины. Верхнюю границу леса здесь, как правило, образует лиственница. По долинам водотоков до горно-тундрового пояса поднимаются высоко-травные луговые сообщества. Верхние части хребтов, плоские террасы и пологие склоны покрыты ерниковыми, кустарничково-моховыми, кустарничково-травянистыми, мохово-лишайниковыми, каменистыми лишайниковыми горными тундрами, зарослями можжевельника, ольхи, различных ив. Выше 800 м значительные площади гор занимают каменные россыпи, многолетние пятна снежников и леднички гольцового пояса.

Северотаежные предгорные низменности междуречий покрывают леса из ели, пихты, березы с примесью кедра, лиственницы и обширные массивы грядово-мочажинных болот. В долинах рек распространены высокотравные луга, заросли ив. В горах высотная поясность выражена достаточно отчетливо. Горно-лесной пояс образован еловыми, елово-

кедровыми, елово-пихтовыми и елово-березовыми лесами, на восточном макросклоне широко распространены лиственничные леса. Подгольцовый пояс чаще всего формируют березовые и елово-березовые редколесья в сочетании с высокотравными лугами. От 450–600 м обширные площади на горных вершинах и хребтах занимают ерниковые, кустарничково-моховые, лишайниковые тундры. Гольцовый пояс из каменных россыпей, покрытых накипными лишайниками, и гребней коренных пород простирается выше отметок 700–800 м

Область Приполярного Урала в данной работе разделена на шесть провинций. В подзоне крайнесеверной тайги выделены Саледо-Кожимская, Малдынырдская, Народо-Хулгинская, в северной тайге – Большесынинско-Щугорская, Исследовательская, Маньянская.

Приполярный Урал богат озерами, только в горной части их насчитывается более 800. Крупнейшие реки западного макросклона – Щугер, Косью, Большая Сыня – впадают в Печору, в Обь несут свои воды Хулга (Ляпин), Манья, Народа, Щекурья.

Климат Приполярного Урала очень суровый. Среднемесячные температуры января колеблются от -18° до -21°C , июля – $+10^{\circ}\dots+12^{\circ}\text{C}$ в северной части и $+12^{\circ}\dots+16^{\circ}\text{C}$ на юге. Зима продолжается с октября по апрель, длительность безморозного периода – 65–75 дней. На восточном макросклоне выпадает 400–600 мм осадков в год, в высокогорной части и на западном макросклоне – до 1500 мм и более (Горчаковский, 1975; Мартыненко, 1999; Девственные леса Коми, 2009; Шакиров, 2011).

Северный Урал протягивается 500 км полосой между южным подножием Косьвинского Камня и широтным отрезком р. Щугер ($59^{\circ}30'$ – 64° с. ш., $58^{\circ}10'$ – $60^{\circ}50'$ в. д.). Рельеф Северного Урала среднегорный, сильно расчлененный. Средняя высота горных вершин не превышает 700–800 м над ур. м. Крупные вершины центрального водораздельного хребта – Поясового Камня – поднимаются до 1200 м и выше (Чистоп, 1292 м, Отортен, 1182 м, Гумпкапай, 1152 м). Южнее располагаются главные вершины Северного Урала: Конжаковский Камень (1569 м), Денежкин Камень (1492 м), Ишерим (1469). Самая высокая точка – гора Тельпосиз (1617 м) считается условной границей областями Приполярного и Северного Урала.

К западу от осевых хребтов тянется широкая предгорная полоса увалов – парм, высотой до 500–600 м над ур. м. Самые крупные из них: Высокая, Ямчажная, Мертвая, Березовая, Ыджидпарма, Полюдов Кряж. Полоса зауральских предгорий более узкая, она представлена пологими кряжами высотой 300–600 м.

Оба макросклона Северного Урала заняты северотаежными и среднетаежными лесами. Поясность растительности выражена достаточно. Горно-лесной пояс на всем протя-

жении занимает не менее 60–70 % площади гор. Положение верхней границы леса варьирует в зависимости от географической широты местности, крутизны и экспозиции склонов, массивности гор и других условий. В общем, горные леса поднимаются до 600 м над ур. м. на севере и до 800 м – на юге. Распределение растительности в пределах горно-лесного пояса неоднородное. Чаще всего на нижних и средних частях склонов преобладают ель сибирская и береза пушистая, часто образующие смешанные леса. Выше они сменяются подпоясом совместного господства ели, березы и пихты сибирской. Постепенно с увеличением высоты участие ели и березы в лесообразовании уменьшается, и эти древесные породы начинают встречаться в ничтожном количестве, уступая место пихте. Еще выше к ней примешивается береза извилистая, и пихтовый лес переходит в пихтово-березовый. На восточном макросклоне в условиях более континентального климата преобладают светлохвойные сосново-лиственничные леса. К северу от 64° с. ш. в горных лесах начинает доминировать лиственница сибирская, пихта исчезает.

Подгольцовый пояс характеризуется низкорослыми редкостойными лесами. Чаще всего они образованы березой извилистой с небольшой примесью пихты или ели и обычно в комплексе с мезофильными крупнотравными лугами, которые часто и неправильно называют субальпийскими. Здесь нет или очень мало болот. Тундровый элемент растительности в нем, в сущности, не представлен. Поэтому подгольцовый пояс можно рассматривать лишь как отдаленный аналог лесотундры, с которой его сближает редкостойность лесов, низкорослость деревьев и искривленность их стволов.

Горно-тундровый пояс на Северном Урале распадается на ряд островов, связанных с крупными горными вершинами высотой от 700 до 1100 м над ур. м. Основу растительности пояса составляют различные тундровые сообщества. Низковысотными, граничащими с подгольцовыми лесами и лугами, являются кустарниковые тундры. На сухих участках, особенно на Северном Урале, преобладают можжевельниковые группировки, в условиях нормального увлажнения – заросли ерника и ольховника, в сырых западинах и по ложбинам стока – ивняки. Выше лежит подпояс кустарничково-моховых, кустарничково-лишайниковых и луговинных тундр. Наконец, самые высокогорные – лишайниковые каменистые тундры. Вершины гор, поднимающиеся выше 1000–1200 м над ур. м., попадают в гольцовый пояс. Растительный покров здесь очень разреженный, представлен пятнами моховых и лишайниковых тундр среди обширных каменных россыпей и скальных обнажений (Горчаковский, 1975; Дегтева и др., 1997; Мартыненко, 1999; Шакиров, 2011).

Область Северного Урала в рамках изучаемого региона разделена на шесть провинций. В подзоне северной тайги выделены Ыджидпармская, Верхнешугерская, Вольянская

Ыджидпармская, Верхнешугерская, Вольянская, в средней тайге – Высокопармская, Поясово-Каменьская, Лозьвинская.

Речная сеть густая. С западного макросклона стекают крупные реки Косьва, Вишера, Печора, Илыч с притоками Уньей, Подчеремом, Щугером, с восточного – Северная Сосьва с многочисленными притоками, Лозьва, Ивдель, Вижай. Большинство рек протекают в широких, заболоченных межгорных котловинах и имеют равнинный облик.

Климат в области холодный, избыточно влажный, среднеконтинентальный. Среднемесячные температуры января колеблются от -18°C до -20°C , июля – $+14^{\circ}\text{C}$... $+15^{\circ}\text{C}$. Период со среднесуточной температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$ длится от 80 дней на севере до 110 дней на юге. На восточном макросклоне выпадает до 450 мм осадков в год, на западном макросклоне – 600 мм, в высокогорной части – свыше 1000 мм (Шакиров, 2011).

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

Характерной чертой развития природной обстановки в четвертичный период и особенно в неоплейстоцене (800 000 – 10 000 л. н.) являются периодически повторяющиеся похолодания климата планетарного масштаба. Наиболее явно выраженные в высоких широтах они приводили к очень значительным и даже катастрофическим перестройкам ландшафтов, животного и растительного мира и в значительной мере обусловили их нынешний облик. В приполярных областях формировались гигантские массы льда, которые постепенно разрастались и охватывали огромные территории.

Для решения поставленных в данной работе задач достаточно и необходимо охарактеризовать природный процесс, начиная с максимальной фазы поздневалдайского оледенения, т.е. в период последних 20 тыс. лет. Определяющее значение для формирования облика зональных, конкретных и локальных фаун булавоусых чешуекрылых ЕСВР имели события голоцена, а окончательно современное видовое наполнение они получили уже в эпоху антропоцена.

Поздневалдайская эпоха плейстоцена сейчас изучена достаточно детально и датируется интервалом от 24 900 – 23 000 до 10 300 – 10 000 л. н. В развитии природных процессов этого времени на основе радиометрических, геологических, гляциоморфологических и палеобиологических данных исследователи выделяют две основных фазы. Кульминация материкового оледенения на Европейском субконтиненте наступила 18 400 – 17 700 л. н., когда льды Скандинавского ледникового покрова достигли Балтийской гряды и Валдайской возвышенности. Русская равнина в данный период подвергалась материковому оледенению лишь на крайнем севере и северо-западе и в основном за счет Новоземель-

ского ледника, растекавшегося на суше тремя потоками. В районе Тиманского кряжа, вероятно, происходила его конвергенция со Скандинавским ледником. На Урале сплошной ледниковый покров распространялся до 62° с. ш., южнее формировались лишь локальные ледники в наиболее высоких частях хребта. В Сибири в максимум похолодания большая часть территории была свободна ото льда. Данная ледниковая фаза характеризуется наибольшим похолоданием за весь позднеплейстоценовый период. В это время на периферии полярных областей средние температуры самого теплого месяца редко превышали 0 °С, в то время как в центральных районах они почти всегда сохранялись на уровне 25–30 °С ниже нуля. В перигляциальных областях летние температуры были на 5–7 °С на севере и на 4–5 °С на юге ниже современных. В пределах криолитозоны Русской равнины январские температуры доходили до -39 °С, а часто опускались и до -50 °С. Зима отличалась малоснежностью – в это время преобладали мощные антициклональные системы, обеспечивавшие малооблачную погоду. В целом в эпоху максимума поздневалдайского похолодания установлено резкое сокращение осадков (Марков и др., 1965*а,б*; Боярская, Малаева, 1967; Гитерман и др., 1968; Чеботарева, Макарычева, 1974, 1982; Косминский, 1977; Величко, Фаустова, 1982; Ушаков, Ясаманов, 1984; Velichko, 1984).

Резкое похолодание климата в максимальную фазу поздневалдайского ледникового периода сопровождалось мощной регрессией моря, ширина которой достигала 1000 км в районе современного Баренцева моря и до 1300 км в Западносибирской Арктике (Динамика..., 2002; Ребристая, 2013). Таким образом, она захватывала острова Северного Ледовитого океана, открывая огромные территории шельфа для миграций перигляциальной биоты.

Большую часть Европейского субконтинента занимала область многолетней мерзлоты. На Русской равнине она распространялась на юг до 48–49° с. ш. (Величко, Зеликсон, 2001; Эволюция экосистем..., 2008). В непосредственной близости от ледника до 63–65° с. ш. располагались узкая полоса малопродуктивных тундровых сообществ, заметно расширявшаяся на северо-востоке Русской равнины. Южнее растительный покров формировался за счет сочетания тундровых и остепненных травянистых сообществ с сосново-березовыми и лиственничными (на северо-востоке) редколесьями. Ландшафты, соединявшие в себе черты современной тундры и степи и не имеющие аналогов в настоящее время, многими авторами именуется «тундростепями» (Марков, 1965; Величко, 1973; Величко, Морозова, 1982; Гричук, 1982, 1989; Болиховская и др., 2001). Растительность периода максимального оледенения на Урале отличалась широким распространением горных тундр, приуроченных к каменным россыпям, занимавшим в то время обширные площади. Эта полоса протягивалась от Северного Урала до центральной части Южного Урала (Гор-

чаковский, 1953). В непосредственной близости от сплошного ледникового покрова и возле локальных горных оледенений были широко распространены заболоченные тундры с участками зарослей карликовой березки. Не исключено, что также весьма широко были распространены тундростепи, в составе которых преобладали виды мезофильного разнотравья. Встречались, особенно в южной части Северного Урала, березовые и лиственничные перелески и редины, переходящие в редколесья (Боярская, Малаева, 1967).

Завершающую стадию деградации ледового покрова в Северной Европе (от 12 300 – 12 000 до 10 300 – 10 000 л. н.), часто называемую *позднеледниковьем*, характеризует два периода относительного похолодания – средний и поздний дриас, разделенные периодом межстадиального потепления – аллерёдом. В *среднем дриасе* (от 12 300 – 12 000 до 11 800 л. н.) ледниковый покров сохранялся в Скандинавии. На севере Русской равнины в растительном покрове господствующими формациями были ерниковые, ивнячковые, моховые и травянистые тундры со значительным участием травянистых группировок из полыней и маревых (Арсланов и др., 1981). В межстадиал *аллерёд* (11 800 – 11 000 л. н.) на большей части рассматриваемого региона началось потепление, однако в связи со все еще большой климатообразующей ролью деградирующего покровного ледника средние температуры июля были на 3–4 °С, а среднегодовые на 6 °С ниже современных. Среднегодовая сумма осадков была ниже примерно на 100 мм (Климанов, 1994). На севере тундровые сообщества были потеснены островными березовыми и еловыми лесами, распространившимися до побережья Баренцева моря. К югу они постепенно сменялись сосново-березовыми редколесьями и господством на участках возвышенности маревых сообществ. На открытых пространствах были распространены злаковые сообщества (Арсланов и др., 1981; Никифорова, 1982; Климанов, Серебряная, 1986; Якушко и др., 1988).

В *позднем дриасе* (11 000 – 10 300 л. н.) в Евразии и Северной Америке произошло глобальное ухудшение климата. Среднегодовые температуры на северо-востоке Русской равнины были ниже современных примерно 4 °С, за год выпадало осадков на 250 мм меньше, чем в наше дни. Такая сухость воздуха здесь может быть объяснена экранирующим влиянием еще сохранявшегося Скандинавского ледника. В данный период на севере Скандинавии, на Земле Франца-Иосифа произошло увеличение площади ледникового покрова, существовали арктические условия (Andersen et., al, 1995; Климанов, 1994). Похолодание привело к повсеместной массовой деградации лесной растительности. Широкое распространение на севере Русской равнины получили травянистые сообщества с господством маревых, полыней и ерниковых ценозов. Елово-березовые редколесья сохранялись, очевидно, лишь в долинах рек. К югу площади редкостойных березняков возрастали, но

Таблица 2 – Периодизация голоцена европейского Северо-Востока России*

Схема Блитта–Сернандера			Общая тенденция изменения климата	Схема Нейштадта
Период	Фаза	Нижняя граница, л. н.		
Субатлантический	ранний	1 200	похолодание	Поздний голоцен
	поздний	1 800	потепление	
	ранний	2 300	похолодание	
Суббореальный	поздний	3 200	похолодание	Средний голоцен
	средний	4 300	потепление	
	ранний	5 000	значительное похолодание	
Атлантический	поздний	6 000	значительное потепление	
	средний	7 200	незначительное похолодание	
	ранний	8 000	потепление	
Бореальный	поздний	8 300	похолодание	Ранний голоцен
	ранний	9 000	потепление	
Предбореальный	поздний	9 900	похолодание	
	ранний	10 200	потепление	

* – компиляция на основе лит. источников (Нейштадт, 1957; Никифорова, 1982; Восточноевропейские леса..., 2002; Эволюция экосистем, 2008; и др.).

все равно обширные пространства были заняты тундростепными сообществами.

Голоцен характеризуется окончательной деградацией ледников, потеплением климата и формированием современных природных зон (Кинд, 1976). Принято выделять пять периодов голоцена. К раннему голоцену относят предбореальный и бореальный периоды, к *позднему голоцену* – атлантический, суббореальный и субатлантический (табл. 2).

Предбореальный период (10 300 – 9 200 л. н.) Северной Европы подразделяется на две фазы. Потепление в раннюю предбореальную фазу вызвало широкое распространение лесной растительности на север. В долинах Пинеги и Вычегды в это время господствовали сосновые леса с примесью ели и березы. В устье Северной Двины росли в основном березовые леса с примесью ели и сосны, а в среднем течении Печоры более широкое распространение получили еловые формации. Сходные тенденции в изменении растительного покрова наблюдались на севере Урала и Западносибирской равнины. На всем Урале началось отеснение лиственницы и широкое распространение еловых лесных сообществ со

значительным участием кустарниковых форм березы. На Полярном Урале были распространены елово-лиственничные с березой леса, имевшие северотаежный облик. К северу от 66° с. ш. на востоке Русской равнины, Урале и в Западной Сибири редколесья постепенно сменялись безлесными тундроподобными группировками, среди которых сохранялось еще немало сообществ перигляциального облика из злаков, полыней, ксерофитных и ксерогалофитных маревых и арктических плаунов. Среди травянисто-кустарничковых ассоциаций преобладали злаковые и осоковые. Господствовавшие на крайнем северо-востоке региона (Большеземельская тундра, Югорский п-ов, о. Вайгач, арх. Новая Земля) и на Ямале арктические тундры сменились кустарничковыми. Тундровые сообщества, очевидно, сохранялись в данный период и в высокогорьях северных областей Урала (Хотинский, 1977; Андреев и др., 1995).

Приблизительно 9 900 л. н. в максимум предбореального потепления средние температуры января оставались ниже современных примерно на 7° С. Затем началось позднее предбореальное кратковременное похолодание. Климат того времени был суше и холоднее современного. Это вызвало некоторое сокращение площадей облесенных территорий на севере и северо-востоке Европы, где господствующее положение вновь вернулось к растительным группировкам позднеледникового комплекса – ксерофитным полынно-маревым с арктическими плаунами, кустарниковым березовым и ольховникам. Ель сохранялась лишь в долинах рек. Очевидно именно в данный период на территориях, лежащих южнее 66° с. ш., на плакорах широко распространились елово-березовые криволесья, далее к югу они сменялись высокотравными березняками и степными ценозами, тянувшимися сплошной полосой от Центральной Европы до гор Южной Сибири (Клеопов, 1990). Можно сказать, что к концу предбореального периода на северо-востоке Европы в целом завершился распад гиперзонального природного комплекса позднего плейстоцена и начала формироваться зональная структура ландшафтов – появились тундровая, лесная и степная зоны растительности.

Начало *бореального периода* (9 200 – 8 000 л. н.) связывают со значительным потеплением на всей территории Евразии. Достаточно четко выделяются две фазы развития климата и растительности в данный период. Раннебореальная фаза (9 200 – 8 300 л. н.) наиболее продолжительная и характеризуется некоторым потеплением по сравнению со второй половиной предбореального периода. Так называемый *бореальный термический максимум* наиболее четко проявился в Сибири и на Дальнем Востоке. На большей части Русской равнины (кроме северо-востока) и в Фенноскандии климат в это время сохранялся относительно прохладным и сухим. Это явление объясняют существованием здесь устойчивого антициклона, связанного с остатками ледникового покрова в Скандинавии и

возникновением мощного потока теплых и влажных воздушных масс, огибавших с севера Фенноскандию и отеплявших Сибирь (Хотинский, 1977).

Общее потепление климата вызвало новое продвижение лесной растительности к северу – ее граница на северо-востоке Европы в то время располагалась на 100–200 км севернее современной. В этот период начинает отчетливо формироваться подзональная структура покрова таежных лесов. На севере и северо-востоке Русской равнины сформировались подзоны северной и средней тайги. Северная граница среднетаежных лесов проходила здесь примерно по 64° с. ш., т.е. практически совпадала с современной. На плакорах господствовали темнохвойные еловые формации, достигшие своего расцвета в среднем течении Печоры примерно 8 700 л. н. В качестве примеси в них присутствовали пихта и кедр. В бассейне Вычегды преобладали еловые и березовые леса. Севернее 64° с. ш. леса имели более осветленный северотаежный облик. На плакорах были широко распространены чистые березняки почти без примеси хвойных пород. Березовые леса на севере Русской равнины в раннебореальную фазу занимали всю современную лесотундру и частично тундру. Ельники преобладали, очевидно, лишь в долинах крупных рек, таких как Мезень и Печора. Важной особенностью лесных сообществ являлось присутствие в их составе травянистых группировок из марей, полыней, что указывает на сохранение перигляциального растительного комплекса в этой части рассматриваемой территории. Из-за устойчивого антициклона на большей части Русской равнины на месте современных широколиственных, хвойно-широколиственных и южнотаежных лесов господствовали березовые формации, примерно соответствовавшие современным осиново-березовым лесам Западной Сибири, развивающимся в условиях относительно сухого и холодного климата (Савина, Хотинский, 1982). Подзона лесотундры в раннебореальное время была значительно шире современной, лишь на побережье Баренцева моря она сменялись кустарничковыми, лишайниково-вороничными и лишайниково-ерниковыми тундровыми ассоциациями.

Начало второй фазы бореального периода (8 300 – 7 900 л. н.) знаменует кратковременное, но сильное похолодание. На севере Русской равнины впервые в голоцене четко формируется зона тундры, южная граница которой почти совпадала с современной, лишь на крайнем северо-востоке занимая более северное положение. Здесь господствовали ерниковые, ивнячковые, кустарничковые, травянистые и моховые тундры. Полоса березовых лесов отодвинулась на юг. В ней значительно увеличилось участие тундровых группировок из ерника и ив. Хвойные леса в бассейнах Северной Двины, Вычегды, Средней Печоры также значительно осветлились за счет березы, из их состава выпала пихта. В травянистом покрове широкое распространение получили папоротники. Во второй половине

бореального периода на Севере Европы и особенно в Западной Сибири начались интенсивные процессы заболачивания и торфообразования (Никифорова, 1982).

Атлантический период (8 000 – 5 000 л. н.) характеризуется значительным потеплением климата на всей рассматриваемой территории, что привело к резкому сдвигу природных зон на север. В развитии растительности на северо-востоке Русской равнины и Урале в данный период прослеживается три фазы. В *раннеатлантическое время* (8 000 – 7 200 л. н.) широкое распространение (самое значительное за рассматриваемый период голоцена) получили еловые леса. Граница лесной зоны в то время была смещена здесь на 100 – 150 км к северу от современной. При этом четко проявлялась широтная зональность. В Мезенско-Вычегодском междуречье и в среднем течении Печоры растительность имела среднетаежный облик, в нижнем течении Печоры, Колвы, Море-Ю – северотаежный. И только к северу и северо-западу еловые леса носили редкостойный характер и значительные площади были заняты ерниковыми тундрами (Никифорова, 1982).

В *среднеатлантическое время* (7 200 – 6 000 л. н.) произошло незначительное похолодание (на 1–2°C) и уменьшение осадков, проявившееся в основном на севере и северо-востоке Европы. Вследствие этого произошло сокращение площадей еловых лесов и увеличение роли березняков с подлеском из кустарниковой березы и расширение границ ерниковых сообществ в зоне лесотундры. Наиболее увлажненные местообитания занимали ивняки. В травяно-кустарничковом ярусе доминировали осоковые, а в моховом покрове – зеленые мхи.

Позднеатлантическое время (6 000 – 5 000 л. н.) обычно именуется атлантическим термическим максимумом, так как оно характеризуется значительным потеплением климата, вызванное перестройкой атмосферной циркуляции. Наибольшее повышение температур происходило в полярных областях. На северо-востоке Европы среднегодовые температуры были выше современных на 3–4°C. Количество осадков было выше по сравнению с современным на 50–100 мм.

Границы растительных зон период атлантического термического максимума были максимально за весь голоцен сдвинуты на север. В лесных сообществах Русской равнины и Урала эдифицирующая роль принадлежала по-прежнему ели. На побережье Баренцева моря здесь росли леса северотаежного облика, в которых преобладала ели с примесью пихты, кедра и сосны. На заболоченных низинах преобладали березовые леса с подлеском из ерника. На месте современной средней тайги были развиты южнотаежные леса со значительной примесью дуба, вяза, клена и лещины. Северная граница средней тайги располагалась на 450–550 км севернее современной. Травяно-кустарничковый покров приобрел мозаичность. На хорошо дренируемых участках преобладали злаково-разнотравные со-

общества, на эродированных склонах – полыни, а увлажненные места обитания занимали осоки, в моховом покрове преобладали сфагны (Гричук, 1969; Климанов, 1982; Никифорова, 1982).

Суббореальный период (5 000 – 2 300 л. н.) подразделяется на три фазы. В *раннесуббореальное время* (5 000 – 4 300 л. н.) произошло значительное похолодание, четко проявившееся на всей территории Евразии. Среднеиюльские температуры в Европе в тот период были на 1°C, среднеянварские на 2–3°C, среднегодовые на 2°C, а среднегодовые осадки на 50 мм ниже современных (Болиховская и др., 1988). Похолодание привело к широкому распространению тундровых ландшафтов – граница лесной зоны на территории Европы сдвинулась на 100–200 км к югу по сравнению с позднеатлантическим временем. Почти повсеместно на севере Русской равнины и на Урале господствовали ерниковые тундры. Увлажненные и пониженные участки занимали ивняковые тундры. Из состава древостоя таежных лесов исчезли широколиственные породы, в первую очередь ильмовые, значительно сократились площади ельников.

В *суббореальный термический максимум* (4 300 – 3 200 л. н.) произошло потепление, среднеиюльские температуры были на 2°C, среднеянварские на 1°C, среднегодовые на 1–1,5°C, а среднегодовые осадки на 50 – 75 мм выше современных. Наиболее ярко суббореальное потепление выразилось на северо-востоке Русской равнины. Улучшение климатической обстановки привело к новому расцвету лесной растительности в регионе. Подзона южной тайги в данное время на Русской равнине простиралась до 64–65° с. ш. В составе южнотаежных лесов опять широкое распространение получили широколиственные породы: вяз, дуб, лещина, клен, липа. Их доля в древостое была даже выше, чем в атлантическом периоде. Многие южнобореальные, неморально-бореальные и неморальные виды растений сохранились с этого времени в составе современной лесотундры и даже южной тундры. Северотаежные леса, вероятно, достигали в своем распространении побережья Баренцева моря. В данный период начался наибольший расцвет еловых лесов на Русской равнине (Никифорова, 1982).

Последняя фаза суббореального периода (3 200 – 2 300 л. н.) характеризуется началом заметного похолодания климата в регионе. Среднегодовые температуры снизились на 2–3°C, что вызвало соответствующие перестройки в растительном покрове. На севере Русской равнины и Урале значительно сократились площади еловых лесов и заметно расширились в южном и юго-западном направлении. В древостое значительно уменьшилась примесь широколиственных пород. Ерниковые тундры на севере региона заняли господствующее положение и уже никогда не исчезали с рассматриваемой территории. Широкое распространение получают болота, на которых доминировали осоки и зеленые мхи. По

мере отступления лесов на севере Урала и Ямала дифференцируется сначала лесотундра, а концу периода и тундровая зона.

Субатлантический период (последние 2 300 лет) подразделяется обычно на четыре фазы. В первую (2 300 – 1 800 л. н.) продолжалось дальнейшее похолодание и расширение тундровой зоны. Граница лесной растительности, вероятно, была южнее современной на 150 км. Сократились площади еловых лесов, одновременно возросло значение сосняков и березняков. Во второй фазе периода (1 800 – 1 200 л. н.) произошло некоторое потепление климата (малый термический оптимум). Средние температуры июля в это время на севере Восточной Европы были выше современных примерно на 2°C, января на 1,5–2°C. Средняя годовая сумма осадков здесь была выше современной на 50–75 мм. К югу разница данных показателей климата уменьшалась, и на юге Русской равнины они мало отличались от современных. Улучшение климатической обстановки способствовало новому расцвету темнохвойных лесов. На севере Русской равнины на территории современной тундры произрастали березовые редколесья, которые в южном направлении постепенно замещались еловыми лесами (Хотинский, 1977).

Примерно 1 200 лет назад началось новое похолодание. Тундровые сообщества, в которых преобладали ерник, ольха, папоротники и плауны господствовали на всей территории Русской равнины, лежащей к северу от широтного колена р. Печоры. Это похолодание, видимо, можно сопоставить с «малой ледниковой эпохой» 16–19 вв. (Никифорова, 1982). Современный период (последние 150–200 лет) на севере Европы характеризуется некоторым потеплением с максимумами в 30–40 гг. 20 в. и в 1995–2015 гг., минимумы отмечены в 80–90 гг. 19 в. и в 60–70 гг. 20 в. (Шварцман и др., 2001). В результате современного потепления климата, вызванного изменением химического состава атмосферы, глобальными изменениями океана, «парниковым» эффектом и т.д., произошло незначительное смещение к северу климатических поясов и как следствие этого северной границы лесов и появлению в южнотундровой подзоне небольших лесных островков из ели и березы. Так, в районе р. Печоры в период с 1960 по 1983 гг. произошло смещение зоны с преобладанием тундровых ландшафтов с юга на север от 67°12' до 67°30' с. ш. Это около 34 км, что дает скорость миграции до 1,5 км в год (Пахучий, 1995).

Последние 2000–2500 лет знаменуют начало новой геологической эпохи, когда эдифицирующую роль в экосистеме Земли играют не природно-климатические факторы, а деятельность человека, поэтому ее предложено назвать *антропоценом*. В 2008 г. предложение о выделении антропоцена в качестве формальной единицы геохронологической шкалы было представлено на рассмотрение Международной комиссии по стратиграфии и в 2019 г. официально утверждено.

2.3 Общая характеристика материала. Основные понятия, методы полевых исследований

В основе диссертации лежат материалы, которые были собраны автором в период с 1990 по 2019 гг. в 158 географических точках (локалитетах), расположенных в таежных и тундровых ландшафтных провинциях северо-востока Русской равнины и северных областях Уральской горной страны (рис. 3). Еще для 27 локалитетов сведения представлены на основе изучения многочисленных литературных источников, лепидоптерологических коллекций научного музея Ин-та биологии Коми НЦ РАН, Зоомузея СыктГУ, музея Природы Земли г. Ухты, Зоомузея МГУ, Зоологического ин-та РАН, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, ИЭРиЖ УрО РАН, ИПЭС УрО РАН, частных лиц (прил. 1).

Объектом диссертационного исследования являются булавоусые, или дневные чешуекрылые, к которым традиционно относят представителей надсемейств Papilionoidea и Hesperioidea. В последнее десятилетие появились весомые аргументы в пользу того, чтобы булавоусых чешуекрылых и толстоголовок рассматривать в ранге одного надсемейства Papilionoidea (Reiger et al., 2009; Mutanen et al., 2010). В эколого-географическом исследовании, которым, по сути, является данная диссертационная работа, мы посчитали рациональным принять данную точку зрения. Исторические латинские названия изучаемой группы чешуекрылых – *Rhopalocera* (булавоусые) и *Diurna* (дневные) – в тексте не используются. Идентификация видов и подвидов булавоусых чешуекрылых на всех этапах работы проводилась лично автором по внешним признакам имаго с помощью обширного набора определителей, атласов и опубликованных ревизий. При необходимости традиционными методами препарировались и исследовались генитальные структуры бабочек.

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; Wahlberg et al., 2003, 2005; Braby et al., 2006; Nieukerken et al., 2011; и др.) и различных фаунистических сводок (Коршунов, 2002; Львовский, Моргун, 2007; Tshikolovets, 2011; и др.). Общепринятой и устойчивой русской энтомологической номенклатуры нет. Автором совместно с О.И. Кулаковой были разработаны принципы и правила составления и употребления русских названий насекомых, которые были обоснованы и представлены на примере булавоусых чешуекрылых, стрекоз и прямокрылых ЕСВР в специальной монографии (Татаринов, Кулакова, 2019). Русские названия булавоусых чешуекрылых, употребляющиеся далее в тексте, приводятся по этой книге.

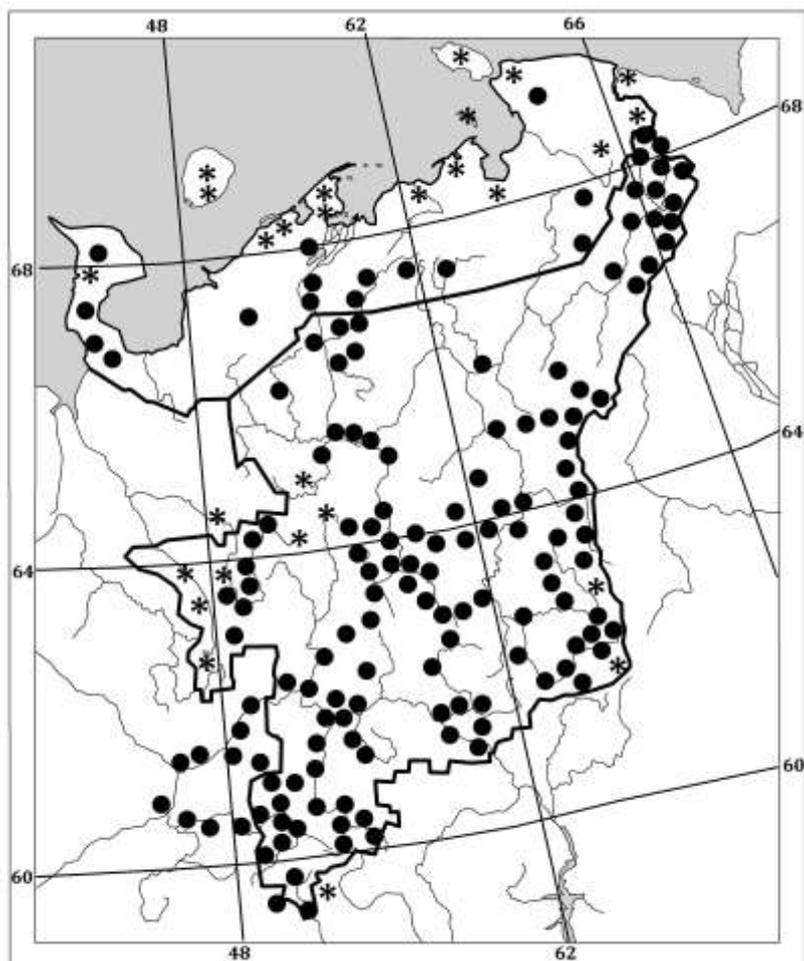


Рисунок 3 – Карта-схема расположения мест сбора материала. ● – места полевых наблюдений и сборов автора в период с 1990 по 2019 гг., * – материалы других исследователей и литературные данные.

Список выявленных таксонов Papilionoidea отдельной географической точки (локалитета) рассматривается в работе как *локальная фауна булавоусых чешуекрылых*. Методы с использованием понятий «конкретная фауна» и «локальная фауна» получают все большее распространение в сравнительном анализе фаунистических материалов. Первое понятие аналогично понятию «конкретная флора», широко распространенному в сравнительной флористике благодаря развитию идеи А.И. Толмачева (1931). Согласно Ю.И. Чернову (1975, 1989; Ревев, 1997), конкретная фауна – это композиция видов животных, фиксируемых на минимальной территории, включающей набор ландшафтов и их зональных и интразональных элементов, наиболее характерных для данной зоны с учетом региональных особенностей. Конкретная фауна/флора, рассматривается в качестве элементарной фауны/флоры региона. Она представляет собой естественную систему, обладающую территориальной и структурной целостностью и собственным генезисом (Шмидт, 1980; Макаров,

Маталин, 2009; Морозова, 2008, 2009). Совокупность конкретной флоры и фауны дает понятие «конкретной биоты» (Чернов, 1989; Penev, 1997).

Наряду с «конкретной фауной» в зоологических работах очень часто употребляется термин «локальная фауна». Сходным образом своим происхождением он обязан понятию «локальная флора», которая в ботанике трактуется как выборочная флора какого-либо географического пункта, или проба флористической ситуации в нем (Юрцев, 1975, 1997; Шеляг-Сосонко, 1980; Юрцев, Камелин, 1991; Морозова, 2009). Проблема содержания и соотношения понятий «конкретная фауна», «локальная фауна», также как и проблема «флор» в ботанике, пока остается в сфере научных дискуссий, но совершенно очевидно, что оба понятия требуют четкого разграничения. Если принять, что конкретная фауна – это реальное природное явление (Чернов, Пенев, 1993), то локальная фауна представляет собой лишь удобную рабочую единицу сравнительной фаунистики, отражающую результаты видовых учетов в определенном географическом пункте, локалитете. Посредством описания локальных фаун выявляются границы конкретных фаун, иногда локальная фауна может соответствовать конкретной фауне. Ю.И. Черновым было предложено вместо «локальной фауны» использовать термин «проба фауны», который точнее отражает сущность проблемы, но, к сожалению, так и не получил широкого признания среди зоологов (Макаров, Маталин, 2009).

Если конкретная фауна может занимать территорию разной площади, то сугубо практическое назначение понятия локальной фауны требует определенной стандартизации размерных характеристик исследуемых локалитетов. Локальной фауной в температурном поясе предложено считать композицию видов, выявленных вокруг какого-либо географического пункта в радиусе 10–15 км. В зависимости от типа ландшафта, природной зоны рельефа территории исследуемая площадь может изменяться (Penev, 1997). В зоологических работах, в которых традиционно исследуется не фауна в целом, а лишь отдельные систематические группы, размер территории локальной фауны, очевидно, может колебаться также в зависимости от эколого-хорологических особенностей изучаемых таксонов животных. В настоящей работе локальной фауной булавоусых чешуекрылых ЕСВР (далее ЛФ) считается композиция видов, выявленных во всех природных сообществах географического пункта в радиусе 20–25 км. Такая размерность ЛФ объясняется особенностями биотопического распределения и методикой отлова и количественных учетов видов данной группы насекомых.

В работе подробно анализируются 34 ЛФ, наиболее полно изученные и достаточно равномерно распределенные по ландшафтным провинциям ЕСВР. Они в полной мере

представляют состав региональной фауны Papilionoidea, включая около 95 % всех зарегистрированных видов.

Инвентаризация ЛФ велась во всех типах местообитаний, заселяемых булавоусыми чешуекрылыми в данной местности. Отлов имаго осуществлялся воздушным энтомологическим сачком. Дополнительно с целью выяснения полного видового состава и населения природных сообществ ЛФ, а также 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 отряхивание крон деревьев и кустарников. Эти приемы полевых энтомологических сборов общеприняты и подробно описаны в различных методических пособиях (Фасулати, 1971; Голуб и др., 2012; и др.). 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.

Пространственно-типологическая структура населения булавоусых чешуекрылых ЕСВР 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 конкретном местообитании в течение полевого сезона за весь период исследований. Местообитания булавоусых чешуекрылых на местности выделялись типологически, в границах растительных сообществ, или фитоценозов. В данной работе фитоценоз – необходимая (прагматическая) категория растительности, условно однородная часть растительного континуума, отличающаяся, прежде всего, по флористическому составу, а также по формам циклической динамики и продуктивности (Миркин и др., 2001). В основе описания и классификации фитоценозов, как местообитаний булавоусых чешуекрылых, лежит эколого-флористическая система Браун-Бланке (Миркин, 1985, Миркин и др., 2001; Наумова, 1995; Ипатов, Кирикова, 1998; и др.).

Выделение местообитаний булавоусых чешуекрылых по границам растительных сообществ не решает очень важную концептуальную проблему выбора «выдела сравнения» в силу существования иерархической системы фитоценологических единиц, а также разных подходов к классификации растительности. Например, топическую группировку Papilionoidea можно описывать в рамках целого класса формаций «разнотравный луг», и в данном случае мы будем иметь один набор видов и их соотношение по обилию. Но анализ можно проводить отдельно для крупнотравных и мелкотравных лугов, которые в таежной

зоне ЕСВР действительно нередко соседствуют и чередуются друг с другом. Правда, состав и структура видовых комплексов булавоусых чешуекрылых двух сравниваемых выделов будут уже иными. «Получаемая картина распределения животных существенно зависит от размера ячеек и характера сетки, накладываемой на изучаемое явление» (цит. по: Песенко, 1982, с. 233). Как отмечает Ю.А. Песенко (1982, с.234), обсуждая вопросы зоогеографического районирования, «основным принципом выбора первичных выделов <...> должна быть минимизация экологических факторов на результирующую классификацию». Это же правило приемлемо и при проведении геоэкологических исследований. 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*. Данный фитоценологический уровень подобран апостериори, он наиболее адекватно отвечает применяемым подходам к изучению пространственно-типологической структуры населения Papilionoidea и масштабу проводимых исследований.

Пространственное распределение и структуру топических группировок булавоусых чешуекрылых изучали путем количественных учетов имаго в различных типах местообитаний. На рекогносцировочном этапе исследований ЛФ проводилось изучение разнообразия местообитаний булавоусых чешуекрылых и их сочетания (мозаики) на местности. Выбор учетного участка определялся его размерными характеристиками, отвечающим минимальным требованиям количественных учетов булавоусых чешуекрылых (см. ниже), характером границ и положением в континууме растительного покрова. Предварительное заключение о типе местообитания давалось с помощью физиономической классификации растительности по доминирующим видам, эвристико-статистическом методом (Василевич, 1962, 1969, 1971, 1972, 1975, 1980; Василевич и др., 1980). Подробное описание растительного покрова местообитания с помощью стандартной процедуры метода Браун-Бланке проводилось после окончательного утверждения его в качестве учетного участка. Заполнение геоботанических бланков, составление таблиц и синтаксономический анализ в большинстве случаев автор выполнял самостоятельно, но с обязательной последующей заверкой результатов сотрудниками отдела геоботаники Института биологии Коми НЦ УрО РАН и кафедры ботаники (биологии) СыктГУ, а в совместных экспедиционных выездах – самими специалистами-фитоценологами. Заполненные бланки геоботанических описаний за весь период исследований хранятся в отделе экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

На начальном этапе проведения геоэкологических исследований булавоусых чешуекрылых ЕСВР (1991–1994 гг.) обилие видов в местообитаниях оценивалось преимущественно методом безвыборочного вылова имаго на площадках по времени с последующим пересчетом их обилия на один час (Песенко, 1972; Кузякин, Мазин, 1984). В дальнейшем обилие видов оценивали по результатам учетов имаго на трансектах (Yamamoto, 1975; Pollard, 1977; Pollard, Yates, 1993; Малков, 1994). Проблема сравнительных преимуществ площадочного и линейного методов учета насекомых неоднократно обсуждалась на страницах научной печати, например, эта она подробно освещалась в классической работе А.А. Любищева (1958). По мнению исследователей (Gall, 1985), метод трансект предъявляет менее жесткие требования к распределению вида внутри биотопа, а ориентировочный характер количественных оценок можно признать допустимым в зоогеографических и геоэкологических работах (Малков и др., 2011). Он с успехом применялся в изучении пространственно-типологической структуры булавоусых чешуекрылых в условиях умеренного пояса различных регионов Евразии (Малков, 1985; 1994; Малков и др., 1994; Малков, Малков, 1996; Бондаренко и др., 1998, 1999; Мартыненко, 2004; Бондаренко, 2005; Сасова, 2008; Горбач, 2013).

Выбор длины учетной трансекты определялся несколькими условиями, но в первую очередь диктовался размерными характеристиками и положением местообитания на местности, характером границ растительного покрова участка и мозаикой соседних биотопов. Большое влияние на выбор длины учетного маршрута имела видовая плотность булавоусых чешуекрылых: в потенциально бедных дневными бабочками местообитаниях (например, мохово-лишайниковые, каменистые лишайниковые тундры, злаковые луга, сегетивные антропогенные ценозы) трансекты закладывались более длинными, чем в богатых видами сообществах (смешанно-крупнотравные, нивянико-клеверные луга). В общем диапазоне длина трансект колебалась от 100 м (мелкотравные таежные луга, бечевники, интразональные местообитания тундровой зоны) до 2000 м (кустарниковые, кустарничково-моховые плакорные тундры). Ширину трансекты определяли строго в 10–15 м и лишь в редких случаях для каждого вида отдельно по удвоенной средней дальности обнаружения (Малков, 1994). Минимальные и максимальные значения площади участка также обусловлены техническими критериями проведения учетов. Подсчет летающих бабочек на площади менее 0,1 га (сотки) не имеет смысла, а на площади более 3 га является слишком трудоемким, что в конечном итоге может отразиться на качестве визуальной фиксации видов.

Во время продвижения по маршруту в зависимости от общей плотности имаго и числа одновременно летающих видов делались остановки через каждые 50, 75 или 100 м, во

время которых проводилась визуальная фиксация всех бабочек, находящихся впереди наблюдателя в пределах означенного учетного коридора. Учеты на одной трансекте повторялись несколько раз по возможности 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 оценки состояния популяций отдельных (главным образом редких и охраняемых) видов булавоусых чешуекрылых применялась методика визуального маршрутного учета и расчета плотности видов, предложенная Н.Г. Челинцевым (2002).

Общий подсчет отловленных и учтенных в природных сообществах особей булавоусых чешуекрылых специально не проводился. По самой приблизительной оценке за весь период исследований на территории ЕСВР автором было зарегистрировано разными способами более 30 000 экз. имаго, гусениц и куколок 133 видов. За весь период фаунистических сборов и количественных учетов ориентировочно пройдено более 3 тыс. км. Большая часть собранного и обработанного для коллекционного и фондового хранения материала размещена в научном музее Института биологии Коми НЦ УрО РАН и Зоологическом музее СыктГУ.

2.4 Методы анализа данных и представления результатов

Оценка обилия видов в топических группировках. Состав и структура топических группировок булавоусых чешуекрылых в работе представлены и анализируются на основе относительного обилия видов. На наш взгляд, в геоэкологических описаниях состав и структуру видовых группировок нагляднее всего отражают именно меры относительного обилия. Кроме того, использование значений относительной численности видов в известной степени нивелирует возможные ошибки полевых учетов. Последние возникают, обычно, из-за неправильно выбранной методики сбора материала, незнания или игнорирования каких-либо особенностей биологии видов и связаны с целым рядом других

субъективных факторов, возможность негативного влияния которых на результаты биологических исследований неоднократно обсуждалась в литературе (Любищев, 1958, 1969а,б; Песенко, 1982; Морозов, 1992, 1996, 1997а,б).

Для описания доминантной структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых и оценки частотного распределения видов использовалась пятибалльная ограниченная сверху логарифмическая шкала относительного обилия видов (Песенко, 1982; Горбач, 2013). Общий вид логарифмической шкалы приведен в таблице 3. Балл обилия рассчитывался на основе генеральной выборки, то есть по количеству экземпляров вида, отловленных в данном биотопе за весь период исследований. Так как балл обилия учитывает объем выборки и не зависит от значения обилия наиболее массового вида, он позволяет производить сравнение частотного распределения видов, между местообитаниями с резко различной численностью видов. Основным ограничением является невозможность получить выборки, адекватно описывающие население обширных территорий. Величина классового интервала шкалы имеет последовательно увеличивающуюся длину шага, рассчитываемую по правилу геометрической прогрессии со знаменателем

$$d = N^{1/k},$$

где N – объем выборки, k – число классов. Значение верхней границы a -го класса определяется как $N^{a/k}$, где $a = 1, 2, \dots, k$. Величина a -го классового интервала вычисляется по формуле

$$b_a = N^{a/k} - N^{(a-1)/k}.$$

Балл, характеризующий объект с n числом наблюдений в выборке объемом N , является целым числом и заключен в промежутке $k \log_N n \leq a \leq (k \log_N n + 1)$.

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. Наиболее обильные виды исследователи обычно именуют *доминантными*. Как справедливо заметил Ю.А. Песенко (1982, с. 23), этот «термин нельзя признать удачным, так как доминирование имеет биологический смысл лишь при условии взаимодействия особей разных видов». Поэтому при характеристике структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых в настоящей работе мы пользуемся понятием «наиболее обильный вид» или «доминирующий по численности вид». Опыт многолетних полевых исследований булавоусых чешуекрылых показал, что на ЕСВР таковыми являются, обычно, три-четыре вида, доля которых в сборах превышает 10–15 %. По логарифмической шкале они имеют баллы обилия 4 или 5. Еще от трех до пяти видов, доля каждого из которых в группировке лежит в интервале от 7 до 15 % в данной работе относятся к категории субдоми-

Таблица 3 – Пятибалльная логарифмическая шкала оценки относительного обилия видов (Песенко, 1982)

Балл обилия	Граница классового интервала		Категория относительного обилия
	нижняя, $n(a)_{\min}$	верхняя $n(a)_{\max}$	
1	1	$N^{0.2}$	Единично
2	$N^{0.2}+1$	$N^{0.4}$	Мало
3	$N^{0.4}+1$	$N^{0.6}$	Средне
4	$N^{0.6}+1$	$N^{0.8}$	Много
5	$N^{0.8}+1$	$N^1=N$	Очень много

нантов по численности первого (10–15 %) и второго (7–10 %) порядков. Как правило, их обилие в группировке соответствует баллу 3. Совокупная доля доминантов и субдоминантов по численности в учетах 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 всех вместе их мы именуем «фоновыми». Данный термин достаточно широко используется лепидоптерологами, однако трактуется по-разному, в зависимости от способа оценки обилия видов в природных сообществах и ландшафтах.

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

Оценка видового разнообразия. Пространственное варьирование видового разнообразия включает два основных аспекта: ландшафтно-типологический и регионально-исторический (Чернов, 1975; Чернов, Пенев, 1993). Им соответствуют представления об инвентаризирующем и дифференцирующем разнообразии, которые ввел в практику экологических исследований Р. Уиттекер (Whitaker, 1970, 1972, 1977).

При рассмотрении инвентаризационного аспекта определяется общий уровень разнообразия видов в экосистеме. Формализация данных осуществляется в форме цифровых значений индексов или с помощью графиков частотных и ранговых распределений видов. При характеристике инвентаризационного разнообразия учитывается только число видов и обилие каждого вида в экосистеме, при этом не важно, какие именно виды образуют это

сообщество. Р. Уиттекер определил четыре уровня инвентаризационного разнообразия. В эколого-фаунистических работах центральной анализируемой и оцениваемой категорией является α -разнообразие, под которым понимается разнообразие видов внутри одного местообитания (Мэгарран, 1992; Татаринов, Долгин, 2010).

Показатели α -разнообразия можно разделить на две основные категории. Первую составляют показатели видового богатства, ко второй относятся показатели неоднородности, которые одновременно учитывают видовое богатство и выравненность видов по обилию. Видовое богатство – важнейшая интегральная характеристика природного сообщества и одна из самых простых мер видового разнообразия. Видовое богатство природных сообществ во многом зависит от физико-географической и экологической характеристики территории, а также ее исторического развития. В практике фаунистических исследований видовое богатство оценивается путем подсчета количества видов (S), входящих в состав сообщества, а также с помощью специальных индексов видового богатства. Главные достоинства показателя S : отсутствие необходимости в сложных математических расчетах и легкость восприятия. Основной недостаток – большая чувствительность к размеру учетной единицы. Количество видов возрастает с увеличением исследуемой площади или с увеличением количества проб на одном участке сообщества.

На практике выявить все виды даже отдельной таксономической группы живых организмов, заселяющих природное сообщество, бывает затруднительно, а то и невозможно. Основная причина этого заключается в том, что виды в сообществе имеют разную численность и поэтому вероятность быть обнаруженными у них неодинакова. Кроме того, необходимо учитывать характер распределения видов (случайный, агрегированный), сезонные и циркадные особенности жизненного цикла, недостатки методики сборов и наблюдений, неблагоприятные погодные или климатические условия и другие объективные и субъективные факторы. То есть, в большинстве случаев исследователь имеет дело лишь с выборкой видов, или более-менее значимой частью от полного количества видов (S^*) в сообществе: $S^* \geq S$.

Кроме числа видов любое природное сообщество обладает еще одной важной характеристикой – числом особей всех видов, входящих в его состав. Количество особей всех выявленных в сообществе видов обозначается прописной латинской буквой N . Величина N , которую часто называют объемом выборки, будет обязательно возрастать с увеличением размера учетной единицы (количества проб или площади сообщества). Поэтому прямое сравнение сообществ по количеству видов, зависящему от объема выборки, является не совсем корректным, так как может исказить или маскировать истинные различия их

видового богатства. Для преодоления этой трудности логично сравнивать не простое количество видов, а некие эмпирические показатели, связывающие оба компонента S и N .

Было предложено несколько подобных индексов, два наиболее распространенных: Менхиника (D_{Mn}) и Маргалефа–Глисона (D_{Mg}). В данной работе используется последний индекс:

$$D_{Mg} = (S-1) / \ln N$$

Чем выше значение индекса, тем выше видовое богатство в сообществе. Он зависит от размера выборки, однако считается одним из лучших показателей в своей группе (Мэгарран, 1992).

Показатели видового богатства не учитывают очень важную особенность практически любого природного сообщества или таксоцена, а именно разную численность видов, входящих в его состав. Поэтому вывод по сказанному можно сделать следующий: адекватно оценить уровень видового разнообразия в природном сообществе без учета выравнивания видов по обилию невозможно. Для оценки видового разнообразия с учетом выравнивания видов булавоусых чешуекрылых по обилию использовались индексы неоднородности, которые показывают, насколько исследуемое сообщество богато входящими в его состав видами и в тоже время неоднородно по соотношению их численности. Основной переменной в индексах неоднородности, кроме N и S является число особей каждого вида.

Количество особей каждого (i -го) вида в сообществе обозначается строчной латинской буквой n . Отношение количества особей какого-то одного (i -го) вида к числу особей всех видов дает важный показатель – долю этого вида в сообществе:

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

Доля вида в сообществе еще часто именуется относительным обилием вида. Доверительный интервал доли определялся при помощи критерия Стьюдента:

$$p^* = p \pm t_{st} m(p),$$

где $m(p)$ – ошибка доли; t_{st} – табличное значение критерия Стьюдента.

В настоящее время разработано и применяется в экологических исследованиях множество индексов неоднородности. Критический анализ применения в экологических исследованиях индексов неоднородности проведен и достаточно широко представлен в литературе (Чернов, 1971; Песенко, 1978, 1982; Alatalo, 1981; Мэгарран, 1992; Ваев, Ренев, 1993; Hubalek, 2000; и др.). Для оценки инвентаризационного разнообразия булавоусых чешуекрылых в природных сообществах мы использовали два индекса доминирования,

которые уделяют основное внимание обилию самых обычных видов: Симпсона (D_{Sm}) и Бергера-Паркера (d).

Индекс Симпсона описывает вероятность того, что особи, случайно изъятые из неопределенно большого сообщества, будут принадлежать к разным видам:

$$D_{Sm} = \sum p_i^2, \quad \text{где } i = 1, 2 \dots S$$

По мере увеличения D_{Sm} разнообразие видов в сообществе уменьшается. Поэтому индекс Симпсона часто используют в обратной форме – $1/D_{Sm}$. Эту меру называют еще индексом полидоминантности. Главным достоинством индекса Симпсона простота его расчета и восприятия. Он слабо зависит от видового богатства, но чувствителен к присутствию в выборке наиболее обильных видов. Кроме того, высокая или низкая величина индекса определяется моделью распределения видовых обилий для случаев, когда число видов превышает 10.

Индекс Бергера-Паркера:

$$D_{B-P} = N_{max} / N,$$

Увеличение значения индекса Бергера-Паркера, как и индекса Симпсона, означает увеличение степени доминирования одного или немногих видов, а значит уменьшение видового разнообразия в сообществе, в связи с чем, часто используется величина обратная индексу Бергера-Паркера $1/d$. Этот индекс очень легко рассчитывается, независим от количества видов, но на него влияет объем выборки. Многие исследователи считают его одной из лучших мер видового разнообразия.

По мнению многих исследователей (Одум, 1986; Бигон и др., 1989; Мэггаран, 1992), индексы видового разнообразия менее показательны, чем графическое представление данных. В своей работе мы использовали два способа графического описания видового разнообразия: частотное и ранговое распределение видов (Песенко, 1982).

Частотное распределение – распределение частот (чисел) видов с определенным количеством принадлежащих каждому из них особей. Частоты видов располагаются в последовательности не по своей величине, а по значению количества особей: от редких видов к обильным. Данные обычно представляются в виде гистограмм. На графике по оси ординат откладывается количество особей, по оси абсцисс – количество видов.

В природном сообществе большинство видов, обычно, представлено единичными экземплярами, и всего лишь несколько видов – очень обильны. Частотные распределения в интегральной форме отражают видовую структуру сообщества. Их форма определяется соотношением частот редких видов и видов со средним обилием, тогда как массовые виды

уходят в «хвосты» распределений. Поэтому частотные распределения чаще применяются при анализе структуры растительности и животного населения природного сообщества.

Ранговое распределение графически отражают в виде кривой доминирования, или, как ее еще называют, кривой значимости видов. При построении графика рангового распределения по оси ординат откладываются значения обилия вида (относительное обилие или количество особей), а по оси абсцисс – последовательность видов в порядке убывания их численности (порядковый номер ранжированного по обилию вида). В отличие от графика частотного распределения здесь отдельно представлены все виды изучаемого сообщества, обилие показывают которых точкой на поле графика. Если все точки соединить, то получится характерная кривая доминирования видов.

Анализ графиков распределения обилий видов проводится с учетом более-менее устоявшихся к настоящему времени теоретических моделей, предполагающих процессы формирования структуры сообщества и объясняющих причины наблюдаемого соотношения видов в них. Были предложены более десяти моделей, но всеобщее признание получили четыре:

1. *Модель геометрического ряда* отражает ситуацию, когда в природном сообществе наблюдается сильное доминирование по обилию одного или очень немногих видов на фоне низкого видового богатства и низкой численности редких видов. График рангового распределения видов такого сообщества выглядит как круто наклонная прямая или почти прямая линия. Модель геометрического ряда обычно характеризует сообщества, находящиеся на ранних стадиях сукцессии, развивающиеся в суровых условиях среды, а также испытывающих сильную антропогенную нагрузку.

2. *Модель логарифмического ряда* характеризует сообщества с малым числом обильных видов и большой долей редких. Кривая доминирования, отвечающая лог-ряду, на графике имеет крутой наклон и длинный пологий «хвост». Как и в случае геометрического ряда, логарифмическое распределение обилий видов наблюдается, если в сообществе определяющее значение имеет опять-таки какой-то один фактор или немногие экологические факторы, но пространство ниши разделено по иерархическому принципу.

3. *Модель логарифмически нормального распределения* описывается S-образной кривой. Такое распределение характерно для систем, когда величина некоей переменной определяется большим числом факторов. Эта модель наиболее вероятна для больших, зрелых и разнообразных и ненарушенных сообществ.

4. *Модель «разломанного стержня»* была предложена Р. Мак-Артуром (MacArthur, 1972), который допустил, что в некоторых природных сообществах обилие каждого вида определяется случайным разделением какого-либо существенного параметра ниши между

видами без перекрывания между ними. Предполагается, что в сообществе используются все ресурсы, а конкурентоспособность каждого вида представляет собой случайную переменную. Кривая доминирования, отвечающая данной модели, полого наклонная.

Опираясь на эти теоретические модели при сравнении кривых доминирования, можно зафиксировать изменения видовой структуры сообщества. Непосредственным объектом анализа может быть форма кривых или при неизменной общей форме – количественные значения его параметров. Форма кривых может характеризовать тип сообщества, сезонные изменения и стадию сукцессии, степень нарушения среды обитания. Частотные распределения, являясь интегрированным описанием, акцентируют внимание на редких и среднеобильных видах, тогда как ранговое распределение дает более естественную картину.

Как и насколько сильно меняется видовое разнообразие при переходе от одного сообщества к другому или вдоль градиента среды оценивает дифференцирующее разнообразие. В данном случае значение имеет не только число и обилие видов в экосистеме, но и то, какие виды ее формируют (качественный состав).

Дифференцирующее, или β -разнообразие булавоусых чешуекрылых ЕСВР охарактеризовано при помощи индексов общности по качественным и количественным данным. В работе использован, пожалуй, самый популярный среди зоологов индекс Чекановского-Серенсена, показывающий отношение числа общих видов к среднему арифметическому числу видов в двух списках. Его формула для качественных данных:

$$I_{CS} = 2a / (a+b) + (a+c),$$

где a - число общих видов на обоих сравниваемых участках; $a + b$ - число видов на первом сравниваемом участке; $a + c$ - число видов на втором сравниваемом участке.

Сравнение местообитаний с учетом обилия заселяющих их видов булавоусых чешуекрылых проводилось с помощью индекса Чекановского-Серенсена для количественных данных в форме b , модифицированного для пятибалльной ограниченной сверху логарифмической шкалы относительного обилия (Песенко, 1982):

$$I_{CSb} = \frac{1}{S} \sum_i \left(1 - \frac{|a_{ij} - a_{ik}|}{5} \right) \quad (5)$$

где $|a_{ij} - a_{ik}|$ - различия в обилии i -го вида между j -м и k -м местообитаниями, выраженном в баллах пятибалльной ограниченной сверху логарифмической шкалы относительного обилия.

Общая картина связей между видовыми комплексами булавоусых чешуекрылых разных ЛФ, учетных участков однотипных местообитаний и в разных типах местообитаний определялась с помощью метода классификации, суть которого заключается в выде-

лении групп сходных местообитаний (учетных участков) по уровню сходства состава и структуры видовых комплексов булавоусых чешуекрылых. Эти процедуры выполнялись на основе кластерного анализа (Андреев, 1980; Песенко, 1982; Мэгарран, 1992). Графически иерархическая классификация отображается в виде дендрограммы (древовидной диаграммы). Процедура построения дендрограмм подробно описана в нашем учебном пособии по оценке видового разнообразия (Татаринов, Долгин, 2010), поэтому, опуская изложение методических приемов построения последних, отметим, что в настоящей работе применялся способ среднего присоединения объектов. В тех случаях, когда число сравниваемых участков оказывалось меньше пяти и дендрограмму строить было нецелесообразно, результаты анализа представлялись в виде неупорядоченных вторичных матриц.

Для изучения связей ценологических фаун булавоусых чешуекрылых строились ориентированные графы включения-сходства, являющиеся одним из методов сетчатой классификации. Вершины такого графа соединяются стрелками, указывающими включения меньших по длине списков в более длинные на заданном пороге включения (Песенко, 1982). Таким образом, ориентированные графы включения-сходства дают информацию о доле участия видов одного биогеоценоза в видовом составе другого, и какие сообщества включаются в другие (Семкин, Комарова, 1980; Семкин, Куликова, 1981; Михалева, Петухова, 1983; Филатова, 1983). В качестве меры включения использовался индекс Шимкевича-Симпсона, показывающего отношение числа общих видов к числу видов в меньшем списке:

$$I_{CzS} = a / a + c, \quad b \geq c,$$

где a - число общих видов; c - число видов в меньшем списке.

Для анализа континуального изменения состава и структуры видовых комплексов булавоусых чешуекрылых на пробных площадях, охватывающих различные типы фитоценозов, применялись методы ординации и в частности анализ главных компонент.

Так как настоящая работа носит, преимущественно, обзорный характер, в ряде случаев приходилось объединять или «усреднять» видовые выборки булавоусых чешуекрылых. Объединение проводилось, в частности, при повышении ранга сравниваемых местообитаний (для болот, некоторых лесных и тундровых фитоценозов), а также в сравнительном анализе ценологических фаун. Объединенный список формировался из видов, присутствовавших не менее, чем в 10 % исходных списков (Песенко, 1982). Усреднялись материалы, собранные на одном учетном участке в течение нескольких полевых сезонов.

Для выяснения роли цветущих растений в топическом размещении булавоусых чешуекрылых определялась приуроченность бабочек к тому или иному объекту пищи путем сравнения доли последнего в рационе вида с его долей среди всех объектов данного клас-

са, которую объект составляет в изучаемом местообитании. Вычислена степень избирательности объекта пищи по формуле Джейкобса (Песенко, 1982):

$$D(ij) = \frac{p(ij) - p(j)^*}{p(ij) + p(j)^* - 2p(ij)p(j)^*}, \quad -1 < D(ij) < +1$$

где $p(ij)$ - доля кормового растения в рационе вида, $p(ij)^*$ - доля (покрытие) кормового растения в изучаемом местообитании.

Для изучения связей растительности с биотопической приуроченностью видов, с составом и структурой топических группировок булавоусых чешуекрылых рассчитывались τ - коэффициент ранговой корреляции (Песенко, 1976), а также квадрат корреляционного отношения (η^2) и показатель H' , отражающий широту экологической амплитуды вида (Василевич и др., 1980):

$$\eta^2 = \frac{\sum_{a=1}^m Sx_a}{\sum_{a=1}^m Sy_a}$$

где m - число признаков объектов; Sx_a - сумма квадратов межгрупповых отклонений признака a ; Sy_a - сумма квадратов отклонений от общей средней признака a .

$$H' = H/H_{max},$$

где H - функция, вычисляемая по формуле:

$$H = - \sum p_i \log p_i$$

Связь видового богатства локальных фаун булавоусых чешуекрылых с климатическими параметрами исследовалась с помощью корреляционного анализа и вычисления коэффициента корреляции r (Ивантер, 1979; Песенко, 1982; Fowler, Cochen, 1997).

При сборе сведений о фенологии видов булавоусых чешуекрылых брались во внимание методические рекомендации Б.В. Добровольского (1969) и В.Ф. Паляя (1966, 1970). Группирование видов по типу жизненного цикла и срокам лета имаго проведено с учетом работ А. Костровицки (Kostrowicki, 1969), Ю.Н. Баранчикова (1979), М.И. Фальковича (1979) и М.В. Несиной (1994, 1997; Nesina, 1994).

Названия растений в тексте приводятся по книге «Современная номенклатура сосудистых растений европейского Северо-Востока России» (Груздев и др., 1999).

Большинство математических расчетов и графических построений сделано на компьютере с помощью разнообразных программных продуктов, используемых в современных биологических исследованиях.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ БУЛАВОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

3.1 Видовой состав, таксономическая структура фауны

Для выявления закономерностей пространственного размещения животных большое значение имеет полнота знаний о видовом богатстве и таксономической структуре фауны исследуемой территории. По мнению А.И. Толмачева (1941, 1970, 1974), видовое богатство, оцениваемое по числу видов, представляет основу количественной характеристики флоры, а установленное соотношение надвидовых таксонов – основу ее качественной характеристики. В полной мере это суждение можно отнести и к фауне. Таксономическую структуру флоры обычно характеризуют на основе удельного веса 10–15 крупнейших растительных семейств или родов (Толмачев, 1970, 1974; Малышев, 1975; Шмидт, 1980). В энтомологии в силу колоссального видового разнообразия насекомых фаунистические исследования ограничиваются отдельными отрядами, подотрядами или даже семействами. Число семейств булавоусых чешуекрылых стабильно практически на всей территории ЕСВР (шесть, на самом крайнем севере – пять), поэтому для выявления особенностей таксономической структуры региональной, зональных и локальных и фаун логично использовать такие показатели как число и удельный вес подсемейств, триб и родов.

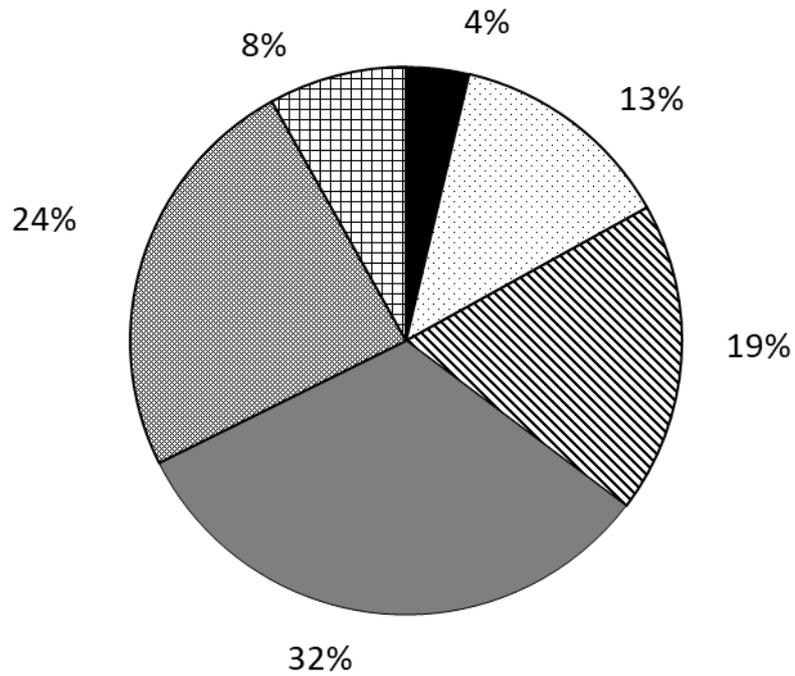
В своей работе мы не могли совсем не коснуться темы географической изменчивости видов. В «ропалоцерологии», особенно отечественной, актуальна проблема «бездумного подвидотворчества» (выражение цит.: Шварц, 1966, с. 22), когда популяциям краевых частей ареалов, популяционным эксклавам, экологические и морфологические особенности которых обусловлены градиентами климатических и биоценологических условий, а также немногочисленным или единичным экз. с отклоняющимися от нормы внешними признаками придается ранг подвида, зачастую с последующим повышением до видового. «Фантомные» подвиды и виды существенно осложняют хорологический анализ, изучение связей фауны и фауногенетические реконструкции, природоохранные мероприятия. В настоящее время интенсивно развивается интегративный подход к использованию категории подвида, при котором валидность подвидов, выделенных по морфологическим признакам, должна подтверждаться молекулярно-генетическими критериями (Винарский, 2015а,б). Это требует проведения объемных и затратных исследований, специального представления и обсуждения их результатов. Поэтому здесь мы, в основном исходя из номенклатурных соображений, ограничились упоминанием микросистематических описаний, сделанных на изучаемой территории, и небольшими ремарками, отражающими нашу точку зрения на подвидовой статус региональных популяций булавоусых чешуекрылых «с

учетом мнений предшественников, типовых местонахождений таксонов, характера их распространения и известных сведений о миграционных способностях» (цит.: Корб, Большаков, 2011, с. 5).

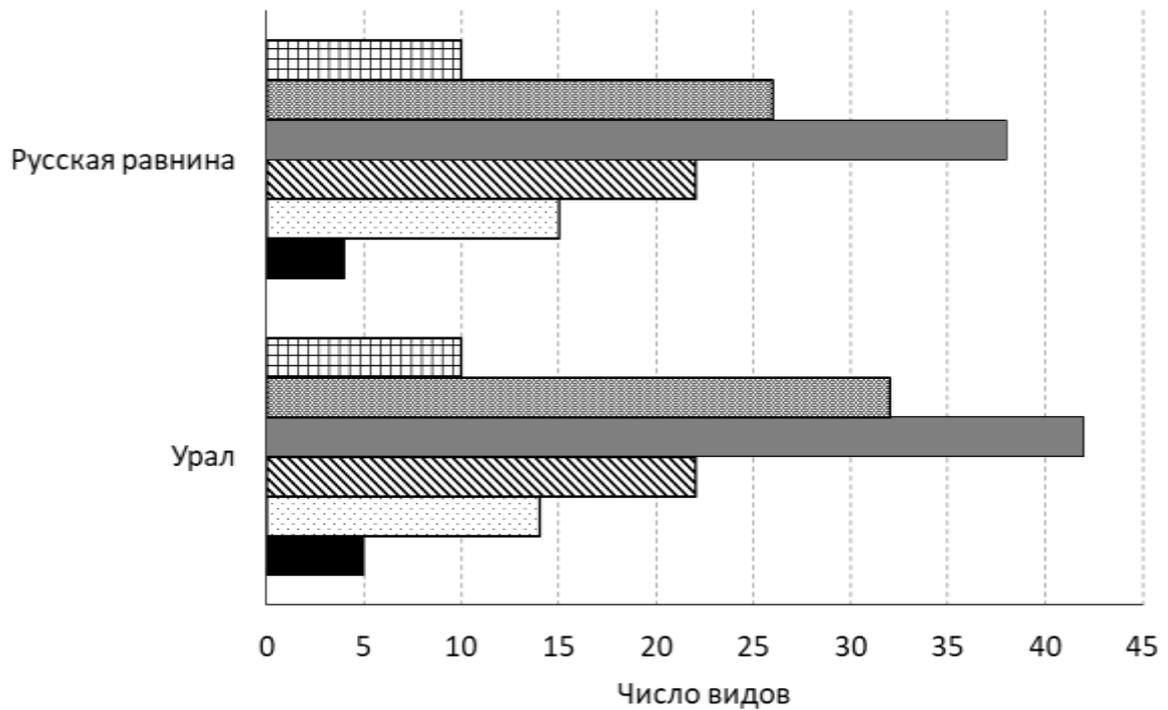
К 2019 г. на ЕСВР зарегистрировано 138 видов булавоусых чешуекрылых из шести семейств (прил. 2). Около полутора десятка видов в регионе образуют лишь временные популяции, псевдопопуляции, совершают более или менее регулярные миграции из соседних областей в летний период, известны по единичным находкам или характер их обитания здесь пока точно не установлен. Естественно, что для обширной и неоднородной в природно-климатическом отношении территории ЕСВР указанное число видов не может быть финальным, однако собранные материалы и критический анализ литературных сведений позволяют обоснованно утверждать, что коренной состав видов Papilionoidea в регионе выявлен практически полностью. Новых находок ожидается немного, оценочно не более трех-четырёх видов. Незначительное изменение численного состава возможно еще по причине изменения ранга некоторых таксонов видовой группы. Например, это актуально для сатирид рода *Oeneis*, в котором таксономический статус многих форм является предметом дискуссий среди специалистов. Но в итоге все это не должно повлиять на общее представление о богатстве и структуре региональной фауны булавоусых чешуекрылых.

Фауна булавоусых чешуекрылых ЕСВР имеет ярко выраженные «нимфалоидные» черты: наиболее разнообразными являются близкие Nymphalidae и Satyridae, традиционно объединяемые зарубежными специалистами в одно семейство. На их долю приходится 56 % видового состава (рис. 4). Нимфалиды представлены 45 видами, которые согласно результатам последних молекулярно-генетических исследований (Wahlberg et al., 2003, 2005; и др.) надо относить к четырем подсемействам и трем трибам (табл. 4). Более половины видов (24) – это т.н. перламутровки (триба Argynnini), среди которых 17 являются представителями двух родов *Boloria* (3) и *Clossiana* (14), нередко объединяемых в один род *Boloria* s.l. (малые перламутровки). Остальные виды относятся к родам *Brenthis* (1), *Issoria* (2), *Argynnis* (1), *Fabriciana* (2), *Speyeria* (1).

Часть малых перламутровок фауны ЕСВР представлена отличными от номинативных подвидами, в т.ч. описанными с изучаемой территории. Локальные популяции *Clossiana improba* принадлежат к трансевразийскому подвиду *C. i. improbula* (Врук, 1920), описанному из северной Скандинавии (типовое местонахождение (далее т.м.) – «Тогнетраш») и характеризующемуся размытым рисунком на верхней стороне крыльев и узкой дискальной перевязью на исподе задних крыльев (Коршунов, 2002; Tuzov, Vozano, 2006;



А.



Б.

Рисунок 4 – Удельный вес (А) и видовая насыщенность (Б) семейств булавоусых чешуекрылых в фауне европейского Северо-Востока России.

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

Таблица 4 Таксономическая структура фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

Семейство, подсемейство, триба	Число		Представленность (% от объема таксо- на в мировой фауне)
	родов	видов	
Papilionidae	4	5	0,87
Papilioninae	2	2	0,40
Papilionini	1	1	0,48
Leptocircini	1	1	0,63
Parnassiinae	2	3	4,05
Parnassiini	2	3	5,66
Pieridae	7	18	1,58
Dismorphinae	1	3	5,26
Pierinae	4	7	0,81
Pierini	3	6	0,85
Anthocharidini	1	1	1,49
Coliadinae	2	8	3,88
Lycaenidae	11	25	0,49
Theclinae	3	3	0,12
Theclini	1	1	0,13
Eumaeini	2	2	0,22
Lycaeninae	1	5	4,46
Polyommatinae	7	17	1,14
Polyommatinini	7	17	1,30
Nymphalidae	16	45	1,72
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
Satyridae	10	34	1,15
Satyrinae	10	34	1,44
Parargini	4	6	0,96
Satyrini	6	28	0,77
Hesperiidae	4	11	0,28
Pyrginae	1	5	0,35
Heteropterinae	1	2	1,04
Hesperiinae	2	4	0,20
ИТОГО:	52	138	0,75*

* – % от мирового объема всех семейств булавоусых чешуекрылых.

Львовский, Моргун, 2007; Gorbunov, Kosterin, 2007; Корб, Большаков, 2011; Tshokolovets, 2011).

Североевропейские популяции *Clossiana (Proclassiana) eunomia* обычно относят к подвиду *C. e. ossianus* (Herbst, 1800), бабочки которого имеют относительно небольшие размеры и интенсивную серебристо-белую окраску пятен и лунок на нижней стороне задних крыльев (Tolman, 2001; Коршунов, 2002; Tuzov, Vozano, 2006; Gorbunov, Kosterin, 2007; Корб, Большаков, 2011; Tshokolovets, 2011). Некоторые авторы (Львовский, Моргун, 2007), сомневаются в целесообразности его выделения. Заметим, что на сфагновых болотах южной и средней тайги ЕСВР нередко встречаются бабочки с внешними признаками номинативного подвида (относительно крупные, светлые, с желтыми пятнами и лунками). В северных районах и, особенно в зоне тундры, также весьма обычны бабочки со светло-желтыми пятнами и лунками, однако, они заметно мельче, отличаются четким темным рисунком и более яркой рыжей окраской испода крыльев. На данном этапе исследований все региональные популяции относим к подвиду *C. e. ossianus*, южная граница ареала которого пока четко не установлена.

Субарктические популяции *Clossiana selene* заметно отличаются от таежных расширенным черным рисунком на крыльях и меньшими размерами бабочек. По этим признакам некоторые авторы (Tuzov, Vozano, 2006; Корб, Большаков, 2011) относят их к подвиду *C. s. hela* (Staudinger, 1861), описанному из Лапландии. Бабочки с интенсивным развитием черного рисунка довольно обычны в подгольцовом и горно-тундровом поясах Северного и Приполярного Урала. Очень темные и мелкие особи встречаются на севере Полярного Урала. В свое время они были описаны как подвид *C. s. obscurum* (Sedych, 1977), т.м. – ст. Полярный Урал. Придание особого подвидового статуса краевым северным популяциям такого широко распространенного вида как *C. selene* кажется недостаточно обоснованным. К этому склоняются и другие авторы (Плющ и др., 2005; Gorbunov, Kosterin, 2007; Tshokolovets, 2011).

С Полярного Урала был описан подвид *Clossiana frigga helvenacius* (Sedych, 1977), характерными признаками которого, по мнению К.Ф. Седых (1977), являются светлая окраска и крупные размеры имаго. Проведенное нами сравнение крупных серий этой перламутровки показало отсутствие значимых различий в размерах и окраске между таежно-болотными и тундровыми популяциями. Все они, несомненно, принадлежат к номинативному подвиду.

Нет единого мнения о подвидовой принадлежности региональных популяций перламутровки *Clossiana titania*. Часть авторов (Tuzov, Vozano, 2006; Корб, Большаков, 2011; Tshokolovets, 2011) отождествляют их с центральноевропейским подвидом *C. t. cypris*

(Meigen, 1829), другие (Львовский, Моргун, 2007; Gorbunov, Kosterin, 2007) относят к подвиду *C. t. bivina* (Fruchstorfer, 1908), описанному из окрестностей г. Саратова. Учитывая географическую разобщенность центрально- и восточноевропейских популяций вида, мы склоняемся к последней точке зрения.

С территории ЕСВР были описаны два подвида перламутровки *Clossiana angarensis*: таежно-болотные популяции как *C. a. sedychi* (Weiss, 1964), т.м. г. Ухта, а полярноуральские – *C. a. samkoi* (Sheljuzhko, 1931). Сравнение репрезентативных выборок вида из разных локалитетов Приполярного и Полярного Урала, севера Русской равнины показало отсутствие значимых различий между ними. Мы разделяем точку зрения авторов, которые относят региональные популяции перламутровки к номинативному подвиду (Tuzov, Vozano, 2006; Gorbunov, Kosterin, 2007; Tshikolovets, 2011).

С Полярного Урала описан подвид перламутровки *Clossiana thore arctomontanus* (Bogdanov, 2003). Проведенный нами сравнительный анализ показал, что данный таксон не имеет значимых отличий от подвида *B. th. transuralensis* (Sheljuzhko, 1931), описанного из окрестностей г. Тобольска. К этому подвиду также следует относить бабочек с Северного, Приполярного Урала и Большеземельской тундры, которых иногда отождествляют с лапландским подвидом *B. th. borealis* (Staudinger, 1861) (Gorbunov, Kosterin, 2007; Корб, Большаков, 2011). Заметим, что бабочки с более светлой песочно-желтой окраской и четким темным рисунком на крыльях, внешне соответствующие лапландской форме, достаточно обычны в равнинных таежных и тундровых популяциях, но нигде не преобладают над особями с расширенным темным рисунком.

Популярный среди энтомологов район ж.-д. ветки Сейда–Лабытнанги на границе Заполярного и Полярного Урала является т.м. подвида *Clossiana tritonia machati* (Korshunov, 1987), характерные признаки которого – яркий фон верхней стороны крыльев и расширенный черный рисунок. Уральские географически изолированные популяции этой перламутровки авторы (Коршунов, Горбунов, 1995; Коршунов, 2002; Tuzov, Vozano, 2006; Львовский, Моргун, 2007; Gorbunov, Kosterin, 2007; Tshikolovets, 2011) относили к разным видам группы *C. tritonia*: *C. distincta* (Gibson, 1920), *C. astarte* (Doubleday, [1847]), *C. amphilochnus* (Ménétrières, 1859). Проблема объема и структуры этой видовой группы обсуждалась специально (Корб, Большаков, 2011).

Уральские популяции перламутровки *Boloria napaea* были описаны как подвид *B. n. contaminata* P. Gorbunov et Kosterin, 2007. Вопрос о северной границе ареала этого вида и наличии здесь зон интерградации с *Boloria alaskensis* требует специального изучения. Последний вид также представлен в регионе особой подвидовой формой *B. a. sedychi* Crosson du Cormier, 1977.

Остальные виды малых перламутровок – *Clossiana euphrosyne*, *C. dia*, *C. selenis*, *C. polaris*, *C. chariclea*, *C. freija*, *Boloria aquilonaris* – в региональной фауне представлены номинативными подвидами.

К роду *Brenthis* принадлежит один вид – *B. ino*. Два вида являются представителями рода *Issoria*: *I. lathonia*, *I. eugeina*. Последний вид часто относят к подроду или даже роду *Kuekenthaliella* (Плющ и др., 2005; Tshikolovets, 2011). Восточноевропейские популяции *I. eugenia*, по мнению некоторых авторов (Tuzov, 2003; Tshikolovets, 2011), принадлежат к подвиду *Issoria e. vega* (Christoph, 1889), описанному с территории Восточной Сибири (т.м. – среднее течение р. Лены) и отличающемуся красноватой окраской испода крыльев. Мы склонны отождествлять их с номинативным подвидом, т.м. которого – «Иркутская провинция».

Род *Argynnis* (большие перламутровки) представлен одним видом *A. raphia*. Многие авторы (Tolman, 2001; Tuzov, 2003; Львовский, Моргун, 2007; Корб, Большаков, 2011; Tshikolovets, 2011; и др.) в его состав включают еще три вида: *Fabriciana adippe*, *F. niobe*, *Speyeria aglaja*. Все большие перламутровки в региональной фауне представлены номинативными подвидами.

Три вида нимфалид региональной фауны принадлежат к подсемейству Limenitidinae. Это ленточники *Limenitis populi*, *L. camilla* из трибы Limenitidini и два вида пеструшек *Neptis rivularis*, *N. sappho*, относящиеся к трибе Neptini.

В 2007 и 2011 гг. в подзоне южной тайги нами были зафиксированы единичные экз. переливницы *Apatura ilia* из подсемейства Apaturinae. В 2012 г. четыре экз. этого вида обнаружены в южной части средней тайги. В июле 2013 г. в Койгородском р-не Республики Коми вблизи с. Кажым отмечена довольно многочисленная группировка вида *Apatura iris*. В 2015 г. он появился в окрестностях г. Сыктывкара. По устному сообщению К.Ф. Седых эта переливница регистрировалась на юге региона еще в 1998 и 2000 гг.

Номинативное подсемейство Nymphalinae представлено 15 видами из двух триб. В трибе Nymphalini самым разнообразным является род *Nymphalis*, включающий четыре вида из пяти подродов: *Nymphalis polychloros*, *N. xanthomelas*, *Roddia vaualbum*, *Euvanessa antiopa*, *Aglais urticae*, *Inachis io*. По одному виду в родах *Polygonia* и *Araschnia*: *P. c-album*, *A. levana* соответственно. Наконец, два вида из двух подродов относятся к роду *Vanessa*: *Vanessa atalanta*, *Cynthia cardui*. Все перечисленные виды в фауне ЕСВР представлены номинативными подвидами.

Шашечницы (триба Melitaeini) на ЕСВР не столь разнообразны, как перламутровки и представлены пятью видами из двух родов и трех подродов. В роде *Euphydryas* три вида,

относящиеся к подроду *Hypodryas*: *H. iduna*, *H. ichnea*, *H. matura*. К роду *Melitaea* принадлежат два вида из двух подродов: *Melitaea diamina*, *Mellicta athalia*.

Региональное видовое богатство семейства Satyridae оценивается нами в 33 вида. Лидером по числу видов является род *Erebia* (чернушки) – 13, что составляет около 14 % мирового богатства данного таксона (Warren, 1936; Kogure, Iwamoto, 1992, 1993; Tennet, 2008). Минимум шесть его представителей на ЕСВР представлены отличными от номинального подвидами.

Евразийские популяции *Erebia discoidalis* и *Erebia fasciata* относятся к подвидам *E. d. lena* Christoph, 1889 и *E. f. semo* Grun-Grshimailo, 1899, статус которых, по мнению некоторых авторов (Коршунов, 2002; Дубатов и др., 2005б; Корб, Большаков, 2011), заслуживает повышения до видового уровня.

Канинские и колгуевские популяции *Erebia pandrose* отождествляют (Корб, Большаков, 2011) с лапландским подвидом *E. p. lappona* (Thunberg, 1791), обоснованность выделения которого иногда ставится под сомнение (Tshikolovets, 2011).

Расходятся взгляды исследователей на подвидовую принадлежность субарктических евразийских популяций *Erebia rossii*. Мы склонны относить их к подвиду *E. r. dzelindae* Sheljuzhko, 1925 (= *subarctica* Korshunov, 1996, *yamala* Korshunov, 2000), отличающегося от южносибирского подвида *E. r. ero* Bremer, 1861 темно-бурой окраской и редукцией коричнево-каштанового цвета на исподе передних крыльев (Кулакова, Татарин, 2005).

В решении вопроса таксономической принадлежности восточноевропейских популяций *Erebia euryale* мы склоняемся к точке зрения, согласно которой на севере Русской равнины и Урале распространен один подвид *E. e. euryaloides* Tengström 1869 (= *flaveoides* Korshunov et Tatarinov 1996, *taiga* Nikolaev et Korshunov 2004, *zhuravskiyi* Nikolaev et Korshunov 2004) (Татарин, Долгин, 1999в). Его характерными особенностями являются постепенное уменьшение размерных признаков и редукция крылового рисунка имаго в северном направлении, а также четкое географическое разделение равнинных и горных популяций по цвету постдискальной перевязи самок на две расы (Татарин, Кулакова, 2019в). Локальные популяции *E. euryale euryaloides* с территории Русской равнины, в которых самки имеют серебристо-белую перевязь, обозначены как популяционная раса *taiga*, а уральские, с золотисто-желтой перевязью у самок – раса *flaveoides* по названиям описанных в регионе подвидовых таксонов (Коршунов, 1996; Коршунов, Николаев, 2004).

Таежные популяции чернушки *Erebia ligea* относят к подвиду *E. l. kamensis* Krulikowsky, 1909 (т.м. «in provinciis Rossiae orientalis Kazan, Viatka, Perm»), для которого характерна редукция белой перевязи на нижней стороне задних крыльев имаго (Коршунов, 2002; Захарова, Татарин, 2006; Корб, Большаков, 2011). Субарктические популяции ви-

да часто отождествляют с североскандинавской внутривидовой формой *dovrensis* Strand, 1902, которая диагностируется по «слепым» глазкам, редукции андрокониальных пятен и меньшей длине крыльев бабочек. Очевидно, что изменчивость данных признаков носит клинальный характер, также как, у *Erebia euryale*, и не может служить аргументом в пользу выделения периферических северных популяций в особый подвид.

Географически изолированные полярноуральские популяции *Erebia dabanensis* отличаются от сибирских и дальневосточных популяций мелкими размерами, более темной окраской и редуцированным глазчатым рисунком на крыльях. По этим признакам они были описаны как подвид *E. d. olshvangi* Gorbunov, 1995 (Корушнов, Горбунов, 1995; Gorbunov, 2001; Gorbunov, Kosterin, 2007).

Чернушки *Erebia disa*, *E. embla* и, очевидно, *E. edda* в региональной фауне представлены номинативными подвидами.

С Полярного Урала на основе единичных находок в последнее десятилетие были описаны два новых вида чернушек *Erebia zaitsevi* Nikolaev, 2005 и *E. churkini* Bogdanov, 2008. В региональный фаунистический список до получения новых материалов они включены условно как подвиды *E. kefersteinii zaitsevi* и *E. callias churkini*.

Одним из самых сложных в систематическом отношении является род *Oeneis*. Статус многочисленных таксонов видовой группы этих сатирид, особенно тех, что были описаны из полярных и приполярных областей, остается предметом дискуссий в среде лепидоптерологов. В настоящей работе мы в основном придерживаемся системы видов данного рода, предложенной В.А. Лухтановым и У. Айчбергером (Lukhtanov, Eitschberger, 2000, 2001).

Род *Oeneis* в фауне ЕСВР насчитывает семь видов из трех видовых групп. Группа *Oeneis norna* включает два вида. С Полярного Урала был описан подвид *Oe. polixenes paier* Lukhtanov, 1989. Фенотипически очень изменчив вид *Oeneis norna*. Сейчас не вызывает сомнений, что формы *solopovi*, *falkovitchi*, *koslowskyi*, *kusnetzovi*, *sapestriata*, описанные К.Ф. Седых (1974) как самостоятельные виды, являются отражением индивидуальной и экологической изменчивости имаго полярноуральской популяции *Oe. norna*. Таксономический статус формы *patrushevae* Korshunov, 1985, определить сложнее. Она представлена исключительно самками, возможно, способными к партеногенетическому размножению. В настоящей работе мы рассматриваем ее в ранге полувида (semispecies) *Oeneis (norna) patrushevae*.

Группа *Oeneis bore* в региональной фауне объединяет два вида. Вид *Oeneis bore* имеет две цветовые формы: светлую f. *ochracea* и темную f. *ammonoides* (Татаринов, 1998; Татаринов, Долгин, 1999). Наряду с темной формой *Oe. bore* в последние годы на Полярном

Урале выявлен и собственно *Oeneis ammon*, отличающийся строением гениталий самцов (Цветков, 2006; Gorbunov, Kosterin, 2007; Корб, Большаков, 2011). Здесь он представлен подвидом *Oe. ammon tatarinovi* Korb, 1995 и иногда рассматривается в ранге отдельного вида (Коршунов, Николаев, 2002).

К видовой группе *Oeneis jutta* в региональной фауне принадлежат три вида: *Oe. jutta*, *Oe. magna*, *Oe. melissa*. Наиболее широко распространен *Oe. jutta*, популяции которого на изучаемой территории ранее относили к трем подвидам. Бабочек из средней тайги северо-востока Русской равнины К.Ф. Седых (1977) описал как подвид *Oe. jutta timanica* Sedykh, 1977, а с восточного макросклона Полярного Урала – как *Oe. jutta kryzhanowskii* Sedykh, 1977. На Северном Урале встречается относительно крупная и ярко окрашенная форма *gigantea* Austaut, 1911, которую также иногда рассматривают в ранге подвида (Коршунов, 2002; Коршунов, Николаев, 2002; Корб, Большаков, 2011). По нашему мнению, все популяции *Oeneis jutta* в регионе принадлежат к номинативному подвиду *Oe. ju. jutta*.

Уральские группировки *Oeneis magna* обычно относят к подвиду *Oe. m. pupavkini* Korshunov, 1995, описанному с плато Путорана и отличающемуся от номинативного подвида слабо выраженной постдискальной перевязью на исподе задних крыльев и широкой темно-оранжевой субмаргинальной перевязью на верхней стороне крыльев (Коршунов, Горбунов, 1995). Подробное описание фенотипической изменчивости и экологии уральских популяций вида было представлено нами в специальной работе (Tatarinov, Koulakova, 2014).

С верховьев р. Кары в свое время был описан подвид *Oeneis melissa karae* Kusnetzov, 1925, к которому мы относим географически обособленные уральские популяции. Его конспецифичность с североазиатским подвидом *Oe. m. also* Boisduval, [1834], к чему склоняются другие авторы (Lukhtanov, Eitschberger, 2001; Gorbunov, Kosterin, 2007; Корб, Большаков, 2011), требует проведения специального сравнительного анализа.

К роду *Coenonympha* (сенницы) принадлежат четыре вида фауны Rhopalocera EСВР. Три вида – *C. glycerion*, *C. pamphilus*, *C. hero* – представлены в регионе номинативными подвидами. Тундровые популяции *C. tullia* заметно отличаются от таежных по размерным признакам и структуре крылового рисунка, на основании чего К.Ф. Седых (1977) описал их как разные подвиды: *C. t. minimus* Sedykh, 1977 (т.м. Полярный Урал) и *C. t. timanica* Sedykh, 1977. Количественный анализ географической изменчивости данного вида подтвердил значимость внешних различий между таежными и тундровыми популяциями вида (Захарова и др., 2006). К этому склоняются и другие исследователи, но имеются номенклатурные расхождения во взглядах. Некоторые авторы относят североамериканские и западносибирские тундровые группировки к подвиду *C. tullia suevica* Hemming, 1936 (Кор-

шунов, 2002; Плющ и др., 2005), другие к – *C. t. demophile* Freyer, 1844 (Корб, Большаков, 2011) или *C. t. viluensis* Ménériès, 1859 (Bozano, 2002; Tshikolovets, 2011). Совершенно очевидно, что для решения вопроса требуется сравнительный анализ популяций из т.м. названных подвиговых таксонов. На данном этапе мы относим региональные тундровые группировки к подвиду *C. t. fridolini* Kusnetzov, 1941 (= *minus* Sedykh, 1977), описанному с Полярного Урала.

Остальные роды сатирид на ЕСВР насчитывают по одному или по два вида: *Lasiomata maera*, *L. petropolitana*, *Lopinga achine*, *L. deidamia*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperantus*, *Hyponephele lycaon*. Краеглазка *Pararge aegeria* в регионе представлена подвидом *P. ae. tircis* (Godart, 1821), отличающимся от номинативного бледно-желтым или соломенно-желтым цветом пятен на крыльях.

Семейство Lycaenidae по числу видов (25) занимает третье место после нимфалоидных семейств, а по разнообразию надвидовых таксонов, находится на втором, опережая сатирид. Наиболее разнообразно подсемейство Polyommatae (голубянки), представленное 17 видами из семи родов и 12 подродов. К роду *Polyommatus* принадлежит четыре вида из трех подродов: *Polyommatus eros*, *P. icarus*, *Neolysandra amandus*, *Cyaniris semiargus*. Номенклатура и таксономический статус уральских популяций первого вида неустойчив. В Каталоге чешуекрылых России (Дубатолов и др., 2019a) отнесен к подвиду *P. e. exterminorientalis* Kurenzov, 1970. В настоящей работе мы склоняемся к точке зрения (Корб, Большаков, 2011; Tshikolovets, 2011), согласно которой они принадлежат к подвиду *P. e. taimirensis* Korshunov, 1982. Остальные представители рода в регионе относятся к номинативным подвидам.

Род *Plebeius* включает три вида из трех подродов: *Plebeius argus*, *Lycaeides idas*, *Vacciniina optilete*. Последний вид некоторые авторы рассматривают в рамках отдельного рода (Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2007; Корб, Большаков, 2011).

Виды рода *Agriades* относятся к двум под родам: *Agriades glandon*, *Albulina orbitulus*. Региональные популяции первой голубянки принадлежат к подвиду *A. g. aquilo* (Boisduval, 1832), статус которого некоторые авторы повышают до видового (Страдомский, 2005; Tshikolovets, 2011).

Род *Aricia* представлен тремя видами из трех подродов: *Aricia artaxerxes*, *Pseudoaricia nicias*, *Eumedonia eumedon*. Популяции первого вида с территории континентальной Европы иногда рассматривают как отдельный вид *A. allous* (Geyer, [1836]), однако результаты молекулярно-генетических исследований свидетельствуют, что на севере Британских о-вов, Скандинавии, в Центральной и Восточной Европе распространен один вид *Aricia artaxerxes* (Sañudo-Restrepo et al., 2013). Вопрос о подвиговой структуре этого вида требу-

ет дальнейшего изучения. В настоящей работе мы склоняемся к точке зрения (Корб, Большаков, 2011), согласно которой восточноевропейские популяции выделяются как подвид *A. a. inhonora* (Jachontov, 1909).

Пять видов из трех родов, один из которых представлен двумя подродами – *Celastrina argiolus*, *Cupido (Cupido) minimus*, *C. (Everes) alcetas*, *C. (Everes) argiades*, *Glaucopsyche alexis* – иногда рассматривают в рамках отдельной трибы Lampidini (Корб, Большаков, 2011).

К подсемейству *Lycaeninae* (червонцы) в региональной фауне принадлежат пять видов из одного рода *Lycaena* и пяти подродов: *Lycaena phlaeas*, *Helleia helle*, *Heodes virgaureae*, *Thersamolycaena dispar*, *Palaeochrysophanus hippothoe*. По мнению некоторых авторов (Bozano, Weidenhoffer, 2001; Коршунов, 2002; Корб, Большаков, 2011; Tshikolovets, 2011), субарктические популяции последнего вида надо относить к подвиду *H. h. stiberi* (Gerhard, 1853), описанному с территории Лапландии и характеризующемуся мелкими размерами особей, светлой окраской самок и выраженной субмаргинальной перевязью у обоих полов. Проведенное нами сравнение больших серий этого червонца, собранных в таежных, лесотундровых и южнотундровых локалитетах ЕСВР, показало отсутствие значимых различий между ними по внешним признакам имаго. Очевидно, что изменчивость размерных признаков и элементов крылового рисунка в данном случае имеет клинальный характер, поэтому выделять в особый подвид краевые северные популяции этого широко распространенного вида оснований нет. Вопрос о конспецифичности лапландских и восточноевропейских субарктических популяционных группировок *L. hippothoe* требует дальнейшего изучения. К такому же заключению мы пришли и в отношении червонца *L. phlaeas*, краевые северные популяции которого некоторые авторы (Коршунов, 2002; Корб, Большаков, 2011; Tshikolovets, 2011) склонны отождествлять с лапландским подвидом *L. ph. polaris* (Courvoisier, 1911). Региональные локальные популяции червонца *L. dispar* относятся к подвиду *L. d. rutila* (Werneburg, 1864), отличающемуся от номинативного мелкими размерами и тусклой окраской.

Подсемейство *Theclinae* (хвостатки) представлено тремя видами из двух триб и трех родов: *Thecla betulae*, *Fixsenia pruni*, *Callophrys rubi*. Все они представлены номинативными подвидами.

Семейство *Pieridae* на ЕСВР насчитывает 18 видов. Надвидовая классификация семейства приводится по одной из последних работ (Braby et al., 2006). Наибольшим разнообразием характеризуется род *Colias* (желтушки) (подсемейство *Coliadae*, триба *Coliadini*), входящий в четверку лидеров мировой аркто-бореальной фауны булавоусых чешуекрылых. Предложение разделять его на подроды (Berger, 1986) критикуется (Greishu-

ber et al., 2012). В регионе зарегистрировано шесть видов желтушек. Виды *Colias hecla*, *C. tyche* представлены особыми подвидами *C. h. sulitelma* Aurivillius, 1890 и *C. t. werdandi* Zetterstedt, 1840 (Gorbunov, Kosterin, 2003; Tshikolovets, 2011; Корб, Большаков, 2011; Greishuber et al., 2012). Для Новой Земли часто указывается желтушка *Colias nastes zemblica* Verity, 1911 (Verchulst, 2000a,б; Плющ и др., 2005; Львовский и др., 2008a; Корб, Большаков, 2011), однако, по мнению некоторых авторов (Tshikolovets, 2011; Greishuber et al., 2012; Greishuber, 2014; Дубатолов и др., 2019в), местные популяции могут относиться к виду *C. tyche*. Для решения вопроса требуются дополнительные исследования, поэтому этот вид пока оставлен в фаунистическом списке Новой Земли. Еще три представителя рода – *Colias myrmidone*, *C. crocea*, *C. hyale* – в регионе постоянных популяций не образуют. Виды *Colias palaeno* и *Gonepteryx rhamni* относятся к номинативным подвидам.

В подсемействе Pierinae типовой род *Pieris* (триба Pierini, подтриба Pierina) представлен тремя видами из двух подродов: *Pieris brassicae*, *Artogeia rapae*, *A. napi*. Популяции двух первых видов и таежные группировки *P. napi* принадлежат к номинативным подвидам. Вопрос подвидовой принадлежности субарктических популяций *P. napi*, которые характеризуются значительным затемнением крыльев бабочек, требует дальнейшего изучения, некоторые авторы относят их к подвиду *P. n. lappona* Rangnow, 1935 (Корб, Большаков, 2011), полярноуральские особи были описаны как подвид *P. n. keskuelai* Eitchberger, 2001. Неясной остается и ситуация с видом *Pieris bryonia* (Hübner, [1806]), который указывается для Полярного и Приполярного Урала (Львовский и др., 2008б; Tshikolovets, 2011). В состав региональной фауны в данной работе он не включен.

К подтрибе Pierina принадлежат еще два вида рода *Pontia*. Есть мнение (Tshikolovets, 2011), что уральские популяции *Pontia callidice* относятся к подвиду *P. c. kalora* (Moore, 1865), описанному из Гималаев. Мы склоняемся к точке зрения, что они конспецифичны с номинативным подвидом (Львовский, Моргун, 2007; Корб, Большаков, 2011). Второй представитель рода рассматривается как *P. daplidice edusa* (Fabricius, [1777]). Ранее результаты биохимических исследований дали основание предполагать, что вид *P. daplidice* распространен в южной Палеарктике, а на остальной части ареала встречается его двойник *P. edusa* (Geiger et al., 1988; Коршунов, 2002; Дубатолов и др., 2019в). Однако многие исследователи все же склоняются рассматривать их на уровне подвидов или полувидов комплекса *P. edusa* (Porter et al., 1997; Корб, Большаков, 2011).

Еще один вид трибы – *Aporia crataegi* – относится к подтрибе Aporiina. Входящая в состав подсемейства Pierinae триба Anthocharidini в региональной фауне представлена видом *Anthocharis cardamines*.

Подсемейство Dismorphinae насчитывает три вида одного рода: *Leptidea sinapis*, *L. juvernica*, *L. morsei*. Региональные популяции последнего вида относятся к подвиду *L. m. morseides* Verity, [1911] (Корб, Большаков, 2011). Другие авторы склонны относить их к подвиду *L. m. major* (Grund, 1905) (Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003; Львовский, Моргун, 2007).

Комплексные морфологические, кариологические и молекулярно-генетические исследования видов-двойников группы *L. sinapis* позволили установить, что в умеренном поясе Евразии, распространен вид *L. juvernica*, а *L. reali* Reissinger, 1989, традиционно приводившийся для Восточной Европы и Сибири, имеет ограниченное распространение в западном Средиземноморье (Dincă et al., 2011).

Семейством булавоусых чешуекрылых, относительно слабо представленным на территории ЕСВР, являются Hesperiiidae. В регионе зарегистрировано 11 видов, принадлежащих к трем подсемействам и четырем родам. Самым разнообразным является род *Pyrgus* из подсемейства Pyrginae. В его составе пять видов: *P. alveus*, *P. andromedae*, *P. centaureae*, *P. malvae*, *P. serratulae*. Все они относятся к номинативным подвидам.

Два вида – *Carterocephalus palaemon*, *C. silvicolus* – принадлежат к подсемейству *Heteropterinae*. В региональных популяциях *C. palaemon* преобладают бабочки с белыми пятнами на нижней стороне крыльев. По данному признаку их относят к подвиду *C. p. albiguttata* Christoph, 1893 (Коршунов, 2002; Корб, Большаков, 2011; Tshikolovets, 2011; и др.).

Остальные виды – *Thymelicus lineola*, *Th. sylvestris*, *Hesperia (Hesperia) comma*, *Hesperia (Ochlodes) sylvanus* – принадлежат к номинативному подсемейству Hesperiiinae. Субарктические популяции *Hesperia comma*, характеризующиеся более темной окраской испода крыльев и мелкими размерами бабочек, иногда относят к подвиду *H. c. catena* Staudinger, 1861, описанному из Лапландии (Коршунов, 2002; Корб, Большаков, 2011).

Семейство Papilionidae имеет самую низкую видовую насыщенность в фауне булавоусых чешуекрылых ЕСВР. На равнине встречается пять представителей семейства из двух подсемейств и пяти родов, в горной стране этот состав дополняет еще *Parnassius phoebus*. В последнее десятилетие в научной печати, на площадках научных конференций и интернет-форумов вокруг последнего парусника разгорелись жаркие номенклатурные споры. При углубленном изучении истории таксономических описаний было установлено, что данный вид формально должен именоваться как *Parnassius corybas* Fischer von Waldheim, 1824 (т.м. «Habitat in Siberia») (Hanus, Theye, 2010, 2011; Корб, Большаков, 2011). Не углубляясь в суть, отметим, что на момент публикации книги вопрос о валидном научном названии оставался в дискуссионном поле, но мы разделяем точку зрения тех

специалистов, которые считают необходимым сохранить для официального употребления прежний биномен (Tshikolovets, 2011; Baletto, Banelli, 2014; Lukhtanov et al., 2019), поэтому используем его в своей работе. Уральские популяции парусника традиционно относят к подвиду *P. phoebus uralensis* Mènètriés, 1859 (т.м. «monts Ouralsk»), описанного на материале, собранном в североуральской экспедиции Э.К. Гофмана 1847–1850 гг. Его отличительными признаками считаются относительно крупные размеры бабочек, большие красные пятна и расширенные сероватые перевязи на крыльях самок (Коршунов, Горбунов, 1995; Плющ и др., 2005). Весомыми аргументами в пользу подвидовой самостоятельности уральских популяций могут служить их географическая изолированность, местная монофагия гусениц, которые в естественной среде развиваются исключительно на родиоле розовой (*Rhodiola rosea* L.) и р. четырехчленной (*Rh. quadrifida* (Pall.) Fish. et C.A. Mey), выраженный горно-тундровый биопреферендум (Татаринов, Кулакова, 2013в). Тем не менее, считаем, что для обоснованной подвидовой идентификации региональных группировок парусника очень желательно проведение количественного анализа внешних признаков имаго из разных частей ареала, как это было сделано, например, в отношении североамериканских популяций *P. phoebus* (Ferris, 1976).

Вторым представителем рода *Parnassius* в фауне исследуемых регионов является парусник *P. apollo*. Указание вида для Приполярного Урала (Gorbunov, Kosterin, 2003) дополнительными материалами пока не подтверждается. В ходе наших исследований в этой области горной страны он обнаружен не был, в отличие от многочисленного здесь и весьма изменчивого парусника *Parnassius phoebus*. Нельзя исключать, что *P. apollo* может локально встречаться в южных районах Северного Урала. На севере равнины вид местами проникает до подзоны южной тайги (~ 59° с.ш.). В южнотаежной провинции Северных Увалов этот вид зарегистрирован в нескольких локалитетах. Согласно популярной точке зрения (Львовский, Моргун, 2007; Корб, Большаков, 2011), в центре и на юго-востоке Русской равнины распространен подвид *P. apollo democrat* Krulikowsky, 1906 (т.м. «Wiatka, Elabuga»), уральские локальные популяции относятся к *P. apollo limicola* Stichel, 1906 (т.м. «Ural»). Надо, однако, заметить, что дифференцирующие морфологические признаки перечисленных подвидов незначительны, не подкреплены статистически, их экология также очень близка, поэтому мнение о том, что на востоке Европейского субконтинента все разрозненные группировки *P. apollo* надо относить к номинативному подвиду (Tshikolovets, 2011) не лишено оснований.

В известной статье Н.Я. Кузнецова (1925), посвященной восточным и американским элементам в лепидоптерофауне Северной Европы, для Приполярного Урала приводится парусник *Parnassius nomion* Fischer de Waldheim, 1823. Один самец этого восточноеврази-

атского вида был вроде бы отловлен в районе хребта Сабля экспедицией А.В. Журавского в 1909 г. Преимущественно на этой информации и базируются последующие указания *P. nomion* для уральской фауны (Седых, 1974; Крейцберг, Плющ, 1992; Lukhnanov, Lukhtanov, 1994; Львовский, Моргун, 2007, 2008; Корб, Большаков, 2011; и др.). В Зоологическом институте РАН хранится один экз. с этикеткой А.В. Журавского и определенный как *P. nomion*. Правда, на этикетке стоит дата 5.VIII.1909, а в статье Н.Я. Кузнецова упоминается самец, пойманный 18.VIII.1909. В ходе предпринятых нами специальных поисков в районе хребта Сабля и в других локалитетах Приполярного Урала *P. nomion* обнаружен не был, поэтому в составе фауны ЕСВР этот вид не рассматривается.

Третьим представителем подсемейства Parnassiinae в региональной фауне является парусник *Driopa mnemosyne*. Мнения исследователей о количестве и статусе подвиговых форм этого парусника, описанных с территории Русской равнины и Урала, сильно разнятся (Плющ и др., 2005; Корб, Большаков, 2011; Tshikolovets, 2011; и др.). Из окрестностей г. Ухты (подзона средней тайги Тиманской провинции) был описан подвид *D. m. timanica* (Eisner et Sedykh, 1964), характеризующийся относительно мелкими размерами и сильно затемненным крыловым рисунком бабочек. На данном этапе исследований к нему мы относим все локальные популяции вида, обнаруженные на ЕСВР.

К подсемейству Papilioninae принадлежат хвостоносцы *Papilio machaon* и *Iphiclides podalirius*. В регионе они представлены зависимыми популяциями номинативных подвигов.

В сравнительной флористике и фаунистике в качестве показателей, характеризующих таксономическое разнообразие, часто 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) (Юрцев, 1968; Шмидт, 1980; Чернов, 2002; Морозова, 2008; Сергиенко, 2011). Для богатых биот характерны повышенные значения этих показателей. Пропорции фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР следующие: в/с – 22,7, в/р – 2,6, р/с – 8,5. Надо отметить, что значения эти достаточно низкие, особенно соотношение видов и родов. К пяти ведущим родам принадлежит 48 видов: *Clossiana* (14 видов, 10,3% состава фауны), *Erebia* (13, 9,6 %), *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. Как известно, соотношение числа видов и родов отражает основные флоро-, фауногенетические тенденции (Толмачев, 1974; Чернов, 2002). Низкая видовая насыщенность родов может свидетельствовать о преобладании аллохтонных процессов в

становлении фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР, как и других аркто-бореальных фаун, на фоне сложных изменений природной обстановки в позднеледниковье и голоцене.

Другим весьма интересным и информативным показателем является *представленность* – доля от мирового богатства таксона в изучаемой фауне. Она позволяет судить, насколько успешно таксономическая группа освоила условия окружающей среды той или иной территории. Из семейств, входящих в состав региональной фауны, минимальная величина этого показателя – у *Hesperiidae* (0,28 %), максимальная – у *Nymphalidae* (1,72 %) и *Pieridae* (1,58 %). Представленность всего комплекса булавоусых чешуекрылых на ЕСВР – около 0,75 %, что вполне соответствует уровню представленности в арктических и бореальных регионах многих прогрессивных и процветающих таксонов насекомых (Чернов, 1975, 2002).

3.2. Ареалогическая структура фауны

Важнейшей характеристикой фауны является ареалогическая структура, дающая представление о ее специфике в географическом аспекте. Ареалогическая структура устанавливается путем выявления и группирования видов со сходным распространением, т.н. географических элементов фауны. Перефразируя В.В. Алехина (1944), можно сказать, что состав и соотношение географических элементов является «отправным моментом» в фауногенетических реконструкциях, которые обычно венчают комплексные зоогеографические исследования.

3.2.1. Основные принципы типизации и системы номенклатуры ареалов

Исследователи в области биогеографии неоднократно подчеркивали, что видов растений и животных с тождественными контурами ареалов почти нет, исключение составляют лишь немногочисленные узколокальные островные эндемики (Hulten, 1937; Алехин, 1944; Чернов, 1975; Городков, 1983; и др.). «Поэтому практически невозможно создать конструктивную систему и номенклатуру, которые бы отражали все многообразие распространения без известной генерализации и, возможно, формализации» (цит.: Городков, 1984, с. 4). Единого подхода к типизации ареалов и их номенклатуре пока не выработано. По мнению А.И. Толмачева (1974), сравнительное изучение и классификация ареалов являются средством познания, но не итогом его, они могут преследовать различные цели и в зависимости от специальных задач, в известной мере носить прикладной характер. Это, впрочем, не лишает целесообразности идею создания универсальной ареалографической схемы (Крыжановский, 2002).

Одной из наиболее очевидных целей ареалогической классификации является, как можно более точное отображение деталей распространения объектов (в данной работе – видов) с помощью кратких названий, «описательных номенклатур» (Городков, 1984) или «своего рода шифрованных характеристик» (Толмачев, 1962). Пространные описания благозвучны, обстоятельны и более доступны для понимания, однако они практически не могут быть использованы при упорядочивании и сравнении материала в географическом анализе флор и фаун. Здесь уместно привести высказывание Ч. Джеффри (1980, с. 19) относительно биологической номенклатуры, которое актуально и в ареалогии: «Название – это просто условный символ или шифр, который дает возможность сослаться на тот или иной таксон и позволяет избегать необходимости постоянного использования громоздких описательных фраз. <...> Названия, каким бы способом они не сообщались, должны сразу и однозначно ассоциироваться с теми же представлениями, которые в них вкладывает тот, кто сообщает эти названия. Таков основной принцип номенклатуры и важнейший критерий, по которому можно судить об эффективности любой системы номенклатуры. Для соблюдения этого принципа необходимо, чтобы названия были недвусмысленными и универсальными».

В отечественной энтомологии широкое распространение получили два подхода к типизации и номенклатуре ареалов насекомых. Один из них базируется на отношении видового ареала к известным биогеографическим регионам (Емельянов, 1974, 2018; Кривохатский, Емельянов, 2000). По присутствию – отсутствию видов в том или ином *зоохороне* (термин по: Крыжановский, 1987, 2002) проводится их объединение в ареальные группы, названия которым, обычно, присваиваются с помощью наименований биогеографических выделов, руководствуясь т.н. «правилом округления».

Физико-географический подход предполагает типизацию и название ареалов на основе отношения распространения видов к существующим природным рубежам. Ареальные группы в этом случае выделяются по результатам анализа синперат – пучков границ видовых ареалов, которые часто оказываются привязанными на карте к ландшафтно-зональным, гидро-, орографическим и иным физико-географическим рубежам. Наиболее подробно принципы физико-географической типизации и номенклатуры ареалов применительно к насекомым умеренного, субарктического и арктического поясов Евразии изложил в серии специальных работ К.Б. Городков (1984, 1985, 1986, 1992).

Согласимся с мнением М.Г. Сергеева (1986), что в ареалогической классификации более продуктивным представляется использование физико-географической основы, а биогеографическое районирование должно быть следствием ареалогического исследования. Физико-географический подход в разных модификациях получил широкое распро-

странение в фаунистических работах по различным группам насекомых, в том числе по булавоусым чешуекрылым (Плющ и др., 2005; Большаков, 1998; Большаков и др., 2008, 2009; Адаховский, 2010; Горбач, 2013; и др.). Основная сложность его реализации заключается в определении рубежей, по которым будет очерчиваться контур и в конечном итоге даваться заключение о типе ареала. Как отмечал К.Б. Городков (1986), граница распространения вида – не линия в геометрическом смысле этого понятия, а сложная динамическая система, включающая целую гамму положений периферических популяционных группировок во времени и пространстве. Данный автор предложил общую схему дифференциации границ, согласно которой основной ареал вида, включающий зоны сплошного и прерывистого (островного) распространения, еще имеет т.н. периферическое кружево или шлейф, где могут формироваться временные популяции, псевдопопуляции (понятия по: Беклемишев, 1960), происходят сезонные миграции и случайные заносы особей (рис. 5). Приемлемый для картографии и классификации контур ареала надо проводить по границе зоны прерывистого распространения и не принимать во внимание находки вида в периферическом кружеве. Однако на практике зачастую сделать это трудно в силу отсутствия подробной информации о характере распределения, встречаемости, размерах и устойчивости популяционных группировок вида на краю ареала.

Отметим еще три важных момента, которые, по мнению К.Б. Городкова (1984), могут существенно затруднять процедуру типизации ареалов:

1. Недостаток информации о распространении видов на плохо исследованных, например, приполярных и заполярных, территориях.
2. Различное толкование объема таксонов.
3. Подвижность границ распространения видов. Ареал является динамичной системой, у большинства видов его контур и площадь с течением времени изменяются. Особенно быстро и заметно это происходит в современных условиях всё возрастающего антропогенного пресса на природные ландшафты и сообщества.

Не меньше сложностей вызывают и проблемы номенклатурного плана. Подробно их также осветил К.Б. Городков (1984), поэтому здесь напомним лишь основные. При физико-географическом подходе название типа ареала строится на основе устойчивых географических понятий и топонимов. «Важная особенность описательной номенклатуры на основе общепринятой физико-географической топонимии – передача ареалографической информации с минимальным участием субъективных представлений, что делает ее однозначно пригодной для исследователей с различными взглядами» (цит: Городков, 1984, с. 3). Употребление биогеографических наименований менее удобно, хотя некоторые зоохороны высшего ранга общепризнаны, прочно вошли в научный обиход, поэтому широко и

вполне оправдано используются в построении названий ареалов. В частности это относится к таким понятиям как «Голарктика», «Палеарктика» и «Неарктика».

Довольно часто при составлении названий широтной составляющей ареала авторы смешивают в одном определении ландшафтно-зональные и биотопические элементы. В качестве примера приведем подобные номенклатурные конструкции из отечественных лепидоптерологических работ: «трансголарктический температурный луговой», «трансевразийский болотный», «трансевразийский бореальный лугово-лесной». Иногда встречаются неясные, избыточно однонаправленные определения, вроде «трансевероазиатский южноевропейско-кавказско-сибирский», «западно-центральнопалеарктический евро-среднеазиатский», «центрально-восточнопалеарктический евро-сибирский» и т.д.

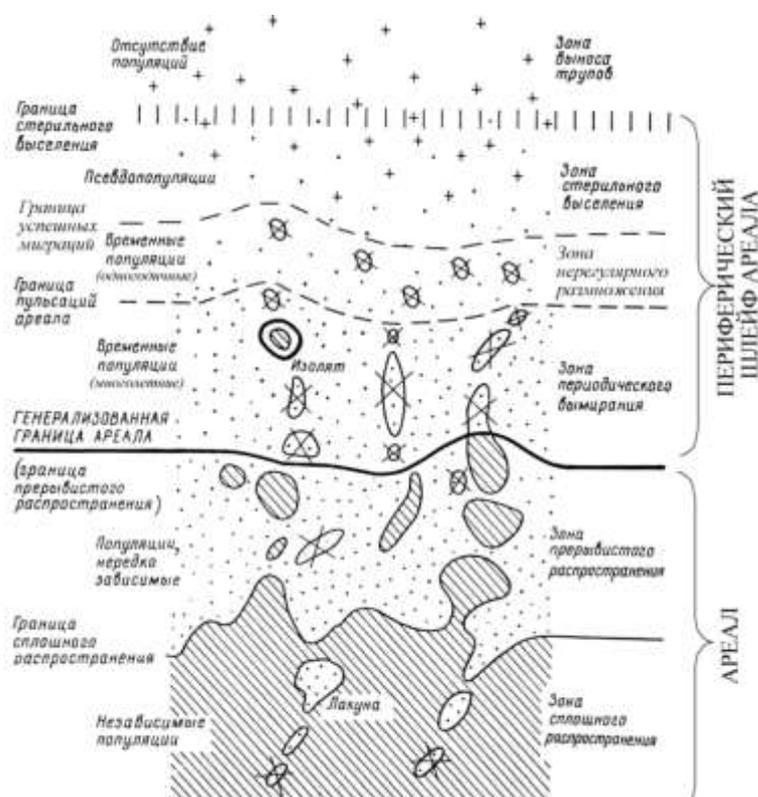


Рисунок 5 – Схема дифференциации границы ареала (по: Городков, 1986, с изм. по: Болотов, 2006). Вне заселенной территории крестом (+) помечены погибшие особи, точкой (•) обозначены жизнеспособные особи, косым крестом перечеркнуты периодически вымиравшие популяции (временные популяции и псевдопопуляции), постоянные популяции заштрихованы.

С учетом сказанного, мы сформулировали следующие положения, которыми руководствовались при типизации и составлении названий ареалов булавоусых чешуекрылых ЕСВР:

1. Название ареала должно представлять собой сочетание минимум двух определений, отражающих особенности распространения таксона в долготном и широтно-зональном направлениях.
2. Описательные номенклатуры должны строиться с помощью ясных и широко употребляемых физико-географических понятий и топонимов, а также устоявшихся биогеографических названий.
3. Название ареала по возможности должно быть кратким и благозвучным.

Представленные положения, конечно, не оригинальны. В сущности это «выжимка» из номенклатурной схемы неоднократно цитированного здесь К.Б. Городкова. Она нам представляется наиболее проработанной и внятной из существующих и поэтому взята за основу. Единственное, в чем мы отклонились от нее в своей разработке, это высотная (вертикальная) составляющая ареала. Развивая представления о трехмерной климатической модели ареала, К.Б. Городков придавал ей большое значение. По мнению исследователя, многие виды, поднимаясь в горы или, наоборот, спускаясь в низины, значительно расширяют пределы своего распространения, поэтому использование высотного элемента очень важно в ареалогической номенклатуре (Городков, 1984). Можно, однако, согласиться с точкой зрения, согласно которой «распространение видов в горах, как правило, является результатом зональной смены местообитаний» (цит.: Сергеев, 1986, с. 46), поэтому горные части ареалов рациональнее рассматривать на фоне их широтно-зонального распределения. В то же время совершенно очевидно, что для видов, географически и экологически тесно связанных с горными ландшафтами, эта особенность хорологии обязательно должна найти отражение в обозначении их типа распространения. На наш взгляд, для этого удобно использовать названия горных ландшафтов по классификации А.И. Толмачева (1948): «альпийский», «гольцовый», «высокогорно-степной», «высокогорно-пустынный», «нагорно-ксерофитный». Для ареалов булавоусых чешуекрылых ЕСВР применимы в разных сочетаниях только два первых названия. Что касается термина «монтанный», в своей работе мы употребляем его как кальку прилагательного «горный», без акцента на диапазон вертикального распределения, т.е. монтанными называем виды, связанные в своем распространении с горами вообще, а не «среднегорные», как это предлагал К.Б. Городков (1984).

Таблица 5 – Представленность типов долготного распространения в семействах булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России (число видов)

Долготная группа	Papilionidae	Pieridae	Lycaenidae	Nymphalidae	Satyridae	Hesperiidae
Трансголарктическая	1	4	3	9	3	4
Субтрансголарктическая	1	2	1	4	8	–
Транспалеарктическая	–	4	5	3	–	–
Трансевразийская	–	1	13	17	8	3
Центральноевро- трансасийская	–	1	–	4	–	–
Западно- центральнопалеарктическая	–	1	1	1	2	1
Западно- центральноевразийская	1	–	2	–	1	1
Евро-центральноазиатская	1	–	–	–	–	–
Евро-южносибирская	–	–	–	–	1	–
Евро-сибирско- центральноазиатская	1	3	–	2	–	–
Западнопалеарктическая	–	1	–	–	2	1
Европейская	–	1	–	–	1	1
Восточноевро-трансасийская	–	–	–	3	2	–
Урало-трансасийская	–	–	–	–	4	–
Урало-сибирская	–	–	–	–	2	–
Амфиевразийская	–	–	–	2	–	–

Далее в двух подразделах подробно описывается состав долготных и широтных группировок Papilionoidea ЕСВР. В третьем подразделе путем комбинации типов широтного и долготного распространения выделяются ареальные группы чешуекрылых, удельный вес которых в конечном итоге и дает представление об ареалогической структуре фауны. Развернутое описание распространения видов приведено на основе печатных и электронных фаунистических обзоров, специальных таксономических сводок, прежде всего, содержащих картографическую и табличную информацию об ареалах (Scott, 1986; Higgins, Riley, 1993; Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Коршунов, Горбунов, 1995; Karsholt, Razowski, 1996; Layberry et al., 1998; Bozano, 1999, 2001, 2002, 2004, 2008; Bozano et al., 20014, 2004; Roine, 2000; Lukhtanov, Eitschberger, 2001; Tolman, 2001; Kudrna, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003, 2007; Tuzov, 2003; Tuzov, Bozano, 2006; Плющ и др., 2005; Brock, Kauffmann, 2006; Pohl et al., 2010; Tshikolovets, 2011; Каталог чешуекрылых России, 2019; и др.).

3.2.2 Типизация видов по долготному распространению

Долготная составляющая ареала характеризует расположение границ распространения вида по отношению к меридиональным рубежам. Долготный градиент отражает особенности орографии, континентальности климата, истории природного процесса в том или ином географическом секторе, наконец, материковые пределы распространения видов (Толмачев, 1974; Городков, 1984; Сергеев, 1986).

По сходству границ долготного распространения все виды булавоусых чешуекрылых фауны ЕСВР мы подразделяем на 15 групп (табл. 5).

Ареалы 40 видов (около 30 %) в той или иной степени охватывают Евразию, Северную Африку и Северную Америку. Все многообразие вариантов подобного распространения можно классифицировать в две основные группы: трансголарктическую и субтрансголарктическую (рис. 6). Надо отметить, что состав данных групп может меняться после таксономических ревизий, в результате которых может быть обоснована видовая самостоятельность или наоборот проведено объединение в один вид палеарктических и неарктических популяций булавоусых чешуекрылых. В предыдущем разделе об этом говорилось в отношении чернушек *Erebia fasciata* и *E. discoidalis*. В настоящей работе сохранен евразийско-американский статус желтушек *Colias hecla*, *C. palaeno*, белянки *Pontia callidice*, перламутровки *Clossiana selene*, сатирид *Coenonympha tullia*, *Oeneis jutta*, *Oe. bore*. К ним мы причисляем также сатириду *Oeneis norna*, рассматривая таксон *philipi* Troubridge, 1988 как аляскинский подвид этого вида.

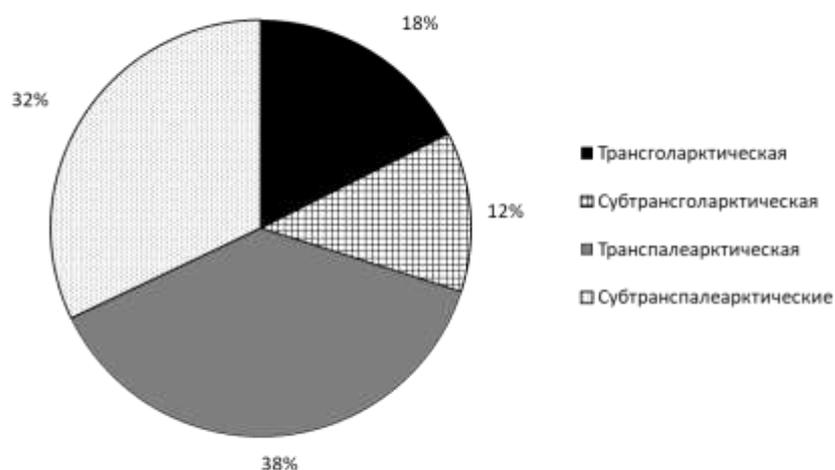


Рисунок 6 – Удельный вес долготных групп в ареалогической структуре фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.

Трансголарктическая группа. В наиболее полном выражении ареал представителей этой группы протягивается от западных областей Евразии и Северной Африки до восточного побережья Северной Америки. Как и другие типы трансареалов он является непрерывным. Известные материковые дизъюнкции в распространении трансголарктических видов невелики и связаны, в основном, с пробелами знаний о составе локальных и региональных лепидоптерофаун, реже с отсутствием подходящих в настоящее время условий обитания в том или ином географическом секторе. Допустимо считать трансголарктическими виды, которые в силу влияния ландшафтно-зональных и региональных исторических факторов не встречаются на Британских о-вах и в Гренландии.

К трансголарктической группе мы отнесли 24 вида булавоусых чешуекрылых фауны ЕСВР из шести семейств:

<i>Papilio machaon</i>	<i>Clossiana eunomia</i>	<i>Vanessa cardui</i>
<i>Pieris rapae</i>	<i>C. chariclea</i>	<i>Coenonympha tullia</i>
<i>Colias hecla</i>	<i>C. freija</i>	<i>Oeneis bore</i>
<i>C. palaeno</i>	<i>C. frigga</i>	<i>Oe. jutta</i>
<i>C. tyche</i>	<i>C. improba</i>	<i>Pyrgus centaureae</i>
<i>Lycaena phlaeas</i>	<i>C. polaris</i>	<i>Carterocephalus palaemon</i>
<i>Plebeius idas</i>	<i>C. selene</i>	<i>Thymelicus lineola</i>
<i>Agriades glandon</i>	<i>Nymphalis antiopa</i>	<i>Hesperia comma.</i>

Классическое трансголарктическое распространение свойственно арктическим видам: желтушке *Colias hecla* и перламутровкам *Clossiana chariclea*, *C. polaris*. В Гренландии первые два вида встречаются по всему периметру острова, свободному от постоянного оледенения, а второй – только на севере. В состав группы мы включаем также перламутровку *Clossiana improba*, которая отсутствует в Гренландии, но встречается на соседней Баффиновой Земле. На ЕСВР они распространены на Новой Земле, Вайгаче, Пай-Хое и Югорском п-ве, Полярном Урале, локально на северо-востоке и в центральной части Большеземельской тундры. Сведений об их распространении на Колгуеве, в Малоземельской и Тиманской тундрах, на п-ове Канин пока нет по причине слабой изученности данных территорий. Перламутровка *C. improba* известна с мыса Русский заворот, Кузнецкой, Коровинской губы, губы Колоколкова, о. Долгий.

От Скандинавии до о. Баффинова Земля в Северной Америке тянется ареал желтушки *Colias tyche*. В материковой части ЕСВР известны пока два местонахождения вида на Полярном Урале и в южной части Пай-Хоя, кроме того, он встречается на Новой Земле (Greishuber et al., 2012).

В силу пессимальных ландшафтно-климатических условий обитания отсутствуют в Гренландии хвостоносец *Papilio machaon*, белянка *Pieris rapae*, голубянка *Agriades glandon*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*, *C. selene*, сатириды *Coenonympha tul-*

lia, *Oeneis bore*, *Oe. jutta*, геспериды *Pyrgus centaureae*, *Carterocephalus palaemon*, *Hesperia comma*, но известны локальные местонахождения многоглазки *Lycaena phlaeas*, фиксировались бабочки-мигранты *Vanessa cardui*. На Британских о-вах не встречаются голубянка *Agriades glandon*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*, сатириды *Oeneis bore*, *Oe. jutta*. На Дальнем Северо-Востоке отсутствует белянка *Pieris rapae*.

В особую подгруппу имеет смысл выделить виды, которые случайно или намеренно были переправлены человеком на другой континент, где в конечном итоге они успешно натурализовались. Именно такой смысл мы вкладываем в понятие «вторичный, или антропогенный ареал». К.Б. Городков (1984) включал в него также случаи внутриматерикового и межзонального расширения границ видового ареала. В настоящее время это очень распространенное явление, связанное, прежде всего, с антропогенным преобразованием ландшафтов и увеличением площадей квазиприродных местообитаний в процессе жизнедеятельности человека. Оно имеет место и среди булавоусых чешуекрылых, у многих видов современные ареалы, по сути, являются природно-антропогенными.

В составе фауны ЕСВР присутствуют два вида булавоусых чешуекрылых, которые были завезены человеком из Евразии в Северную Америку и распространились по континенту: нимфалида *Nymphalis antiopa* и толстоголовка *Thymelicus lineola*. Первичный ареал у них транспалеарктический. В последнее десятилетие появилась информация о проникновении на восточное побережье Северной Америки обычного в Старом Свете вида *Nymphalis urticae* (Brock, Kauffmann, 2006), в настоящей работе мы пока сохранили за ним транспалеарктический статус.

Субтрансголарктическая (субголарктическая) группа. Для целой плеяды булавоусых чешуекрылых ЕСВР свойственно обширное распространение в Евразии и Северной Америке, которое, однако, не охватывает в долготной перспективе полностью какой-либо из континентов и поэтому не является циркумглобальным. Западные и восточные границы ареалов многих из них заметно разнятся, поэтому типизация в любом случае приводит к потере информации. Сознавая это, мы объединяем их в одну субтрансголарктическую группу, лишь наметив группировки второго порядка.

Субтрансголарктическая группа на ЕСВР насчитывает 16 видов из пяти семейств:

<i>Parnassius corybas</i>	<i>Nymphalis vaualbum</i>	<i>E. callias</i>
<i>Pontia callidice</i>	<i>Vanessa atalanta</i>	<i>Oeneis melissa</i>
<i>Colias nastes</i>	<i>Erebia disa</i>	<i>Oe. norna</i>
<i>Plebeius optilete</i>	<i>E. discoidalis</i>	<i>Oe. polixenes</i>
<i>Boloria alaskensis</i>	<i>E. fasciata</i>	
<i>Clossiana tritonia</i>	<i>E. rossii</i>	

Западная граница ареала сатирид *Oeneis melissa* и *Oe. polixenes* в Евразии проходит по Уралу. В Северной Америке эти виды встречаются на Аляске, по всему северу Канадской области до п-ова Лабрадор (Lukhtanov, Eitschberger, 2001). Их можно выделить в урало-американскую подгруппу, в которую необходимо включить и желтушку *Colias nastes*, если подтвердится ее присутствие на Новой Земле (Greishuber et al., 2012; Greishuber, 2014). В этом случае западная граница ее распространения будет совпадать с известной в фитогеографии «линией Рупрехта» (Вульф, 1944).

Чернушки *Erebia discoidalis*, *E. rossii* и *E. fasciata* встречаются к западу от Урала в Большеземельской тундре до нижней Печоры и, не исключено, еще в Малоземельской тундре. Последний вид, вроде был обнаружен западнее Тиманского кряжа на долготе Канина, но на самом п-ове пока не зарегистрирован (Кузнецов, 1925; Болотов, 2011). В Северной Америке они имеют трансконтинентальное распространение. Перламутровка *Boloria alaskensis* кроме Урала и Пай-Хоя достоверно обнаружена в Полярном Приуралье (Хальмер-Ю, Силоваяха), известны локальные местонахождения вида в Большеземельской тундре (местечко Янгеч-Мыльк) и на северо-востоке Малоземельской тундры (Ненецкая гряда). В Северной Америке данный вид распространен на Аляске и по тундровой зоне на восток до Гудзонова залива.

В отдельную евразатско-аляскинскую подгруппу целесообразно выделить парусника *Parnassius phoebus*, белянку *Pontia callidice*, сатирид *Erebia disa*, *Oeneis norna*. Перламутровка *Clossiana tritonia* имеет урало-аляскинское распространение. Ареал чернушки *Erebia callias* можно обозначить как урало-западноамериканский. Голубянка *Plebeius optilete* отсутствует на крайнем западе Европы и Британских о-вах, а на североамериканском континенте распространена от Аляски до Гудзонова залива. Нимфалида *Vanessa atalanta* встречается от Западной Европы до Средней Сибири, в Новом Свете этот вид имеет трансконтинентальное распространение. Антропогенный субтранспалеарктический ареал характеризует нимфалиду *Nymphalis vaualbum*, она не встречается в Западной Европе и на Аляске.

Около 70 % видов булавоусых чешуекрылых региональной фауны имеют ареалы, ограниченные пределами Евразии и Северной Африки. В основе можно выделить транспалеарктическое и субтранспалеарктическое распространение булавоусых чешуекрылых.

Транспалеарктическая группа. Распространение представителей этой долготной группы в наиболее полном выражении охватывает огромную территорию, простирающуюся с запада на восток от Британских о-вов и Северной Африки до Сахалина, Японии, Курил, Камчатки и Чукотки. Люфт меридиональных границ допускает отсутствие вида на

близлежащих о-вах Атлантического и Тихого океанов, а также на крайнем северо-востоке Евразийского континента.

Транспалеарктическое распространение, как правило, имеют чешуекрылые с широкой экологической амплитудой, находящие благоприятные условия существования в различных природных зонах и в районах, как с океаническим, так и с резко континентальным климатом. Многие из них распространены от субтропиков до северных границ лесной зоны и полосы лесотундры, а по интразональным и экстразональным местообитаниям некоторые проникают в тундровую зону. Фрагментированное распространение характерно для транспалеарктических горных видов.

К.Б. Городков (1984) различал евразийские и палеарктические ареалы. К палеарктическим он относил виды, которые помимо внетропических областей Евразии встречаются еще на северо-западе Африки, где имеют, преимущественно, горное распределение в Атласских горах. Строго говоря, подобное деление не является «долготным», но вполне может быть использовано для удобства представления материалов по географическому распространению видов и при обсуждении типов их ареалов. Поэтому здесь мы следуем примеру К.Б. Городкова и терминологически выделяем собственно транспалеарктическую и трансевразийскую подгруппы.

Первая в фауне ЕСВР представлена 12 видами булавоусых чешуекрылых из трех семейств:

<i>Aporia crataegi</i>	<i>Callophrys rubi</i>	<i>P. semiargus</i>
<i>Pieris brassicae</i>	<i>Celastrina argiolus</i>	<i>Argynnis paphia</i>
<i>Pieris napi</i>	<i>Polyommatus icarus</i>	<i>Speyeria aglaja</i>
<i>Pontia daplidice</i>	<i>P. amandus</i>	<i>Polygonia c-album.</i>

Еще 41 вид из пяти семейств мы объединяем в трансевразийскую подгруппу:

<i>Anthocharis cardamines</i>	<i>Polyommatus eros</i>	<i>Araschnia levana</i>
<i>Thecla betulae</i>	<i>Limenitis populi</i>	<i>Melitaea diamina</i>
<i>Fixsenia pruni</i>	<i>L. camilla</i>	<i>Euphydryas iduna</i>
<i>Lycaena helle</i>	<i>Fabriciana adippe</i>	<i>M. athalia</i>
<i>L. virgaureae</i>	<i>Brenthis ino</i>	<i>Lopinga achine</i>
<i>L. hippothoe</i>	<i>Boloria aquilonaris*</i>	<i>Lasiommata petropolitana</i>
<i>L. dispar</i>	<i>B. napaea</i>	<i>Coenonympha hero</i>
<i>Cupido minimus</i>	<i>Clossiana dia</i>	<i>C. glycerion</i>
<i>C. argiades</i>	<i>C. euphrosyne</i>	<i>Hyponphele lycaon</i>
<i>Plebeius argus</i>	<i>C. thore</i>	<i>Aphantopus hyperantus</i>
<i>Agriades orbitulus</i>	<i>C. titania</i>	<i>Erebia ligea</i>
<i>Aricia artaxerxes</i>	<i>Nymphalis urticae</i>	<i>E. embla</i>
<i>A. eumedon</i>	<i>N. io</i>	<i>Pyrgus malvae</i>
<i>Cartherocephalus silvicolus</i>	<i>Ochlodes sylvanus.</i>	

Ареалы большого числа булавоусых чешуекрылых в долготной перспективе охватывают лишь часть Палеарктики или ее отдельные регионы в случае значительных материковых дизъюнкций. Учитывая потенциальное многообразие вариантов подобного распространения, субтранспалеарктические виды Papilionoidea фауны ЕСВР с наименьшей потерей информации можно разделить на 11 групп.

Центральноевро-трансзиатская группа. Представители этой группы «почти» трансевразияты: они распространены во всех азиатских секторах (в рамках допустимого люфта восточных границ), на Урале, Русской равнине, но лишь частично с востока заходят в Фенноскандию, на Среднеевропейскую равнину и в Альпийско-Карпатскую горную страну.

В фауне булавоусых чешуекрылых ЕСВР центральноевро-трансзиатский тип распространения имеют пять видов опушечно-лесных мезофилов, тесно связанных с мелколиственными древесными и кустарниковыми насаждениями. Западные рубежи распространения пеструшек *Neptis rivularis*, *N. sappho* проходят по юго-западу Польши, Беларуси, Карпатам. Беляночка *Leptidea morsei* и нимфалида *Nymphalis xanthomelas* в Центральной Европе достигают Балканского п-ова и западных границ Польши. Особняком в группе стоит шашечница *Euphydryas ichnea*. Она изолированно встречается в Альпийской области Европы, а основная часть ее ареала простирается от северо-востока Русской равнины и Урала до Дальнего Востока.

Западно-центральнопалеарктическую группу образуют виды, ареалы которых охватывают Европу, Северную Африку, Ближний Восток, Малую и Центральную Азию, Западную и частично Среднюю Сибирь. В Азии южная граница распространения у них может проходить только по горам Южной Сибири или включать еще горы Центральной Азии и Монголии. По тем же критериям, что и транспалеарктов, представителей данной группы можно разделить на две основные подгруппы: собственно западно-центральнопалеарктическую и западно-центральноевразийскую. Первая представлена шестью видами из трех семейств: желтушкой *Gonepteryx rhamni*, голубянской *Glaucopsyche alexis*, перламутровкой *Issoria lathonia*, сатиридами *Lasiommata maera*, *Coenonympha pamphilus*. На восток они, за одним исключением, распространены до Байкала, последний вид – до Алтая. Распространение толстоголовки *Pyrgus alveus* может служить наглядным примером возникающих номенклатурных трудностей в процедуре долготной типизации ареалов. Данный вид встречается от Западной Европы до Забайкалья и р. Лены, но от западно-центральнопалеарктических видов его отличает «сибирское» распространение, он отсутствует в Центральной Азии. Возможная конструкция «евро-западноафриканско-сибирско-

центральноазиатский» выглядит громоздкой, поэтому в данной работе *P. alveus* сохранен в составе западно-центральнопалеарктической группы.

Западно-центральноевразийский тип распространения имеют пять видов: хвостоносец *Iphiclides podalirius*, голубянки *Cupido alcetas*, *Aricia Nicias*, сатирида *Melanargia russiae* и толстоголовка *Pyrgus serratulae*. Все представители группы отсутствуют на Британских островах. Первый вид на восток проникает до Алтая, остальные – до Байкала и Забайкалья. По классификации К.Б. Городкова (1984) у хвостоносца евро-обский (евро-западносибирский) ареал, у голубянок и толстоголовки – евро-байкальский (евро-южно-среднесибирский) из группы евро-сибирских ареалов. Последнее определение в данном случае кажется менее приемлемым, т.к. Сибирь – конкретный географический регион, а распространение названных видов в разной степени охватывает еще области Средней и Центральной Азии.

Ареал парусника *Driopa mnemosyne* точнее именовать **евро-центральноазиатским**. По общему контуру он близок к западно-центральноевразийскому типу, но не захватывает Сибирь (известны два местонахождения в Тюменской области) и большую часть Казахстана (Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Gorbunov, Kosterin, 2007; Volotov et al., 2013). В рассматриваемом регионе данный вид фрагментарно распространен в таежной зоне Русской равнины до 66° с.ш. и на Северном Урале.

Чернушка *Erebia pandrose* встречается в горах Европы и Южной Сибири и отсутствует в Центральной Азии, поэтому тип ее долготного распространения правильно называть **евро-южносибирским**. На ЕСВР этот вид встречается на п-ове Канин, о. Кулгуев, известна одна (сомнительная) находка с северо-востока Малоземельской тундры. На Урале он не обнаружен.

Евро-сибиро-центральноазиатская группа объединяет парусника *Parnassius apollo*, пиерид *Leptidea juvernica*, *L. sinapis*, *Colias hyale*, нимфалид *Fabriciana niobe*, *Euphydryas maturna*. От представителей западно-центральноевразийской подгруппы их отличает распространение в Сибири до р. Лены и Алданского нагорья. Данный ареал К.Б. Городков (1984) обозначил как евро-ленский (евро-восточносибирский) из состава евро-сибирской группы.

Западнопалеарктическая группа. Ее представители более ограничены в своем распространении на восток, чем западно-центральнопалеарктические виды. Они встречаются в Европе, Северной Африке, Малой и Центральной Азии, на Ближнем Востоке. На ЕСВР в состав западнопалеарктической группы входят пять видов из четырех семейств: желтушка *Colias crocea*, нимфалида *Nymphalis polychloros*, сатириды *Pararge aegeria*, *Maniola jurtina* и толстоголовка *Thymelicus sylvestris*.

Европейская группа. Ареал ее представителей располагается в пределах Европейского субконтинента до Кавказа и Урала включительно и может незначительно выходить в западносибирское Приуралье и северо-западные районы Казахстана. Характерной особенностью дневных чешуекрылых рассматриваемой долготной группы является то, что их ареал не охватывает всю территорию Европы, а является субрегиональным, локальным или разорванным (дизъюнктивным). У некоторых чешуекрылых с европейским распространением в азиатских секторах встречаются таксономически и экологически близкие (викарирующие) виды. На стыке их ареалов могут существовать зоны интерградации.

В фауне изучаемого региона европейский тип распространения характерен для трех видов булавоусых чешуекрылых: желтушки *Colias myrmidone*, чернушки *Erebia euryale* и толстоголовки *Pyrgus andromedae*. Желтушка распространена в Центральной и Восточной Европе, на северо-западе Казахстана, краем ареала заходит в Западную Сибирь до р. Тобол, поэтому, строго говоря, является евро-тобольским видом. У чернушки современный ареал является дизъюнктивным и складывается из двух основных географически изолированных частей. В Центральной Европе она имеет, преимущественно, монтанное распределение в Альпах, Судетах, Карпатах, на Балканах, в горах Центрального Французского массива, в Пиренеях и Кантабрийских горах, в Лигурийских и Абрुцких Апеннинах. Другая часть ареала *Erebia euryale* охватывает бореальные и субарктические районы Русской равнины от Заонежья до Приуралья и почти весь Уральский хребет до Зауралья включительно. Изолированные местонахождения вида известны в суббореальном подпорье Русской равнины: в Удмуртии (Адаховский, 2009), Самарской (Кумаков, Коршунов, 1979), Пензенской (перс. сообщение О.А. Полумордвинова) областях. В Сибири и на Дальнем Востоке распространена таксономически близкая к *Erebia euryale* чернушка *E. jenseiensis*, проникающая в восточноевропейскую тундру, где ареалы обоих видов перекрываются.

Ареал горной толстоголовки *Pyrgus andromedae* фрагментирован значительно, чем у *Erebia euryale*. Он включает горные области Европы: Центральные Пиренеи, Альпы, Балканы, северную часть Скандинавии, Хибины; известны единичные находки вида в Карпатах. На ЕСВР этот вид встречается на Полярном Урале.

У многих видов растений и животных по территории ЕСВР проходят западные границы ареалов. Среди булавоусых чешуекрылых звание региона «Сибирь в Европе» (Seebohm, 1880) подтверждают 11 видов, которых по типу долготного распространения мы подразделяем на три группы.

Восточноевро-трансзиатская группа. Ее представители встречаются от восточной окраины Русской равнины через Урал и Сибирь до Дальнего Востока включительно. В фауне ЕСВР пять видов с подобным типом долготного распространения: перламутровки

Issoria eugenia, *Clossiana angarensis*, *C. selenis*, сатириды *Erebia jeniseiensis* и *Oeneis (norna) patrushevae*. К настоящему времени установлено, что западная граница их ареала (кроме *C. selenis*) проходит по меридиональному отрезку Нижней Печоры в субарктическом поясе и южным отрогам Тиманского кряжа (у *C. angarensis*) в тайге.

На восток от Урала чернушка *Erebia jeniseiensis* достаточно широко распространена в таежной зоне и горах Средней, Южной и Восточной Сибири, на севере Монголии, на Дальнем Востоке встречается на Становом хребте и юге Магаданской области. В Западной Сибири она пока достоверно не найдена, но можно согласиться с мнением (Горбунов, 2001, карта распространения вида), что, как и на ЕСВР, может встречаться в субарктическом поясе. Перламутровка *Issoria eugenia* в Западной Сибири также пока не обнаружена. Она имеет преимущественно горное распределение в Средней, Южной, Восточной Сибири, Монголии, Китая, на севере Дальнего Востока и Камчатке. Перламутровка *Clossiana angarensis* встречается по всей Сибири, на Дальнем Востоке до Чукотки, в Монголии, Манчжурии, на севере Кореи и на Сахалине. Немногочисленная локальная популяция *Clossiana selenis* была найдена в Северном Предуралье на территории Печоро-Ильчского заповедника (Татаринов и др., 2003), приводится для южной части Северного Урала (Баранчиков, 1980). Указание о нахождении этого вида в Полярном Зауралье и Приполярном Зауралье (Горбунов, Ольшванг, 1993, 1997) новыми материалами пока не подтверждается. За пределами региона западная граница ареала этой перламутровки проходит в Среднем Поволжье и Приуралье. В азиатской части она имеет распространение сходное с *C. angarensis*. К.Б. Городков (1992) виды с таким распространением именовал двино-трансзиатскими, двино-сибирскими, печоро-сибирскими. Но так как удовлетворительные сведения о лепидоптерофауне Малоземельской, Тиманской и Канинской тундр отсутствуют, использовать эти названия в отношении булавоусых чешуекрылых считаем преждевременным.

Урало-трансзиатская группа. Ее виды распространены от Предуралья до Дальнего Востока включительно. Некоторые из них незначительно заходят на восточную окраину Русской равнины. В фауне булавоусых чешуекрылых ЕСВР данную долголетнюю группу образуют четыре вида сатирид: *Lopinga deidamia*, *Erebia edda*, *E. dabanensis*, *Oeneis magna*.

Единственный самец чернушки *Erebia edda* был пойман 26 июня 1908 г. в бассейне р. Сыни, притока Усы в Приполярном Приуралье (Кузнецов, 1925). Кроме того, данный вид зарегистрирован в Северном Зауралье (Горбунов, Ольшванг, 1997). От правобережья Оби его ареал тянется до Енисея, через горы Средней и Южной Сибири до Приамурья, Монголии и Северной Кореи, северной части Приморья, севера Сахалина и юга Магадан-

ской области. Сатирида *Oeneis magna* на территории Русской равнины пока не найдена, однако нельзя исключать ее локального распространения в лиственничных лесах Приполярного Приуралья. Крупная популяция этого вида выявлена в крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала (бассейн р. Кожим). Кроме того, особи вида регулярно фиксируются на восточном макросклоне Полярного Урала. Конкретных материалов о распространении *Oeneis magna* в Западной Сибири пока нет, но всего скорее она встречается на юге п-вов Ямал и Гыданский, где широко распространены лиственничные редколесья – основные местообитания этого вида. К востоку от Енисея его ареал тянется широкой полосой в бореальной зоне Средней и Восточной Сибири, Дальнего Востока, Монголии, северо-востока Китая, Кореи, Камчатки, Сахалине. Краеглазка *Lopinga deidamia* локально встречается на Северном Урале до 62 ° с.ш., На восток она фрагментарно распространена в Западной Сибири и более широко в южной и средней тайге до Монголии и Северо-Восточного Китая, Приамурья, Приморья, Кореи, Японии, Сахалина и Южных Курил. Чернушка *Erebia dabanensis* достоверно встречается на Полярном Урале (преимущественно на его восточном макросклоне) и распространена в азиатской части на плато Путорана, Восточных Саянах, горах Забайкалья, Восточной Сибири и Дальнего Востока.

Два вида сатирид – *Erebia kefersteini* и *Oeneis ammon* – могут быть отнесены к **урало-сибирской группе**. В регионе эти виды имеют узколокальное распространение на Полярном Урале. На востоке они встречаются в горах Южной Сибири, Забайкалья и Монголии.

Недавно появившиеся на южных окраинах ЕСВР переливницы *Apatura ilia* и *A. iris* обогатили ареалогическую структуру региональной фауны булавоусых чешуекрылых новым типом долготного распространения – **амфиевразийским**. У обоих видов западный анклав ареала располагается в лесной зоне Европы, восточный – на юге Дальнего Востока. По мнению К.Б. Городкова (1984), огромный разрыв в распространении амфиевразийских видов обусловлен отсутствием в современной Сибири подзоны широколиственных лесов.

3.2.3 Типизация видов по широтному распространению

В широтные ареальные группы объединяют виды со сходным расположением границ распространения относительно природных зональных рубежей (климатических поясов, зон, подзон и полос растительности). Основным лимитирующим фактором здесь выступает теплообеспеченность территорий (Чернов, 1975; Городков, 1984).

При определении типа широтного распространения исследователи часто смешивают географический и эколого-хорологический аспекты территориально размещения видов. Данная проблема затрагивалась К.Б. Городковым (1984), хотя довольно поверхностно. Бо-

лее определенно по данному вопросу высказался в своих работах Ю.И. Чернов (1975, 1978; Чернов, Матвеева, 1986, 2002), который специально обращал внимание на важность различия этих аспектов. По его мнению, географический аспект имеет прямое отношение к типологии ареалов и связан с площадью и границами распространения без учета количественных показателей. Для эколого-хорологического «наиболее существенен характер распределения (плотность, численность, встречаемость, константность, верность и др.) в пределах ареала» (цит.: Чернов, Матвеева, 2002, с. 26). Данный аспект находит отражение при характеристике ландшафтно-зональной структуры фауны (см. разд. 5.2). Таким образом, при определении типа широтной составляющей ареала мы принимаем во внимание только его контур, очерченный по границе зоны прерывистого распространения вида.

Процедуру выделения ареальных групп могут существенно усложнять отличия в широтном распространении одного и того же вида в разных географических секторах (Чернов, 1975; Городков, 1984; Сергеев, 1986). Обойти эту проблему можно разными способами в зависимости от конечной цели исследования. Например, М.Г. Сергеев классифицировал широтные группы прямокрылых Северной Азии по положению северных и южных границ распространения видов в Западной Сибири, Казахстане и Средней Азии. Здесь, по мнению автора, «очень полно и наиболее контрастно проявляется зональность, тогда как западнее и восточнее отчетливо прослеживается, с одной стороны, смягчающее влияние океанов, а с другой – бóльшая тектоническая дифференциация» (цит.: Сергеев, 1986, с. 47). Типы широтного распространения булавоусых чешуекрылых ЕСВР мы определяли по наибольшему охвату природных зон и горных областей в каком-либо географическом секторе.

Булавоусых чешуекрылых региональной фауны мы разделили на 19 широтных групп (табл. 6), которые не классифицировались строго по иерархическому принципу, т.к. в широтном распространении видов наблюдается гораздо больше переходных и неоднозначно трактуемых вариантов, нежели в долготных типах распространения.

Метаарктическая группа. Северным пределом распространения булавоусых чешуекрылых являются арктические тундры (Чернов, Татаринов, 2006; Макарова и др., 2012). При этом среди них отсутствуют виды, ареал которых ограничивался бы только этой подзоной растительности: у самых «северных» представителей он обычно охватывает еще типичную тундру, а зона прерывистого распространения может доходить до полосы лесотундры. Хотя рубежи Арктики рассматриваются исследователями весьма неоднозначно (обсуждение вопроса см.: Семенов-Тянь-Шанский, 1935; Кузнецов, 1938; Григорьев, 1956; Чернов, 1978, 2002; Городков, 1984; Атлас Арктики, 1985; Исаченко, 1985; Чернов, Матвеева, 2002; и др.), приходится заключить, что «арктический вид», как ареологи-

ческое понятие, может применяться к булавоусым чешуекрылым весьма условно. Кроме того, большинство видов Papilionoidea с тундровым биопререферендумом по горам распространены южнее границы зональных тундр. Те виды, которые в горных областях лишь незначительно выходят за пределы Северного полярного круга, рационально именовать «метаарктическими». Данный термин был предложен Б.А. Юрцевым (1977) для высокоширотных элементов флоры и использовался К.Б. Городковым (1984) при обозначении одного из типов аркто-альпийского распространения.

Таблица 6 – Представленность типов широтного распространения в семействах булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России (число видов)

Широтная группа	Papilionidae	Pieridae	Lycaenidae	Nymphalidae	Satyridae	Hesperiidae
Метаарктическая	–	–	–	2	1	–
Гольцовая	–	–	–	1	3	–
Гольцово-альпийская	–	–	1	1	2	1
Аркто-гольцовая	–	3	–	2	2	–
Субаркто-гольцовая	–	–	–	–	3	–
Аркто-гольцово-альпийская	–	–	1	–	–	–
Субаркто-гольцово-альпийская	1	1	–	1	2	–
Субаркто-бореальная	–	–	–	4	2	–
Бореальная	–	–	–	–	1	–
Борео-монтанная	–	–	1	2	2	–
Субаркто-борео-монтанная	–	1	–	3	5	1
Субаркто-бореально-монтанная	–	–	1	–	–	–
Температная	1	3	3	8	2	–
Температно-субтропическая	1	4	10	6	4	4
Суббореальная	–	1	1	3	1	–
Суббореально-субтропическая	1	2	–	4	3	2
Субаркто-температная	–	–	3	2	1	2
Субаркто-температно-субтропическая	1	2	4	4	–	1
Полизональная	–	1	–	2	–	–

Ареалы метаарктических булавоусых чешуекрылых сплошные, по размерной классификации К.Б. Городкова (1983) полирегиональные (трансголарктические, субтрансголарктические), региональные или субрегиональные (например, у беренгийских видов). На североамериканском континенте их распространение обычно более широкое, чем в Евразии. Метаарктическая группа имеет очень низкий удельный вес в ареалогической структуре региональной фауны Papilionoidea (рис. 7). В ее состав мы включаем три вида из двух семейств. У перламутровок *Clossiana polaris*, *C. improba* метаарктический контур ареала несколько искажается в Северной Америке: здесь они по Кордильерам проникают в канадские провинции Британская Колумбия и Альберта. В составе группы пока оставлена чернушка *Erebia fasciata*, которая в Азии и Северной Америке встречается в границах арктического и субарктического поясов и только на Дальнем Востоке по горным тундрам проникает на север Камчатки. Кроме того, в 2011 г. данный вид был обнаружен на Приполярном Урале (гора Сундук, 64° 53' с. ш., 59° 11' в. д., коллектор А.Н. Королев), около 300 км к югу от Полярного круга.

В фауне ЕСВР удельный вес горных булавоусых чешуекрылых сравнительно невелик, что объясняется орографией, ландшафтно-зональным строением Урала и особенностями фауногенеза в позднем плейстоцене и голоцене. По приуроченности к типам высокогорных ландшафтов девять монтанных видов мы разделяем на две группы.

Гольцовая группа. В региональной фауне в ее состав входят перламутровка *Clossiana tritonia* и сатириды *Erebia callias*, *E. dabanensis*, *Oeneis melissa*. Данные виды связаны в своем распространении с горными ландшафтами Урала, Сибири, Дальнего Востока, Северной Америки.

Гольцово-альпийская группа объединяет пять видов: голубянку *Agriades orbitulus*, перламутровку *Boloria napaea*, сатирид *Erebia kifersteini*, *Oe. ammon*, толстоголовку *Pyrgus andromedae*. В отличие от гольцовых видов они встречаются еще в альпийских ландшафтах Европы и Алтая.

У значительного числа видов булавоусых чешуекрылых арктической (в широком смысле) фауны, зона прерывистого распространения по горным областям глубоко врежется в бореальный и даже суббореальный подпояса, а суммарная площадь монтанных «языков» и «островов» может превышать зональную часть ареала. Особенно богата арктомонтанными видами фауна Северо-Восточной Азии. На ЕСВР данная особенность хронологии отличает 16 видов. По широте распространения в субарктическом и арктическом поясах и приуроченности к гольцовому или альпийским типам горных ландшафтов их можно разделить на пять групп.

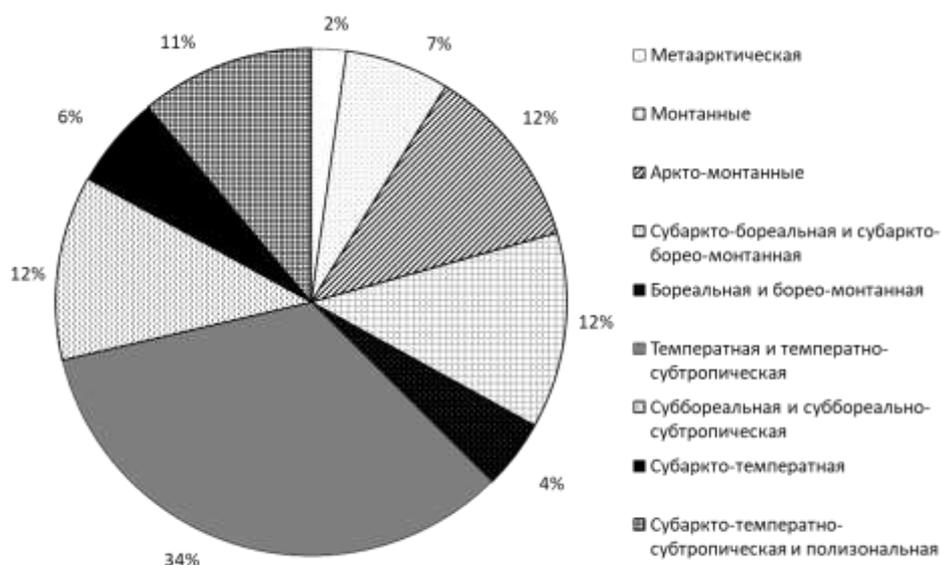


Рисунок 7 – Удельный вес широтных групп в ареалогической структуре фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.

Аркто-гольцовая группа включает виды, которые встречаются в арктических, типичных, некоторые еще в южных зональных тундрах, а также в горных тундрах Урала, Скандинавии, Северной Азии и Северной Америки. В региональной фауне она представлена семью видами из трех семейств: желтушками *Colias hecla*, *C. nastes*, *C. tyche*, перламутровками *Boloria alaskensis*, *Clossiana chariclea*, сатиридами *Erebia rossii*, *Oeneis polixenes*.

Как уже говорилось, не всегда бывает просто принять решение, является ли вид метаарктическим или аркто-гольцовым, так как в некоторых частях ареала у него могут существовать монтанные языки или эксклавы. Например, сатирида *Oeneis polixenes* в Евразии имеет классическое метаарктическое распространение, а на североамериканском континенте у нее существуют географические изоляты в Кордильерах и Скалистых горах. Трудность типизации широтной составляющей ареала аркто-гольцовых булавоусых чешуекрылых часто связана с проблемами таксономического статуса зональных и горных популяций. Так, нет единого мнения о статусе азиатских желтушек форм *aquilonaris* Grun-Grshimailo, 1899 и *viluensis* Mènètriés, 1859. Ранее их рассматривали как отдельные виды (Verhulst, 2000; Коршунов, 2002), в настоящее время многие авторы склоняются к тому, что это подвидовые формы *Colias hecla* (Gorbunov, Kosterin, 2003; Дубатов и др., 2005a; Greishuber et al., 2012; Greishuber, 2014).

Субаркто-гольцовая группа. Ее представители – сатириды *Erebia disa*, *Oeneis bore*, *Oe. (norna) patrushevae* – по распространению близки к предыдущей группе видов, но не проникают в арктический пояс.

Здесь отметим, что в обозначении видовых ареалов, северная граница которых проходит по подзонам южных или типичных тундр, употребляются два по сути синонимичных определения «субарктический» и «гипоарктический». К.Б. Городков (1984) отдавал предпочтение последнему. На наш взгляд, в ареалогической номенклатуре все же лучше использовать термин «субарктический», исходя из названия соответствующего физико-географического пояса. Термин «гипоарктический» рационально применять в процедуре типизации ландшафтно-зонального распределения, когда учитываются не только контуры ареала, но и зона «экологического оптимума» видов (Чернов, Матвеева, 2002).

Субаркто-гольцово-альпийская группа объединяет чешуекрылых, распространенных в южных и типичных тундрах, горах Европы, Сибири, Дальнего Востока, Северной Америки. На ЕСВР в ее состав входит пять видов из трех семейств: парусник *Parnassius corybas*, белянка *Pontia callidice*, шашечница *Euphydryas iduna*, сатириды *Erebia pandrose*, *Oeneis norna*.

Надо заметить, что некоторые аркто-монтанные (в широком смысле) чешуекрылые географически и экологически ближе к горным видам. Например, «горный паспорт» чернушки *Erebia pandrose* «портит» ее присутствие в равнинных местообитаниях северной Фенноскандии, п-ова Канин, о-ва Колгуев, на северо-востоке Малоземельской тундры и отсутствие на Урале. У парусника *Parnassius phoebus* существуют популяционные группировки в зональных тундрах Азии, а у белянки *Pontia callidice* известны локальные местонахождения в равнинных областях умеренного пояса Сибири и Дальнего Востока. Особняком стоит голубянка *Agriades glandon*. В Европе и Северной Азии, она имеет, преимущественно, горное распределение, а на североамериканском континенте встречается еще и в зональных тундрах. Широтное распространение этого вида мы относим к **аркто-гольцово-альпийскому** типу.

Субаркто-бореальная группа объединяет чешуекрылых, которые встречаются в тайге, полосе лесотундры, южной тундры, зона прерывистого распространения у некоторых может достигать на севере типичной тундры, на юге – подтаежных лесов. В региональной фауне в состав субаркто-бореальной группы включены шесть видов из двух семейств: перламутровки *Boloria aquilonaris*, *Clossiana angarensis*, *C. freija*, *C. frigga* и сатириды *Erebia embla*, *Oeneis jutta*.

Бореальная группа. Булавоусых чешуекрылых, широтное распространение которых было бы ограничено бореальным подпоясом, очень немного и в основном это азиатские

виды, экологически связанные со светлохвойными лесами и редколесьями. В региональной фауне бореальную группу представляет лишь чернушка *Erebia edda*. Ее может пополнить еще чернушка *Erebia cyclopius*, если она все-таки будет обнаружена в северных областях Урала.

Борео-монтанная группа объединяет виды, у которых основная часть ареалов располагается в пределах полосы бореальных и подтаежных лесов, и, кроме того, еще существуют, иногда весьма крупные, географические изоляты в горных областях суббореального подпояса. Подобная особенность широтного распространения свойственна пяти видам булавоусых чешуекрылых фауны ЕСВР: голубянке *Aricia nicias*, нимфалидам *Clossiana titania*, *Euphydryas ichnea* и сатиридам *Lopinga deidamia*, *Lasiommata petropolitana*.

Субаркто-борео-монтанная группа. Ее образуют разнородные в эколого-географическом отношении виды. Некоторые могут быть довольно условно вычленены из борео-монтанных, так как лишь в некоторых географических секторах обладают устойчивыми популяционными группировками севернее Полярного круга, другие, наоборот, ближе к представителям субаркто-бореальной или субаркто-температных групп.

К категории субаркто-борео-монтанных мы отнесли десять видов региональной фауны из четырех семейств:

<i>Colias palaeno</i>	<i>Erebia euryale</i>	<i>Oeneis magna</i>
<i>Issoria eugenia</i>	<i>E. jeniseiensis</i>	<i>Pyrgus centaureae.</i>
<i>Clossiana eunomia</i>	<i>E. ligea</i>	
<i>C. thore</i>	<i>E. discoidalis</i>	

Голубянка *Polyommatus eros* отличается сложной внутривидовой структурой. Как уже говорилось, на ЕСВР распространен субаркто-гольцовый подвид *P. eros taymirensis*. Учитывая географическое распределение всех выделяемых подвидовых форм, широтную составляющую ареала данного вида мы относим к особому **субаркто-суббореально-монтанному** типу.

Температная группа объединяет чешуекрылых, чьи ареалы располагаются в пределах бореального и суббореального подпоясов умеренного пояса, а периферическое кружево может заходить на севере в Субарктику, на юге – в субтропический пояс. В фауне ЕСВР насчитывается 17 температурных видов из четырех семейств:

<i>Parnassius apollo</i>	<i>Cupido alcetas</i>	<i>Araschnia levana</i>
<i>Leptidea morsei</i>	<i>Limenitis populi</i>	<i>Euphydryas maturna</i>
<i>L. juvernica</i>	<i>Neptis rivularis</i>	<i>Melitaea diamina</i>
<i>Colias hyale</i>	<i>Brenthis ino</i>	<i>Coenonympha hero</i>
<i>Thecla betulae</i>	<i>Clossiana dia</i>	<i>Aphantopus hyperantus.</i>
<i>Fixsenia pruni</i>	<i>Nymphalis vaualbum</i>	

Температно-субтропическая группа самая крупная в региональной фауне, она объединяет 31 вид булавоусых чешуекрылых из шести семейств:

<i>Driopa mnemosyne</i>	<i>A. eumedon</i>	<i>Melanrgia russiae</i>
<i>Aporia crataegi</i>	<i>Polyommatus icarus</i>	<i>Pararge aegeria</i>
<i>Pieris brassicae</i>	<i>P. amandus</i>	<i>Lasiommata maera</i>
<i>Leptidea sinapis</i>	<i>P. semiargus</i>	<i>Coenonympha glycerion</i>
<i>Gonepteryx rhamni</i>	<i>Limenitis camilla</i>	<i>Maniola jurtina</i>
<i>Lycaena virgaureae</i>	<i>Argynnis paphia</i>	<i>Pyrgus alveus</i>
<i>Celastrina argiolus</i>	<i>Fabriciana adippe</i>	<i>P. malvae</i>
<i>Cupido argiades</i>	<i>Speyeria aglaja</i>	<i>Thymelicus lineola</i>
<i>Glaucopsyche alexis</i>	<i>Polygonia c-album</i>	<i>Ochlodes sylvanus.</i>
<i>Plebeius argus</i>	<i>Nymphalis io</i>	
<i>Aricia artaxerxes</i>	<i>Melitaea athalia</i>	

В отличие от собственно температурных видов представители данной группы распространены на юг до субтропического пояса включительно. Надо отметить, что не всегда бывает просто определиться, является ли вид температурным и температурно-субтропическим. Это, прежде всего, касается чешуекрылых, у которых южная граница ареалов проходит по северному Средиземноморью (например, у *Thecla betulae*, *Cupido alcetas*, *Clossiana dia*). У некоторых видов, распространенных, преимущественно, в пределах умеренного пояса, существуют крупные эксклавы субтропиках Закавказья и Средиземноморья (*Coenonympha glycerion*), что также заставляет их формально считать температурно-субтропическими. Принадлежность видов к широтной группе может изменяться и после таксономических ревизий. Так, не исключено, что голубянку *Aricia artaxerxes* надо будет переводить в состав температурной группы, т.к. статус североафриканских и пиренейских популяций, ранее относимых к подвиду *A. a. montensis* (Verity, 1928), недавно был повышен до видового уровня (Sañudo-Restrepo et al., 2013). Северная граница распространения некоторых представителей температурной и температурно-субтропических групп (*Cyaniris semiargus*, *Celastrina argiolus*, *Clossiana euphrosyne* и др.) демонстрирует переход к субаркто-температному или субаркто-температно-субтропическим типам (см. ниже). Распространение на север других видов (*Colias hyale*, *Thecla betulae*, *Clossiana dia*, *Pyrgus alveus* и др.) лишь немного выходит за пределы суббореального подпояса. В составе температурной группы оставлен парусник *Parnassius apollo*, ареал которого сильно фрагментирован, особенно в Европе. В данной работе этот ход считаем допустимым, хотя современное широтно-зональное распространение вида более точно именовать суббореально-монтанным или температурно-монтанным.

Суббореальная группа. В ее состав включены шесть видов из четырех семейств: желтушка *Colias myrmidone*, червонец *Lycaena dispar*, пеструшка *Neptis sappho*, переливницы *Apatura ilia*, *A. iris*, сатирида *Lopinga achine*.

Суббореально-субтропическая группа в фауне Papilionoidea ЕСВР представлена десятью видами из шести семейств:

<i>Iphiclides podalirius</i>	<i>Issoria lathonia</i>	<i>Pyrgus serratulae</i>
<i>Pontia daplidice</i>	<i>Nymphalis polychloros</i>	<i>Thymelicus sylvestris</i> .
<i>Colias crocea</i>	<i>Coenonympha pamphilus</i>	
<i>Fabriciana niobe</i>	<i>Hyponephele lycaon</i>	

У представителей суббореальной и суббореально-субтропической групп на территории ЕСВР в настоящее время располагается северное периферическое кружево ареалов. Все они, за исключением пеструшки *Neptis sappho*, активно продвигаются на север за счет антропогенно трансформированных ландшафтов и местообитаний и претендуют на скорый перевод в категорию температурных или температурно-субтропических видов, как, это было сделано, например, в отношении лиценид *Cupido argiades*, *Glaucopsyche alexis*, нимфалиды *Nymphalis io*.

Субаркто-температная группа на ЕСВР представлена восемью видами булавоусых чешуекрылых: лиценидами *Lycaena helle*, *L. hippothoe*, *Plebeius optilete*, перламутровками *Clossiana selene*, *C. selenis*, сенницей *Coenonympha tullia*, крепкоголовками *Carterocephalus palaemon*, *C. silvicolus*. От собственно температурных видов они отличаются северной границей основного ареала, которая в некоторых географических секторах проходит в субарктическом поясе, а от субаркто-борео-монтанных – более широким распространением в суббореальных областях.

Субаркто-температно-субтропическая группа. Ее представители встречаются значительно южнее, чем виды предыдущей группы, или имеют крупные популяционные эксклавы в субтропическом поясе. В фауне ЕСВР подобным распространением характеризуются 12 видов булавоусых чешуекрылых из пяти семейств:

<i>Papilio machaon</i>	<i>Lycaena phlaeas</i>	<i>Nymphalis antiopa</i>
<i>Pieris napi</i>	<i>Cupido minimus</i>	<i>N. xanthomelas</i>
<i>Anthocharis cardamines</i>	<i>Plebeius idas</i>	<i>N. urticae</i>
<i>Callophrys rubi</i>	<i>Clossiana euphrosyne</i>	<i>Hesperia comma</i> .

Полизоная группа. Широко применяемая, но неоднозначно трактуемая в хорологических работах категория. Как следует из названия (используются также термин «мультизональный»), к ней относятся виды, ареалы которых охватывают несколько природно-климатических зон и поясов. Формально представителей субаркто-температно-субтропической группы также можно причислить к мультизональным видам. В данной работе в состав полизоной группы мы включили три вида, распространение которых, благодаря высокой вагильности имаго или антропогенному фактору, в настоящее время

выходит за пределы Голарктики и даже Северного полушария. Это белянка *Pieris rapae* и нимфалиды *Vanessa atalanta*, *V. cardui*.

3.2.4 Типы видовых ареалов

Как уже говорилось, тип ареала вида определяется на основе сочетания типов его долготного и широтного распространения. В природе комбинации ареальных составляющих реализуются в разной степени у различных таксономических групп, а некоторые не встречаются совсем. Достаточно подробно данный вопрос обсуждался К.Б. Городковым (1984). Для фауны ЕСВР нами выделены 17 основных долготных и 19 широтных вариантов распространения видов булавоусых чешуекрылых и установлены 62 их комбинаций (табл. 7), т.е. около $\frac{1}{4}$ из теоретически возможных.

Ареалогическая структура региональной фауны Papilionoidea выглядит очень рыхлой. Каждая из самых крупных ареальных групп объединяет в своем составе менее 10 % видов. Наиболее часто встречаются трансевразиатские температурно-субтропический, температурный и транспалеарктический температурно-субтропический типы распространения. Транспалеарктические температурно-субтропические и температурный типы распространения характеризуют почти половину голубянок региональной фауны, у нимфалид и сатирид данный показатель не превышает четверти видового состава семейства.

Следующий уровень представленности (четыре–пять видов) образуют транспалеарктический и трансголарктический субаркто-температурно-субтропические и субтрансголарктический аркто-гольцовый ареалы, их доля в ареалогической структуре фауны дневных чешуекрылых ЕСВР – 3,7 %, 4,4 % и 4,4 % соответственно. Примерно по 3 % составляют субтрансголарктический аркто-гольцовый, западно-центральнопалеарктические температурно- и суббореальные-субтропические типы распространения. Относительно высокая представленность последней ареальной группы обеспечена в основном сезонными мигрантами на территории ЕСВР.

Остальные ареальные группы представлены двумя–тремя видами, а 32 вида региональной фауны имеют неповторяющиеся, оригинальные сочетания типов широтного и долготного распространения. Состав выделенных ареальных групп булавоусых чешуекрылых фауны ЕСВР приведен в приложении 3.

Таблица 7 – Распределение булаовусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России по широтным и долготным группам ареалов (число видов)

Долготная Широтная	Трансголарктическая	Субтранголарктическая	Транспалеарктическая	Трансевразийская	Центральноевро-трансаязская	Западно- центральнопалеарктическая	Западно-центральноевразийская	Евро-центральноазиатская	Евро-сибирско-центральноазиатская	Евро-южносибирская	Субтранспалеарктическая	Западнопалеарктическая	Европейская	Восточноевро-трансаязская	Урало-трансаязская	Урало-сибирская	Амфиевразийская
Метаарктическая	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Гольцовая	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Гольцово-альпийская	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	2	—
Аркто-гольцовая	3	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Субаркто-гольцовая	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Аркто-гольцово-альпийская	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Субаркто-гольцово-альпийская	—	3	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Субаркто-бореальная	3	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Субаркто-борео-монтанная	3	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	—	—
Субаркто-субборео-монтанная	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Борео-монтанная	—	—	—	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Бореальная	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Температная	—	1	—	9	2	—	1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—
Температно-субтропическая	1	—	9	12	—	3	1	1	1	—	1	2	—	—	—	—	—
Суббореальная	—	1	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2

Продолжение таблицы 7

Долготная Широтная	Трансголарктическая	Субтранголарктическая	Транспалеарктическая	Трансевразийская	Центральноевро-трансизийская	Западно-центральнопалеарктическая	Западно-центральноевразийская	Евро-центральноазиатская	Евро-сибирско-центральноазиатская	Евро-южносибирская	Субтранспалеарктическая	Западнопалеарктическая	Европейская	Восточноевро-трансизийская	Урало-трансизийская	Урало-сибирская	Амфиевразийская
Суббореально-субтропическая	–	–	1	1	–	2	2	–	1	–	–	3	–	–	–	–	–
Субаркто-температная	3	1	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
Субаркто-температно-субтропическая	5	–	2	4	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Полизональная	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Жирным шрифтом выделены наиболее частые сочетания.

Таблица 8 – Оценка видового богатства и пропорции аркто-бореальных фаун булавоусых чешуекрылых Евразии и Северной Америки*

№ п/п	Регион	Всего видов	Число видов в семействах						Пропорции фаун		
			Papilionidae	Pieridae	Lycaenidae	Nymphalidae	Satyridae	Hesperiidae	в/с	в/р	р/с
1	Горная Фенноскандия	84	2	11	19	27	17	8	14,0	2,1	6,7
2	Равнинная Фенноскандия	80	2	10	19	25	16	8	13,3	2,1	6,3
3	Северо-Запад Русской равнины	70	2	10	18	20	13	7	11,7	1,8	6,5
4	Северо-Восток Русской равнины	94	2	11	20	31	21	9	15,7	2,1	7,5
5	Урал	104	3	13	21	33	26	8	17,3	2,3	7,5
6	Западно-Сибирская равнина	100	1	14	20	34	23	8	16,7	2,3	7,3
7	Средняя Сибирь	129	4	15	28	44	30	8	21,5	2,8	7,7
8	Северо-Восточная Сибирь (Верхояно-Колымская страна)	105	5	11	15	35	33	6	17,5	2,5	7,0
9	Север Дальнего Востока (Чукотско-Камчатско-Курильская страна)	68	3	8	8	22	24	3	11,3	2,3	5,0
10	Кордильеры Аляски и Канады	94	5	19	12	27	25	6	15,7	2,9	5,3
11	Тундровые и таежные равнины Канады	92	3	17	17	26	16	13	15,3	2,9	5,3

* – без учета сезонных мигрантов, пограничных видов и видов с неясным статусом обитания.

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

Для выявления специфики и генезиса региональной фауны большое значение имеют ее связи с соседними и более отдаленными фаунами. Они обычно устанавливаются путем сравнительного анализа таксономической структуры и видового состава фаун с помощью показателей общности и различных способов визуализации данных. В конечном итоге на основе фаунистических связей можно делать важные и содержательные заключения в части сравнительной зоогеографии и в первую очередь о зоогеографических территориальных единицах и их рубежах.

Связи фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР устанавливались путем оценки видового богатства и сравнения состава аркто-бореальных лепидоптерофаун различных секторов Евразии и Северной Америки (табл. 8). Площадь и степень изученности территорий, характер обитания зарегистрированных на них видов *Papilionoidea*, конечно, отличаются, тем не менее, общее представление о силе и направленности фаунистических связей сравнительный анализ данного уровня получить позволяет. Список видов сравниваемых фаун (прил. 4) составлен на основе собственных материалов автора и анализа литературных сведений (Scott, 1986; Higgins, Riley, 1993; Karsholt, Razowski, 1996; Layberry et al., 1998; Roine, 2000; Tolman, 2001; Kudrna, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003, 2007; Плющ и др., 2005; Brock, Kauffmann, 2006; Pohl et al., 2010; Tshikolovets, 2011; и др.).

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 коренных видов северо-востока Русской равнины и северных областей Урала соответствует уровню сибирских и неарктических фаун (порядка 100) и заметно превосходит аркто-бореальные фауны Фенноскандии, северо-запада Русской равнины и Чукотско-Камчатско-Курильской страны. Таксономическая структура всех сравниваемых фаун весьма сходная – более половины видового состава принадлежит к нимфалоидным семействам *Nymphalidae* и *Satyridae*, лишь в фауне тундровых и таежных равнин Канады их теснят *Pieridae* и *Hesperiidae* (рис. 8). Сравнение видового состава региональных фаун методом кластерного анализа дало вполне ожидаемые результаты. На дендрограмме сходства фауны северо-востока Русской равнины и Урала присоединились к западносибирской и среднесибирской фаунам (рис. 9) за счет общего числа видов и наличия в составе целой плеяды «восточных» географических элементов, у которых здесь проходят западные границы распространения, а основная часть ареала находится в Азии и Северной Америке. Впервые эту биогеографическую особенность региона отметил английский орнитолог Г. Сибом, изучавший в конце 19 в.

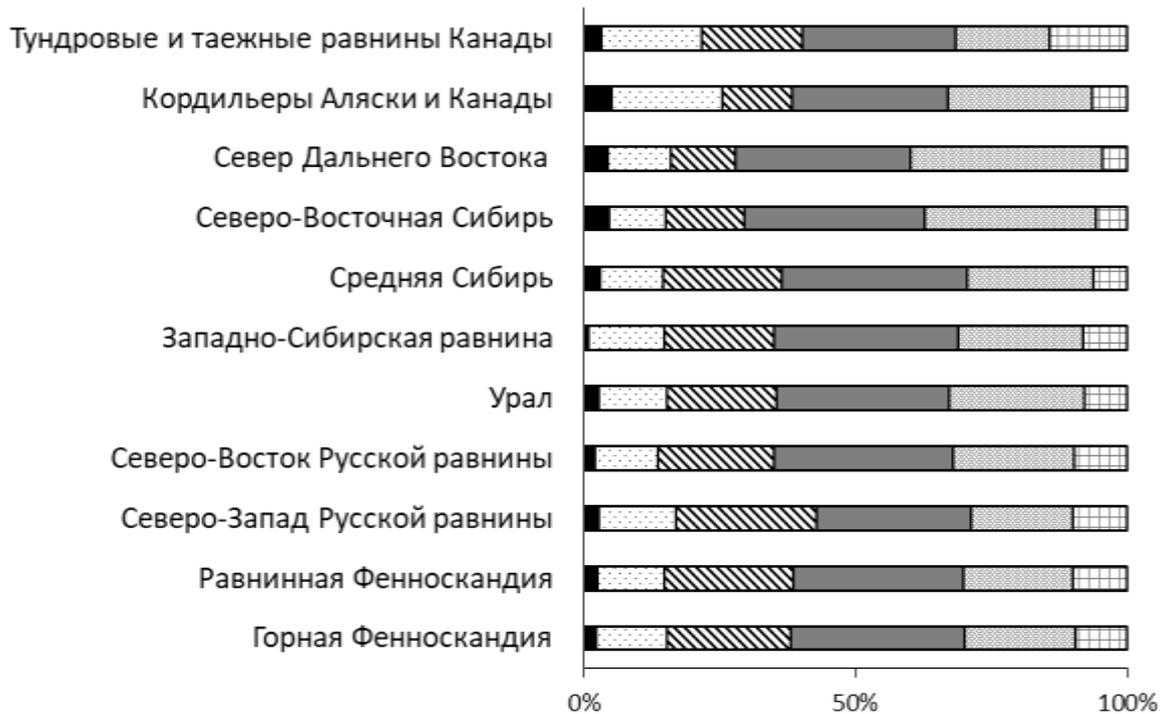


Рисунок 8 – Видовая насыщенность семейств булавоусых чешуекрылых в аркто-бореальных фаунах Евразии и Северной Америки.

■ – Papilionidae ▨ – Lycaenidae ▩ – Satyridae
 □ – Pieridae ■ – Nymphalidae ▧ – HesperIIDae

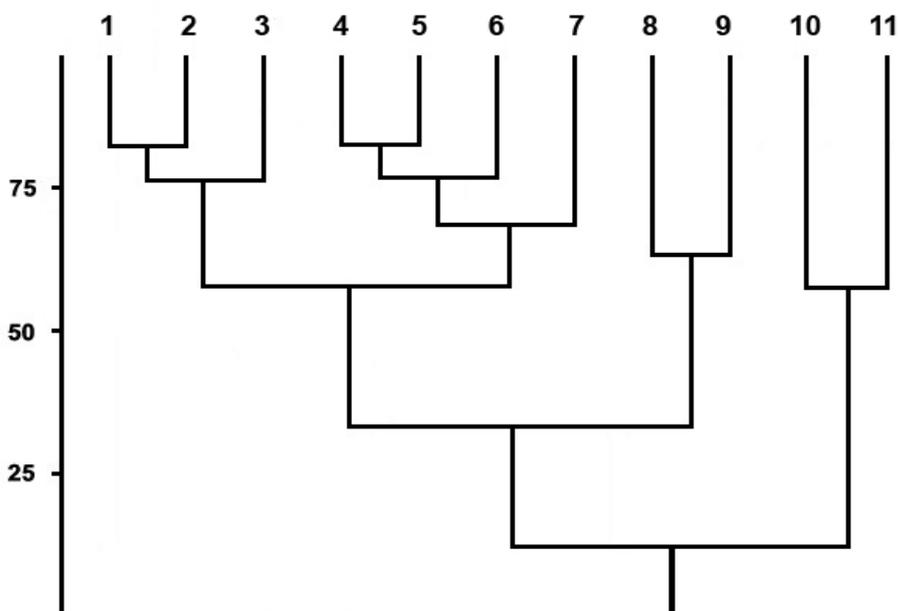


Рисунок 9 – Дендрограмма сходства аркто-бореальных фаун Евразии и Северной Америки. 1 – 11 см. табл. 8.

птиц Печорского края и образно назвавший его «Сибирью в Европе» (Seebohm, 1880). О «сибирских» видах на северо-востоке Русской равнины и Урале упоминалось во многих зоологических и ботанических работах (Фридолин, 1935; Штегман, 1938; Алехин, 1944; Вульф, 1944; Толмачев, 1948, 1962; Горчаковский, 1969; Еськов, 1986, 1988; Городков, 1992; Макарова и др., 2019; и др.). На материалах по чешуекрылым данной темы впервые коснулся Н.Я. Кузнецов в цикле работ по Арктике (1925, 1935, 1938).

Удельный вес «восточных» представителей в региональной фауне булавоусых чешуекрылых сравнительно невысок – около 14,6 %. В составе трех семейств обнаружено 20 видов, распространенных, преимущественно, к востоку от Урала. По представленности восточных элементов (% от объема семейства в региональной фауне) лидируют семейства Satyridae и Nymphalidae.

При похолодании представители температурной фауны выживали в азональных местобитаниях тундры и лесотундры. Арктические (в широком смысле) виды булавоусых чешуекрылых в позднем плейстоцене, очевидно, входили в состав сообществ перигляциальных тундр, тундро-степей и притундровых редколесий. В позднеледниковье и периоды термических пессимумов голоцена они проникали на Урал и северо-восток Русской несколькими миграционными потоками со стороны Западно-Сибирской равнины, Ямала и осушенного шельфа Карского и Баренцева морей.

Учитывая современный характер ландшафтно-зонального распределения и биотопические предпочтения «восточных» видов булавоусых чешуекрылых, нет оснований предполагать их присутствие в перигляциальных областях северо-востока Русской равнины и Урала, что обосновывается для некоторых других групп беспозвоночных (Макарова и др., 2019). Их проникновение на северо-восток Европы началось не ранее позднебореального времени, когда начала формироваться зональная структура растительного покрова, пошли интенсивные процессы заболачивания и торфообразования, с востока на запад в пределах таежной зоны наметились некоторые провинциальные различия (Никифорова, 1982). Гипоаркто-бореальные и северобореальные виды булавоусых чешуекрылых на территорию Русской равнины, очевидно, неоднократно мигрировали со стороны Урала в течение всего голоцена. Происходило это вкупе с распространением по региону «восточных» видов растений (*Paeonia anomala* L., *Atragene sibirica* L. и др.), стрекоз *Coenagrion hylas* (Tryb.), *C. glacialis* (Sel.), *Leucorrhinia orientalis* (Sel.) и других насекомых, а также позвоночных, среди которых сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dyb.) и, конечно, птицы, о которых подробно говорится в классических трудах Г. Сибома (Seebohm, 1880), В.Ю. Фридолина (1935), Б.К. Штегмана (1938). Чешуекрылые «первой волны» в настоящее время встречаются в лесотундровых и южнотундровых районах до меридионального от-

резка нижней Печоры и на севере таежной зоны до восточного Притиманья. Это чернушки *Erebia discoidalis*, *E. edda*, *E. jeniseiensis*, перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana angarensis*.

Уральскую границу распространения таких видов как перламутровка *Clossiana selenis*, сатириды *Lopinga deidamia*, *Oeneis magna* мы склонны объяснять их поздним проникновением из Сибири. Произошло это, вероятно, не ранее начала субатлантического периода, когда на северо-востоке Русской равнины уже окончательно сформировалась зона темнохвойных таежных лесов, ставшая непреодолимым рубежом для дальнейшего распространения на запад сибирских чешуекрылых. В южной половине Уральского хребта и Приуралья эту группу дополняют голубянка *Ahlbergia frivaldszkyi* (Led.), перламутровка *Clossiana oscarus* (Ev.), сатириды *Coenonympha amaryllis* (Stoll), *Triphysa dorhnii* (Zell.), *Erebia cyclopius* (Ev.) и др.

Необходимо отметить относительную молодость региональной субарктической фауны Papilionodae, которая неоднократно и значительно деградировала в термические оптимумы голоцена, когда тундровые ландшафты на севере почти полностью вытеснялись лесной растительностью. Проникновение гемиарктических чернушек *Erebia fasciata*, *E. rossii*, перламутровки *Boloria alaskensis* на северо-восток Европы, вероятно, началось еще во время раннего суббореального похолодания, но в основном шло в позднюю суббореальную фазу синхронно с распространением тундровой растительности со стороны Полярного Урала, Югорского п-ова и Ямала. Позднее проникновение данных видов в регион косвенно подтверждает их отсутствие в Фенноскандии наряду с такими евразийско-американскими арктическими и гипоарктическими чешуекрылыми как желтушки *Colias tyche*, *C. hecla*, голубянка *Agriades glandon aquilo*, перламутровки *Clossiana polaris*, *C. chariclea*, *C. improba*, сатириды *Erebia disa*, *Oeneis bore*. В Большеземельской тундре, на Пай-Хое и Полярном Урале они обитают совместно и образуют тот комплекс фоновых видов, который принято считать структурным ядром заполярной лепидоптерофауны.

Субарктические чешуекрылые, ограниченные в распространении на запад Уралом – преимущественно криоксерофильные виды, связанные с каменистыми горно-тундровыми местообитаниями. Поэтому вполне логично предположить, что их проникновение в восточноевропейскую тундру было лимитировано отсутствием подходящих биотопических условий на равнине. По этой же причине у данных видов возникли дизъюнкции в азиатской части ареалов: на севере Урала у них сформировались популяционные эксклавы, географически изолированные огромными пространствами Западно-Сибирской равнины.

Материалы по булавоусым чешуекрылым в целом подтверждают характеристику ЕСВР, как «Сибирь в Европе», обоснованную на многих таксономических группах живот-

ных, растений и грибов. Однако следует отметить, что сибирские черты региональной лепидоптерофауны отчетливо проявляются только в Гипоарктическом поясе. Подавляющее большинство «восточных» чешуекрылых – гемиарктические и гипоарктические виды, распространенные в типичной и южной тундре, полосе лесотундры и частично в подзоне крайнесеверной тайги. Это можно наглядно проиллюстрировать сравнением удельного веса восточных географических элементов в локальных фаунах булавоусых чешуекрылых (рис. 10). Поэтому по отношению к фауне *Papilionoidea* «Сибирью в Европе» справедливо называть только Большеземельскую тундру (в историческом понимании ее территории) с уральскими рубежами на востоке. Получение дополнительных сведений о лепидоптерофауне Малоземельской, Тиманской и Канинской тундр, возможно, позволит расширить границы этого региона.

Как отмечают исследователи, наблюдаемая в настоящее время картина распространения «сибирских» видов на крайнем Северо-Востоке Европы представляет собой не итог развития фауны, а ее «моментальный снимок» (Штегман, 1950; Макарова и др., 2019). Данный тезис в полной мере можно отнести и к высшим чешуекрылым, но надо подчеркнуть, что это «снимок» одного из самых поздних этапов регионального фауногенеза. В современной фаунистической картине *Papilionoidea* восточные географические элементы играют роль не имприматуры, а подмалёвка, задающего ее форму и объем на заложенном ранее красочном слое. При сопоставлении ландшафтно-зонального распределения «сибирских» видов и направлений природного процесса в послеледниковье у нас не остается сомнений в том, что восточная компонента встроилась в структуру региональной лепидоптерофауны одной из последних. Ее формирование в том виде, котором она представлена сейчас, закончилось в самом конце голоцена, но не исключено, что и позже, в т.н. «малый ледниковый период».

Будущие перспективы проникновения на ЕСВР новых представителей сибирской лепидоптерофауны не кажутся большими и близкими. В настоящее время превалирует южный вектор миграции видов, который полностью определяется антропогенной трансформацией ландшафтов и природных сообществ. Подавляющее большинство восточных географических элементов, входящих в состав соседней западносибирской фауны *Papilionoidea*, уже выявлено в изучаемом регионе. Находки видов, распространенных к востоку от енисейского зоогеографического рубежа, еще возможны на Урале, но не в связи с современным расширением их ареалов, а по причине недостаточной изученности северных областей горной страны. Подтверждением сказанному является то, что только в последние десятилетия на Полярном Урале были обнаружены географически изолированные попу-

ляции чернушек *Erebia callias*, *E. kefersteinii*, распространенных в горах Южной, Восточной Сибири и Дальнего Востока.

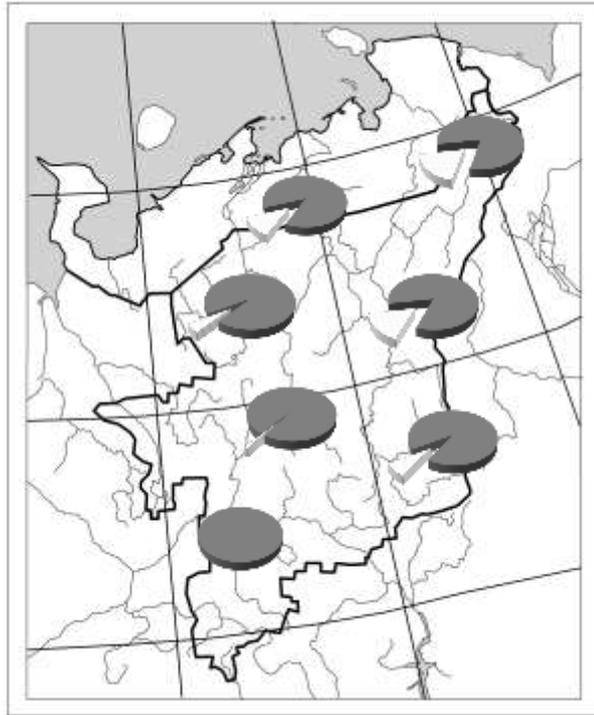


Рисунок 10 – Доля «сибирских» видов (светлый сектор) в локальных фаунах булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.

**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ВАРЬИРОВАНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО
РАЗНООБРАЗИЯ БУЛАВОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ЕВРОПЕЙСКОГО
СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

Важнейшая проблема изучения биологического разнообразия – выявление закономерностей его пространственного варьирования в связи природно-климатическими, историческими и антропогенными факторами. «Идеальный вариант – рассмотрение одного и того же явления на определенной территории в зависимости от факторов, воздействующих на разных уровнях – от макрогеографического до локального» (цит.: Чернов, Пенев, 1993, с. 519). Однако на фоне большого интереса к варьированию разнообразия в глобальном масштабе анализу географических закономерностей изменения локальных группировок биоты уделяется еще недостаточно внимания (Чернов, 1991; Penev, 1997). В полной мере это утверждение можно отнести и к хорологическим исследованиям булавоусых чешуекрылых.

Наиболее адекватным инструментом изучения региональных трендов фаунистического разнообразия признан метод локальных фаун. Подробно о концепции и методе конкретных/локальных флор/фаун говорилось в разделе 2.3. Здесь лишь напомним, что территориальной единицей, на которой обеспечивается «постоянство набора видов на однотипных экотопах, за вычетом случайных различий» (цит.: Юрцев, Камелин, 1991, с. 23) является конкретная флора/фауна. «Именно конкретные флоры и фауны являются точкой соприкосновения между традиционными проблемами фаунистики и их экологической интерпретацией» (цит.: Чернов, Пенев, 1993, с. 519). Однако ботаники и зоологи на практике чаще всего используют «пробы флоры и фауны» в одной географической точке, или локальные флоры/фауны. По аналогии с локальными флорами (Ребристая, 1987; Юрцев, 1997), можно считать, что если локальные фауны заложены в пределах однородного ландшафта, они соответствуют минимум-ареалу конкретной фауны, поэтому вполне применимы для анализа закономерностей пространственного варьирования фаунистического разнообразия в связи с факторами окружающей среды.

Метод локальных фаун был положен нами в основу изучения пространственного варьирования таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых на территории ЕСВР. Как уже говорилось, для решения этой задачи были выбраны 34 ЛФ, наиболее полно изученных и достаточно равномерно распределенных по ландшафтным провинциям (табл. 9). Они в полной мере представляют состав региональной фауны Papilionoidea, включая около 95 % всех зарегистрированных видов. Хорологический анализ включает описание характера варьирования показателей таксономического разнообразия, выявляе-

ние наиболее значимых факторов, влияющих на пространственную дифференциацию фауны и районирование ЕСВР на основе материалов по ЛФ Papilionoidea.

4.1 Показатели разнообразия локальных фаун

Выявление закономерностей территориального изменения таксономического разнообразия и оценка его зависимости от различных факторов требует адекватного выбора и применения количественных параметров группировок живых организмов. Применительно к ЛФ такими показателями являются таксономическое богатство, для булавоусых чешуекрылых богатство трех основных иерархических рангов – видов, родов и семейств, а также композиции таксонов, пропорции и представленность фауны.

Видовое богатство – важнейшая интегральная характеристика ЛФ и одна из самых простых мер таксономического разнообразия. В практике зоологических исследований оно обычно оценивается путем простого подсчета видов, входящих в состав фауны (непосредственное видовое богатство). Некоторые авторы (Болотов, 2006, 2011) при оценке видового богатства учитывают представленность (общую численность и встречаемость) видов в исследуемом локалитете, используя для этой цели различные балльные шкалы и категории, например логарифмическую шкалу относительного обилия (Песенко, 1982). Главный недостаток показателя видового богатства – чувствительность к размеру исследуемой площади или количеству проб – в анализе ЛФ не имеет большого значения, т.к. изначально сравниваются территории если не равного, то сопоставимого размера. Многолетние наблюдения (увеличение количества проб фаун) пополняют фаунистические списки в основном за счет случайных заносов и сезонных мигрантов (Макаров, Маталин, 2009), в меньшей степени находками очень редких видов (обычно немногочисленных, «реликтовых» популяционных изолятов), а в последние годы еще и за счет возросшего числа новых вселенцев (неофитов в ботанической классификации). Коренной и фоновый состав видов ЛФ булавоусых чешуекрылых при правильной организации полевых работ и соблюдении методических требований, описанных в разделе 2.3, выявляется, как правило, за один сезон. Тем не менее, при оценке видового богатства ЛФ и его изменения вдоль градиента окружающей среды необходимо учитывать характер обитания видов в локалитетах. В этом отношении полезно проводить сравнительный анализ отдельно с учетом только коренных и всех зарегистрированных видов. Коренными мы называем виды, встречающиеся в данной местности с начала наших наблюдений, а длительная история их обитания подтверждается литературными и архивными сведениями, коллекционными материалами или косвенно по границам ареала, численности и встречаемости в местных

Таблица 9 – Характеристика и количественные показатели локальных фаун булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

№	Подзона	Число видов		Число родов	Пропорции фауны			Число проб*	Представленность фауны, %
		всего	коренных		в/с	в/р	р/с		
Русская равнина									
31	ЮТН	35	29	21	5,8	1,7	3,5	1	25,4
33		28	26	17	4,7	1,6	2,8	1	20,1
41	ЛТН	39	35	19	6,5	2,1	3,2	1	28,3
42		45	40	22	7,5	2,1	3,7	8	32,6
57	КСТ	42	37	26	7,0	1,6	4,3	2	30,4
58		41	34	26	6,8	1,6	4,3	5	29,7
59		59	53	34	9,8	1,7	5,7	5	42,8
66	СТ	48	45	30	8,0	1,6	5,0	7	34,8
79		52	48	31	8,7	1,7	5,2	4	37,7
97	СРТ	51	45	31	8,5	1,6	5,2	8	36,9
100		63	58	39	10,5	1,6	6,5	3	45,7
103		76	66	43	12,7	1,8	7,2	28	55,1
126		72	67	40	12,0	1,8	6,7	7	52,2
135		70	64	43	11,7	1,6	7,2	13	50,1
146		85	76	49	14,2	1,7	8,2	28	61,6
150		60	53	40	10,0	1,5	6,7	5	43,5
152		64	58	39	10,7	1,6	6,5	3	46,4
157		61	56	40	10,1	1,5	6,7	4	44,2
174		72	60	43	12,0	1,7	7,2	5	52,2
176	68	59	41	11,3	1,6	6,8	7	49,3	
182	ЮТ	75	63	45	12,5	1,7	7,5	4	54,3
Урал									
4	ТТН	15	12	9	3,0	1,7	1,8	1	10,9
19	ЮТН	43	37	23	7,2	1,9	3,8	3	31,2
20		46	40	26	7,7	1,8	4,3	2	33,3
34		44	37	23	7,3	1,9	3,8	10	31,9
43	ЛТН	61	54	25	10,2	2,4	4,2	10	44,2
44		71	57	36	11,8	2,0	6,0	10	51,4
51	ЛТН	58	49	29	9,7	2,0	4,8	1	42,1
62	КСТ	54	48	27	8,7	2,0	4,5	2	39,1
75		49	45	32	8,2	1,5	5,3	1	35,5
98	СТ	58	53	32	9,7	1,8	5,3	1	42,1
140	СРТ	69	65	43	11,5	1,6	7,2	4	50,0
141		72	67	39	12,0	1,8	6,5	2	52,2
153		77	70	45	12,8	1,7	7,5	7	55,8

Номера ЛФ см. в прил. 1. Подзоны и полоса растительности: ттн – типичная тундра, ютн – южная тундра, лтн – лесотундра, кст – крайнесеверная тайга, ст – северная тайга, срт – средняя тайга, ют – южная тайга. * – под числом проб подразумевается количество отработанных полевых сезонов.

природных сообществах и ландшафтах. Непостоянная компонента видового богатства ЛФ Parilionoidea включает, в основном, регулярных и спорадических сезонных мигрантов,

которые в периферическом кружеве своих ареалов не оставляют потомства или образуют одно-двухлетние псевдопопуляции. К данной категории относятся также пришлые виды, которых по аналогии с коренными допустимо именовать адвентивными. В последние десятилетия в ЛФ булавоусых чешуекрылых ЕСВР значительно увеличился удельный вес прогрессивных вселенцев, активно осваивающих новые территории. В зоне нерегулярного размножения и периодического вымирания эти виды сначала образуют временные флуктуирующие популяции, но впоследствии многие из них становятся постоянными представителями местной фауны. Пассивные заносы (ветром, человеком) единичных особей булавоусых чешуекрылых в ареальную зону стерильного выселения, конечно, могут иметь место, однако на практике такие случаи идентифицировать очень сложно.

Для локалитетов, которые обследовались в течение одного полевого сезона, а таких большинство, заключение о характере обитания видов приходится давать по косвенным признакам (общей численности, частоте встречаемости, стено-, политопности, тесноте связи с антропогенными местообитаниями и др.). Тем не менее, выделение категорий коренных, мигрантов и адвентивных видов очень важно для понимания механизмов формирования ЛФ и выявления трендов изменчивости таксономического разнообразия.

Непосредственное видовое богатство ЛФ булавоусых чешуекрылых на ЕСВР вполне ожидаемо и в соответствии с глобальным трендом биологического разнообразия уменьшается в северном направлении. На крайнем севере региона в одной географической точке встречается в пять раз меньше видов, чем на его южных рубежах (рис. 11). В подзоне типичных тундр ЛФ булавоусых чешуекрылых насчитывают менее полутора десятка коренных видов, в арктических тундрах этот показатель, очевидно, еще ниже, по самой предварительной оценке – не более пяти-семи видов. В южнотаежной провинции Северных Увалов богатство ЛФ установлено на уровне 60–65 коренных видов, но имеющийся в нашем распоряжении материал по фауне южной тайги соседних Кировской, Вологодской областях (Шернин, Чарушина, 1974; Долганова, Шабун, 2008) и личные сборы в Костромской и Архангельской областях позволяют предполагать 70 и более видов, постоянно обитающих в отдельной географической точке. Самая обширная и наиболее обследованная подзона средней тайги по видовому богатству ЛФ Papilionoidea лидирует на ЕСВР. Во многих локалитетах число всех зарегистрированных видов превышает 70, коренных – 60. Из-за значительной широтной протяженности в пределах средней тайги достаточно отчетливо прослеживается северный тренд снижения видового богатства. В полосе лесотундры и южной тундре уровень видового богатства ЛФ зоны может превышать четыре десятка коренных видов, но обычно варьирует в пределах 25–30 (Татарин, 2001б; Татарин, Кулакова, 2007а,б,в, 2010а,в, 2017). Это более 40 % состава региональ-

ной гипоарктической фауны Papilionoidea. Надо отметить, что данный уровень характерен и для других гипоарктических ЛФ европейской России (Татаринов, Кулакова, 2009б; Болотов, 2011; Татаринов, 2016). Показательно, что резкого снижения видового богатства при переходе из таежной зоны в Гипоарктику, что свойственно многим группам наземных беспозвоночных (Есюнин, Ефимик, 1994, 2000; Есюнин, 1995; Есюнин, Козьминых, 2000), у булавоусых чешуекрылых не наблюдается. Это хорошо заметно при сравнении видового богатства зональных фаун (рис. 12). Более того, в лесотундре видовое богатство даже увеличивается. Причина этого явления заключается в макрогеографическом «экотонном эффекте»: в переходной лесотундровой полосе происходит наложение, или интребрадация видов температурного и арктического (в широком смысле) комплексов Papilionoidea, что и ведет к увеличению видовой насыщенности как отдельных ЛФ, так и всей фауны этого зонального выдела. Очень заметно падение видового разнообразия булавоусых чешуекрылых в типичной тундре между 68 и 69° с. ш., в основном за счет резкого обеднения семейств Lycaenidae, Hesperidae и населения интразональных сообществ данной подзоны растительности.

При рассмотрении пространственной дифференциации фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР кроме показателей, традиционно используемых в хронологических исследованиях насекомых, нами опробован такой показатель, как ошибка среднего для числа видов в ЛФ. Он выявляет разброс значений и характеризует гомогенность биоты и уже применялся для оценки пространственного варьирования видового богатства флор (Юрцев и др., 2004; Морозова, 2009). Пространственное разнообразие фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР, оцененное как ошибка среднего для числа видов, в ЛФ различных подзон растительности увеличивается при продвижении с севера на юг, но в полосе лесотундры с ярко выраженным экотонным характером биоты наблюдается резкий скачок данного показателя (табл. 10).

Таблица 10 – Количественные параметры видового богатства локальных фаун булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России

Показатели		Подзоны и полоса растительности							
		ЮТ	СрТ	СТ	КСТ	ЛТН	ЮТН	ТТН	
Число	ЛФ	1	14	3	5	4	6	1	
	видов	<i>min</i>	75	51	58	41	39	28	15
		<i>max</i>		85	48	59	71	61	
		<i>x</i>		67	43	50	55	43	
		<i>m</i>		7,1	3,2	6,7	8,4	4,4	

ЮТ – северная полоса южной тайги; СрТ – средняя тайга; СТ – северная тайга; КСТ – крайнесеверная тайга; ЛТН – лесотундра; ЮТН – южная тундра; ТТН – типичная тундра. Значения: *min* – минимальное; *max* – максимальное; *x* – среднее арифметическое; *m* – ошибка среднего.

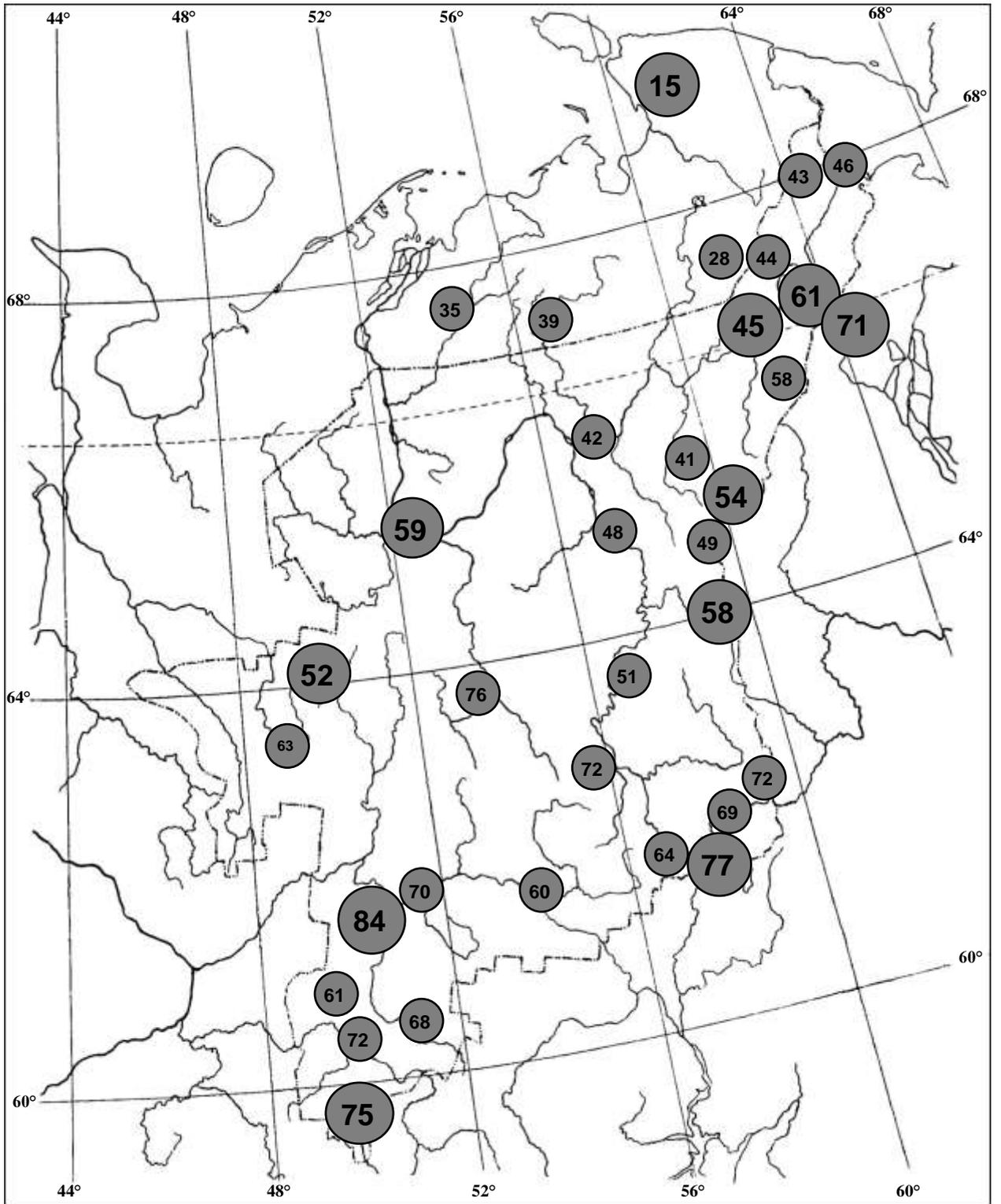


Рисунок 11 – Видовое богатство локальных фаун булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.

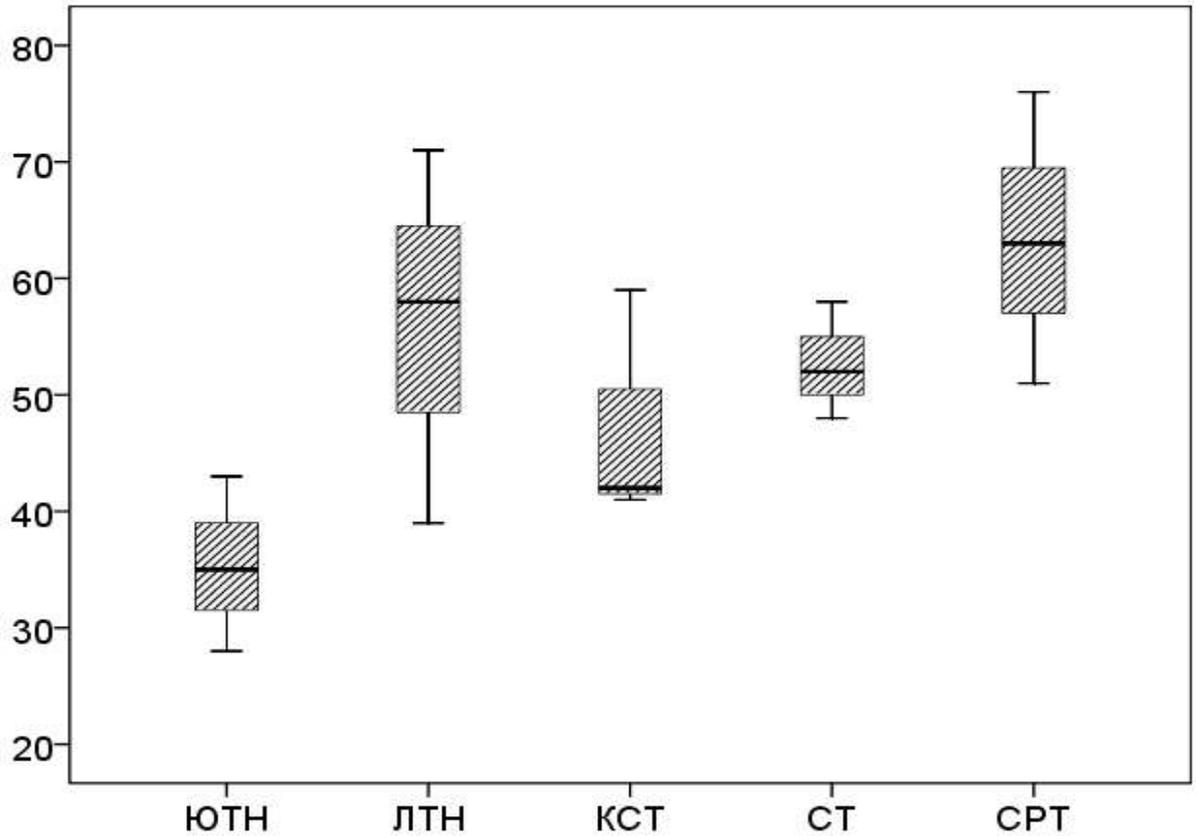


Рисунок 12 – Диапазон значений видового богатства локальных фаун булавоусых чешуекрылых в зональных выделах европейского Северо-Востока России. По оси абсцисс обозначено число видов. |— т.н. «усы»: мин. и макс. значения числа видов; — медиана: среднее число видов; ▨ — т.н. «box, ящик»: стандартное отклонение σ (разброс значений числа видов в представленном множестве со средней величиной множества).

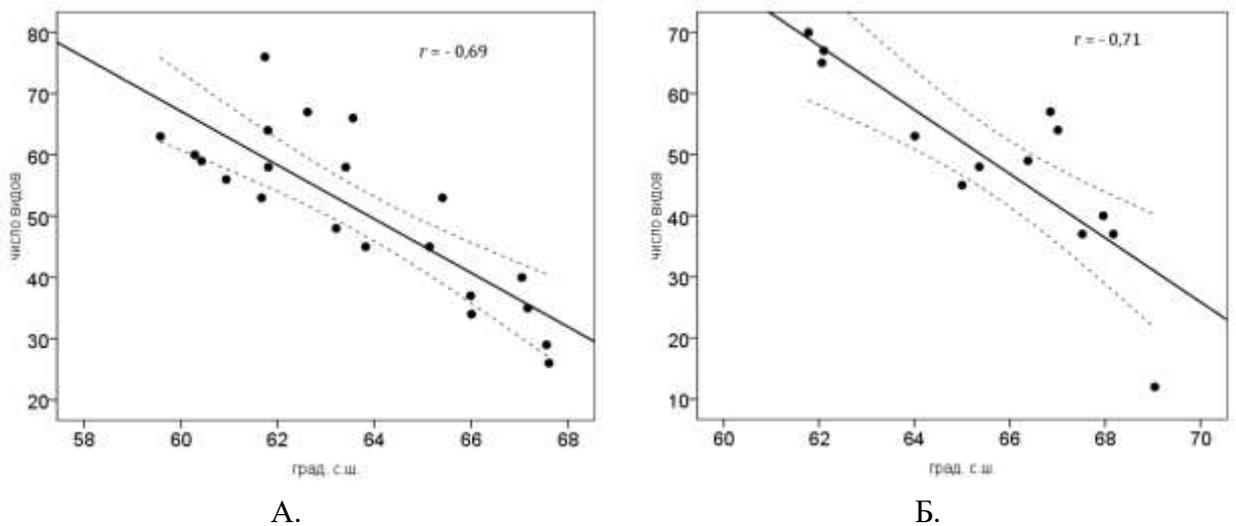


Рисунок 13 – Связь богатства коренных видов в локальных фаунах булавоусых чешуекрылых с широтой местности на северо-востоке Русской равнины (А) и в северных областях Урала (Б). r – коэффициент корреляции Спирмена ($p < 0,05$).

Сложный, нелинейный характер изменения фаунистического богатства булавоусых чешуекрылых на градиенте окружающей среды хорошо иллюстрируют графики связи числа видов в ЛФ с широтой местности (рис. 13). Легко заметить, что значительное число фаун на Русской равнине и в горных областях Урала «выпадают» из общего тренда. Объяснением данному явлению, безусловно, служит разнонаправленное влияние на пространственное варьирование ЛФ комплекса внешних факторов. Но прежде чем обратиться к этой краеугольной проблеме хронологии, необходимо проанализировать направления изменчивости на территории ЕСВР таксономических показателей выше видового, композиций таксонов и пропорций фаун булавоусых чешуекрылых.

Таксономическая структура и пропорции фауны. Видовое разнообразие является ключевым, но не единственным показателем таксономического разнообразия, которое включает также различные надвидовые категории (Williams, Gaston, 1994; Юрцев, 1997; Морозова, 2008). Применительно к булавоусым чешуекрылым возможно исследование пространственного варьирования таксонов ранга семейства и рода. Число семейств Papilionoidea на большей части ЕСВР стабильно – шесть, и лишь на Крайнем Севере оно сокращается: в подзоне типичных тундр до пяти по причине «выпадения» из фаунистических списков Hesperiiidae, а в арктической тундре – до четырех, сюда не проникают еще и представители Papilionidae, в том числе мигрирующие особи высоковагильного хвостоносца *Papilio machaon*.

На фоне выраженного снижения видового богатства с юга на север в отдельных семействах выраженной общей тенденции изменения их удельного веса (доли от общего числа видов) в ЛФ булавоусых чешуекрылых не наблюдается. Более-менее равномерное распределение долей на широтном градиенте демонстрирует семейство Pieridae (рис. 14). Слабо выраженный тренд снижения удельного веса характеризует толстоголовок, однако при переходе в тундровую зону уровень их видового богатства скачкообразно падает. В семействе Lysaenidae 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* (рис. 15), которые лидируют в родовой структуре мировой аркто-борео-монтанной фауны Papilionoidea (Чернов, Татарин, 2006). У нимфалид прирост удельного веса в северных ЛФ связан с родом *Clossiana*, также богато представленным в высоких широтах земного шара.

В целом связь родового богатства ЛФ булавоусых чешуекрылых на ЕСВР с широтой местности выражена отчетливо, число родов к северу снижается даже сильнее, чем число

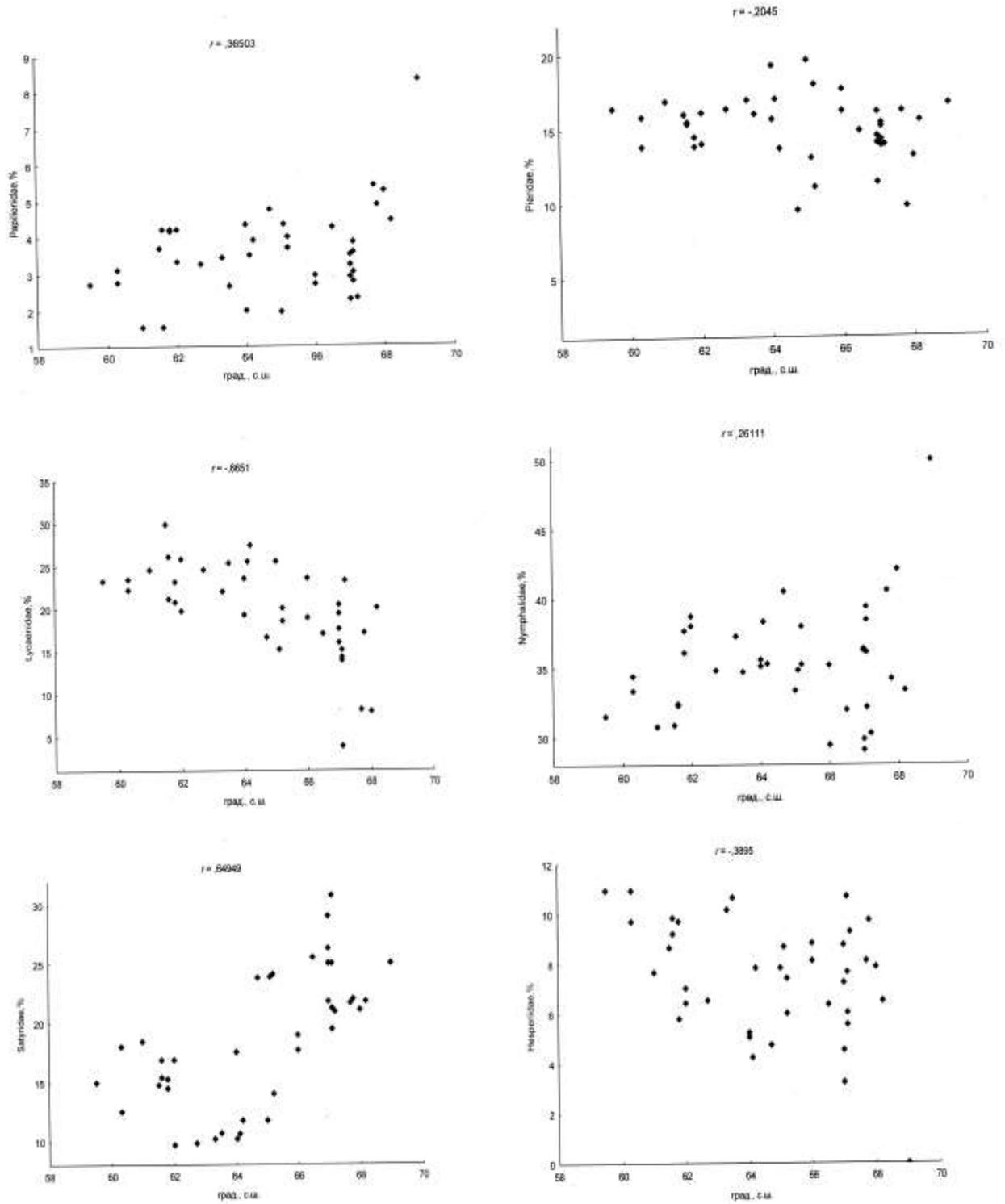
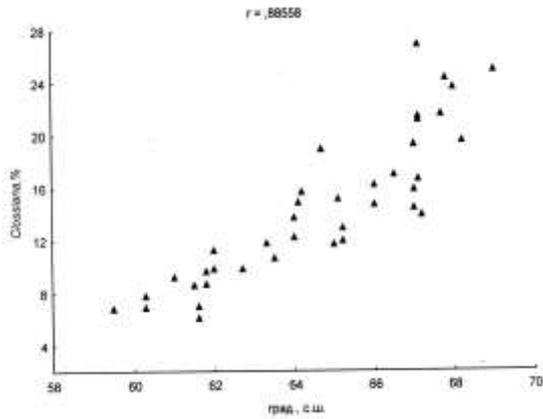
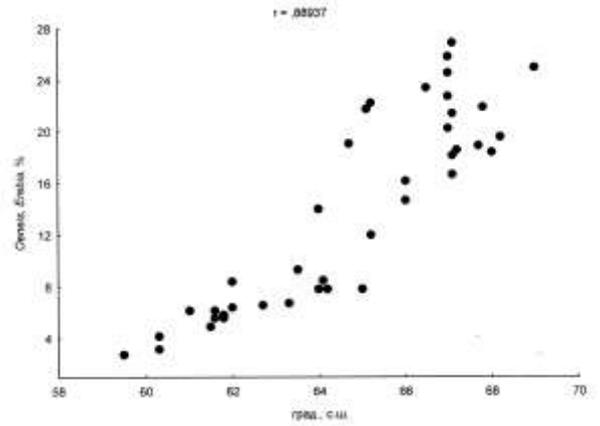


Рисунок 14 – Изменение удельного веса семейств в локальных фаунах булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте европейского Северо-Востока России. r – коэффициент корреляции Спирмена ($p < 0,05$).

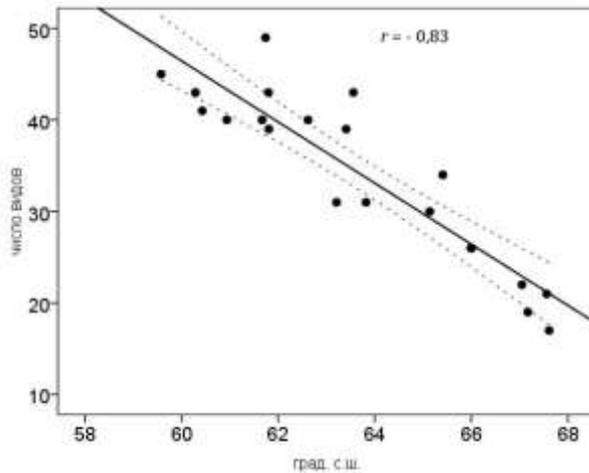


А.

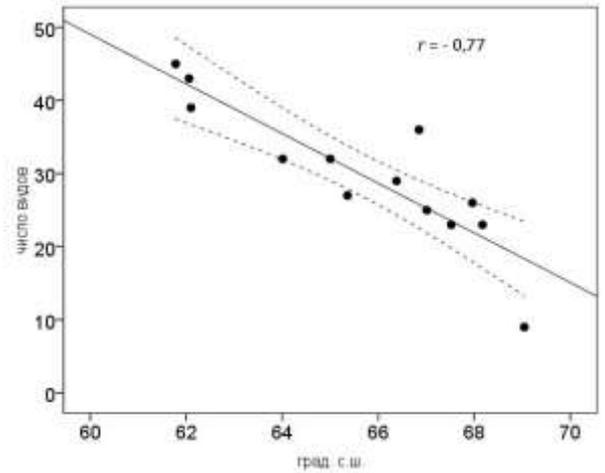


Б.

Рисунок 15 – Изменение удельного веса родов *Clossiana* (А), *Oeneis* и *Erebia* (Б) в локальных фаунах булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте европейского Северо-Востока России. r – коэффициент корреляции Спирмена ($p < 0,05$).



А.



Б.

Рисунок 16 – Связь родового богатства локальных фаун булавоусых чешуекрылых с широтой местности на северо-востоке Русской равнины (А) и в северных областях Урала (Б). r – коэффициент корреляции Спирмена ($p < 0,05$).

видов (рис. 16). В результате изменение вдоль широтного градиента показателя в/с в отличие от других пропорций фауны имеет слабо выраженную, но достоверную тенденцию к росту (рис. 17).

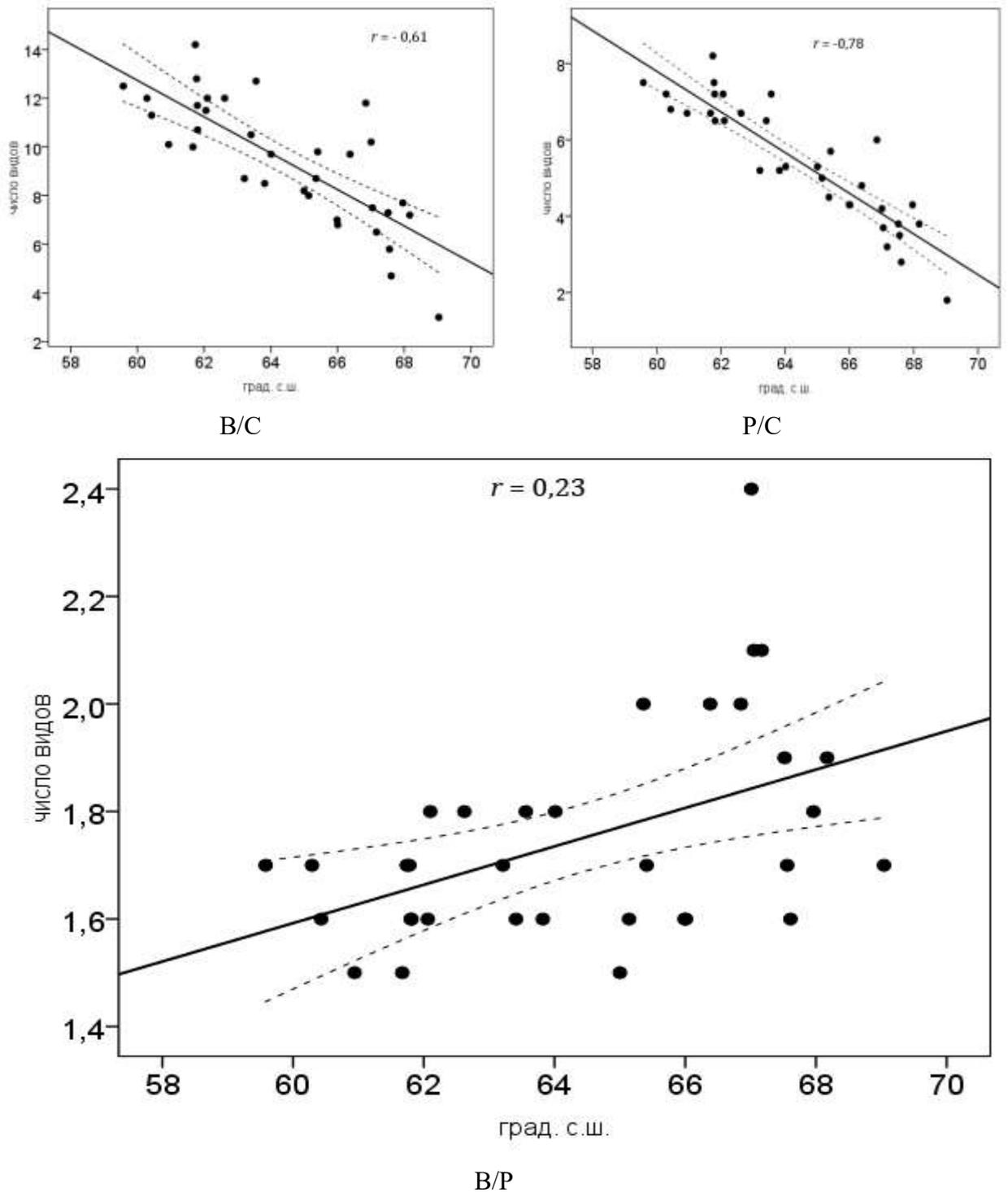


Рисунок 17 – Изменение пропорций локальных фаун булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте европейского Северо-Востока России. r – коэффициент корреляции Спирмена ($p < 0,05$). Соотношение: В/С – видов и семейств, Р/С – родов и семейств, В/Р – видов и родов.

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). Не подвергая сомнению тезис о необходимости учитывать все факторы окружающей среды, надо признать, что на практике при выявлении закономерностей пространственной дифференциации фаун возможно анализировать лишь некоторые из обозначенных выше категорий. В зоогеографических обзорах поиск ведущих факторов осуществляется, в основном опосредовано, по косвенным признакам: путем экстраполяции общих экологических закономерностей, сопоставлением известных переменных окружающей среды с показателями таксономического разнообразия, актуализацией зависимости современного распространения видов от природного процесса и т.п. Адекватный выбор анализируемого комплекса факторов позволяет не только установить определяющие внешние воздействия на современную картину таксономического разнообразия фаун, но и спрогнозировать вероятные изменения в будущем.

В данном разделе мы рассмотрим влияние на пространственную дифференциацию фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР двух категорий абиотических факторов и природного процесса, также коснемся проблемы антропогенных воздействий, но подробно эта тема будет освещаться в главе 8. Влияние биотических факторов на пространственное варьирование таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых не столь значимо, чем, например, климатических. Определенное значение могут иметь отношения видов с кормовыми растениями (Downes, 1964; Danks, 1986; Богачева, 1997, 2009; Богачева и др., 2003; Богачева, Замшина, 2006), конкуренция с другими насекомыми-опылителями за ресурс цветущих растений (в гипоарктической зоне) и т.п. Их действие отчетливо проявляется на ценотическом уровне, при формировании структуры населения Papilionoidea в природных сообществах. Данному аспекту посвящена глава 6.

Климат. В широком спектре абиотических факторов, влияющих на пространственную дифференциацию биологического разнообразия, главную роль играет климат. Совершенно очевидно, что для разных групп живых организмов решающее значение имеют разные климатические показатели. В условиях аркто-бореальных регионов для большинства таксонов растений и животных основным фактором, определяющим распространение видов, является теплообеспеченность территории (Мильков, 1986; Чернов, 1989, 1991; Чернов, Пенев, 1993). Зависимость изменения числа видов от температурных показателей была показана для ряда групп наземных беспозвоночных (Есюнин, Ефимик, 1994, 2000;

Есюнин, 1995; Есюнин, Козьминых, 2000; Чернов, 2002), в том числе и для чешуекрылых (Virtanen, Neuvonen, 1999). Подобная связь прослеживается и у булавоусых чешуекрылых ЕСВР. Для них наиболее значимыми оказались такие переменные как минимальные, максимальные и среднегодовые температуры, продолжительность, начало и конец безморозного и вегетационного (со среднесуточной температурой воздуха выше +5 °С) периодов, суммы температур безморозного периода (рис. 18).

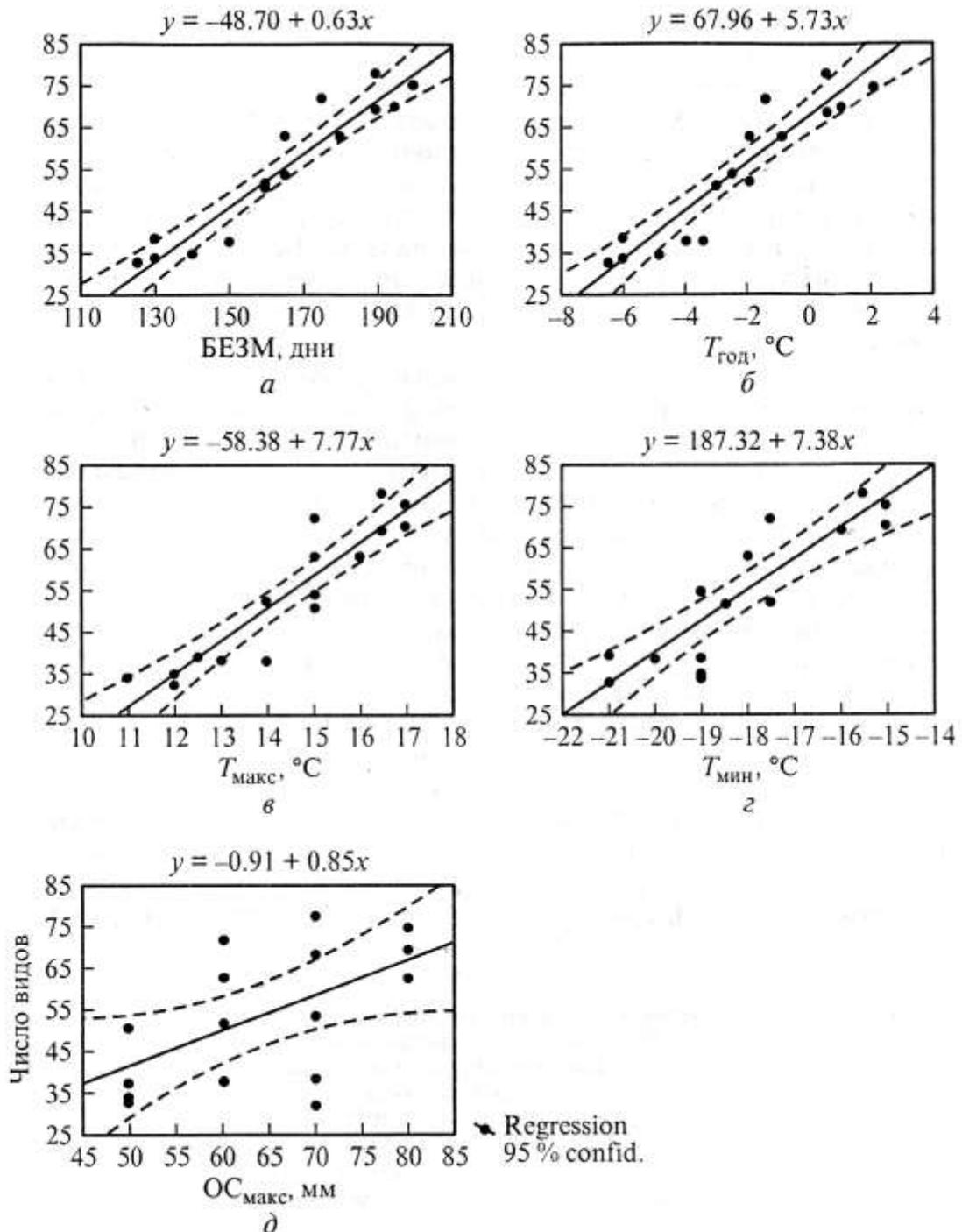


Рисунок 18 – Связь видового богатства локальных фаун булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России с климатическими показателями.

От значений минимальных температур зависит успешность зимовки видов, особенно дендро-тамнофагов, у которых зимуют куколки и яйца (молодые гусеницы внутри хориона) на относительно свободном от снежного покрова субстрате. Косвенно это подтверждает тот факт, что в региональной фауне открыто на ветвях деревьев и высоких кустарников в климатических условиях региона зимний период способны пережить лишь куколки яйца хвостаток *Thecla betulae*, *Fixsenia pruni*, а в последние десятилетия еще и куколки парусника *Iphiclides podalirius*. Все три вида очень немногочисленны и в целом редки, а их распространение ограничено южными районами средней тайги (до 62° с.ш.). Здесь также надо обратить внимание на то, что в гипоарктическом поясе более 90 % коренных видов зимует на личиночной стадии, куколки – только у шести видов, заселяющих интразональные местообитания. Что касается максимальных температурных показателей, с которыми также была выявлена достоверная положительная связь видового богатства ЛФ (табл. 11), то в аркто-бореальном регионе вряд ли этот фактор прямо и существенно влияет на распространение булавоусых чешуекрылых. Его действие 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). Распространение ряда видов булавоусых чешуекрылых коррелирует с изолиниями этих температурных показателей, но окончательные выводы здесь можно делать лишь после проведения специальных аутоэкологических наблюдений и экспериментов с каждым видом отдельно. В рамках регионального хронологического анализа можно определенно заключить следующее: влияние тепловых условий на видовое богатство ЛФ булавоусых чешуекрылых ЕСВР наилучшим образом отражает продолжительность вегетационного периода. Оптимум богатства видов в таежной зоне находится в области с суммой температур в вегетационный период 1400–1600° (95–105 дней), в Гипоарктике –500–700° (70–75 дней). Второй по значимости категорией климатических факторов, определяющих характер пространственной дифференциации ЛФ, является влажность. Однако значения коэффициента корреляции показателей влажности с числом видов в ЛФ оказались низкими и недостоверными. Можно предположить, что в климатических условиях аркто-бореального региона для булавоусых чешуекрылых значение определенное имеют общее количество осадков вегетационного периода ($OC_{ВП}$). Как показали наши исследования в рамках всего Урала показатели влажности, в частности годовые суммы осадков, положительно коррелируют с видовым разнообразием булавоусых чешуекрылых ($r = 0,86$, $p < 0,05$) лишь крайнем юге горной страны – в Мугоджарах (Татаринов, Горбунов, 2014).

Таблица 11 – Связь числа видов булавоусых чешуекрылых в локальных фаунах с климатическими показателями на европейском Северо-Востоке России

Климатический параметр	Значение коэффициента 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
Безморозный период	0,94	0,92
Вегетационный период	0,79	0,91
$OC_{\text{год}}$	0,19*	0,11*
$OC_{\text{мин}}$	0,38*	0,21*
$OC_{\text{макс}}$	0,58	0,32*

* – корреляция статистически недостоверна; для остальных значений корреляция достоверна при $p < 0,05$.

Георазнообразие. Второй категорией абиотических факторов, анализируемых в работе, являются ландшафтно-топологические факторы, которые в настоящее время ассоциируются с понятием «георазнообразие» (Морозова, 2008). Особенностью данной категории факторов являются преимущественно опосредованное воздействие на таксономическое разнообразие и зависимость от масштаба проводимых хорологических исследований. Кроме того, при их очевидной роли в формировании картины фаунистического разнообразия весьма сложно подобрать количественные переменные, которые ясно показывали бы степень воздействия именно того или иного фактора.

На пространственную дифференциацию фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР заметное влияние оказывают орографические, гидрографические и местные топологические факторы. Прежде всего, необходимо рассмотреть роль *горных условий*, т.к. изучаемый регион складывается из двух резко отличных в геоморфологическом отношении территорий – Русской равнины и Урала. Для многих биотических групп характерно увеличение видового богатства в горных районах по сравнению с прилегающими равнинами (Simpson, 1964; Малышев, 1969; Cook, 1969; Currie, Raquin, 1987; Морозова, 2008). Это связано, в основном, с увеличением в горах ландшафтного разнообразия, наличием вертикальной поясности и повышением мозаичности местообитаний, что ведет к интерградации в одних локалитетах собственно монтанных видов и видов с широкой гипсометрической амплитудой обитания и, как следствие, к увеличению видовой плотности (числа видов на единицу площади). Предварительное заключение об этой зависимости можно дать после прямого сравнения количественных показателей видового богатства и высоты местности. К сожалению, непосредственная 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 повсеместно очень незначителен (менее 15 %), 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» уже между 61 и 60 широтами, поэтому разница в видовом богатстве ЛФ северо- ... и 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 также определяется действием различных ландшафтно-топологических факторов: крутизной, экспозицией, расчлененностью склонов, характером фитопооясного континуума и т.п. Этот вопрос будет подробно обсуждаться в разделе 5.4.

Гидрографическая сеть. В качестве ведущего фактора георазнообразия, влияющего на пространственную дифференциацию флор и фаун, часто выступает совокупность рек и других постоянно и временно действующих водотоков, а также озёр, болот и водохранилищ на какой-либо территории. Для булавоусых чешуекрылых в условиях ЕСВР значение имеет густота речной сети, направленность водотоков (распределение по бассейнам) и степень заболоченности местности.

Большинство видов булавоусых чешуекрылых не имеют тесных топических связей темнохвойными лесными формациями (Татаринов, Долгин, 2001; Мартыненко, 2006а,б, 2009), которые на изучаемой территории формируют основу зональных сообществ тайги и покрывают более 60 % площади горных склонов. На таежных водоразделах представители надсемейства заселяют опушечные местообитания, сфагновые и травянистые редколесья и редины, различного рода открытые станции, образовавшиеся в процессе естественной динамики лесов, из-за особенностей местного рельефа и антропогенного воздействия (габри, «окна» вывала деревьев, поляны, просеки, вырубленные делянки и т.д.). Почти две трети видов в регионе обитает на лугах, которые играют очень скромную ландшафтообразующую роль, занимая менее 1 % территории тайги. Среди сплошного моря лесов они выделяются узкими полосками, тяготеющими к долинам рек, поэтому для пространственного распределения видов и таксономического богатства ЛФ Papilionoidea 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. Его удельный вес в ландшафтно-зональной структуре региональной фауны превышает 30 %, а в ЛФ определяется, прежде всего, представленностью пойменных местообитаний, и не только в таежной зоне, но также в лесотундре и южной тундре. Поэтому 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 (1935, 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. Но особенно показательное влияние этого гидрографического фактора в гипоарктическом поясе региона. Фауны Большеземельской тундры и Заполярного Урала характеризует высокий удельный вес (до 50 % и более) не арктических элементов в их ландшафтно-зональной структуре (см. раздел 5.3). Широко лесные и температурные интратенезональные виды распространились и закрепились в тундровой зоне благодаря именно речным коридорам. Река Печора и ее крупнейший приток Уса, очерчивающие материковые рубежи Большеземельской тундры, имеют развитую сеть северных притоков, которые берут свое начало в подзоне южной тундры (реки Шапкина, Лая, Колва, Б. Роговая, Адзъва, Сейда). С юга впадают реки Цильма, Пижма, Ижма, Лыжа, Б. Сыня, Косью, Лемва со своими притоками. Долины и поймы всех этих водотоков второго, третьего и др. порядков создают систему речных коридоров, по которым из таежной зоны в Гипоарктику и проникают температурные виды булавоусых чешуекрылых. Естественно, что заполярные популяционные группировки у многих из них сформировались еще в позднем голоцене (см. ниже), однако и в настоящее время миграционный поток видов не иссяк. Индикатором этого процесса может служить регулярное появление в пойменных местообитаниях крупных тундровых рек немногочисленных особей белянок *Colias hyale*, *Gonepteryx rhamni*, нимфалид *Nymphalis antiopa*, *Argynnis paphia*, *Speyeria aglaja*, *Euphydryas maturna* и некоторых других спорадических летних мигрантов. Меридиональная направленность русла и обширная долина р. Печоры в нижнем течении благоприятствуют существованию видов луговой преференции. Например, достаточно многочисленные локальные популяции температурных многоглазок *Aricia artaxerxes*, *A. eumedon* обнаружены нами в районе оз. Голодная Губа (Печорская южнотундровая провинция, ~ 68° с. ш.). В других провинциях северо-востока Русской равнины и Урала они не встречаются севернее 65 параллели.

Общая направленность водотоков оказывает влияние на видовое богатство ЛФ и в таежной зоне региона. Еще в начале 20 в. известный российский орнитолог Б.К. Штегман

(1938) обратил внимание на ограниченность в распространении многих видов птиц по широтному отрезку р. Вычегды (~ 62° с. ш.). Этот фаунистический рубеж выражен и у булавоусых чешуекрылых. К 1974 г., когда вышла первая обобщающая сводка К.Ф. Седых по беспозвоночным Коми АССР, здесь проходила северная граница ареала 13 представителей надсемейства. Изотермы, с которыми прослеживается связь варьирования видового богатства ЛФ, проходят севернее на 120–150 км (Татаринов, Долгин, 2000, 2001), поэтому в роли основного лимитирующего фактора, по нашему мнению, выступает расположение пойменных местообитаний на данной территории. Виды, проникшие в регион с юга и юго-запада по долинам таких рек как Сысола, Юг и Сухона, оказались «запертыми» водораздельными пространствами между Печорой и Вычегдой, покрытыми непреодолимыми для них массивами темнохвойных лесов. За последние два десятилетия значение этого барьера в территориальном размещении булавоусых чешуекрылых заметно снизилось. Квазиприродные коридоры вдоль линейных коммуникаций, протянувшихся через весь регион, в условиях потепления климата последних десятилетий 20 в – первого десятилетия 21 в (Шварцман и др., 2001) способствовали возникновению и развитию мощной миграционной волны видов в северном направлении. Эти изменения относятся к категории антропогенных, и будут рассмотрены дальше.

Заболоченность территории, в общем, оказывает негативное влияние на видовое богатство фаун, несмотря на то, что болота являются одним из основных типов местообитаний булавоусых чешуекрылых на ЕСВР. Ядро топических группировок здесь образуют представители гипоарктического комплекса, которые в южном направлении постепенно снижают представленность независимо от занимаемых болотами площадей. Представители других ландшафтно-зональных групп заселяют болота в меньшей численности и нерегулярно, в зависимости от местной мозаики биотопов. Снижение ландшафтного разнообразия по причине сильной заболоченности территории неизбежно отразится на уровне. Влияние данного фактора наиболее заметно на местном уровне, однако и в масштабе ландшафтных провинций и подзон оно проявляется отчетливо. Именно с сильной заболоченностью (до 60 % территории) мы связываем резкое снижение видового богатства *Parpilionidea* северной тайги. Определенное значение имеет и тип болотных биогеоценозов, преобладающий в той или иной местности. Булавоусые чешуекрылые заселяют, преимущественно, олиготрофные и мезотрофные сфагновые болота, население переувлажненных грядово-мочажинных аапа-болот значительно беднее, что сказывается на видовом богатстве локальных и провинциальных фаун Северного Приуралья и Предуралья, где массивы этого типа занимают огромные территории. Эвтрофные болота не являются характерными местообитаниями булавоусых чешуекрылых, занимают очень небольшие площади, по-

этому не оказывают какого-либо значимого влияния на таксономическое разнообразие локальных и зональных фаун.

Антропогенные факторы. Связь с антропогенными условиями является мощным фактором расширения северных пределов распространения наземных животных (Чернов, 1975; Climatic risk..., 2008). Факторы человеческой жизнедеятельности, способные оказывать влияние на картину пространственного разнообразия булавоусых чешуекрылых, подразделяются на прямые и опосредованные (косвенные). Прямое воздействие обычно ведет к уменьшению численности и богатства видов при целенаправленном вылове бабочек или гусениц с коммерческими целями, для пополнения частных энтомологических коллекций и, в какой-то мере, в ходе выполнения научно-исследовательских работ. К этой категории надо относить и случайное безвозвратное изъятие из биоценозов особей видов на туристических маршрутах, в рекреационных и промышленных зонах, но в общем можно заключить, что в современных условиях ЕСВР прямое антропогенное воздействие на булавоусых чешуекрылых локально, может представлять угрозу лишь популяциям немногих видов в отдельных районах и локалитетах, поэтому заметной роли в территориальном размещении представителей надсемейства и пространственно-временном варьировании состава и структуры фауны пока не играет.

Гораздо значительнее опосредованное антропогенное влияние на пространственную организацию фауны Papilionoidea. Оно проявляется, в первую очередь, через факторы гео-разнообразия. Выпадающие из общего тренда в сторону увеличения показатели видового богатства часто характеризуют ЛФ крупных населенных пунктов и их окрестностей. Объясняется это не столько многолетними наблюдениями, которые, как известно, пополняют фаунистические списки в основном за счет случайных заносов и сезонных мигрантов (Макаров, Маталин, 2009), сколько наличием агроценозов, рудеральных участков и прочих антропогенно трансформированных сообществ, густой сетью покрывающих эти территории. Они значительно расширяют в таежной и тундровой зонах площади и спектр местообитаний коренных популяций Papilionoidea и способствуют скорому закреплению небионтных видов. Однако самое большое влияние на варьирование таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых в настоящее время оказывает развивающийся комплекс линейных хозяйственных сооружений. Это актуально для Республики Коми, территорию которой почти в меридиональном направлении пересекают ж.-д. магистраль Котлас – Воркута, нефте-, газопроводы, ЛЭП, автомобильные трассы (рис. 19А). Кроме

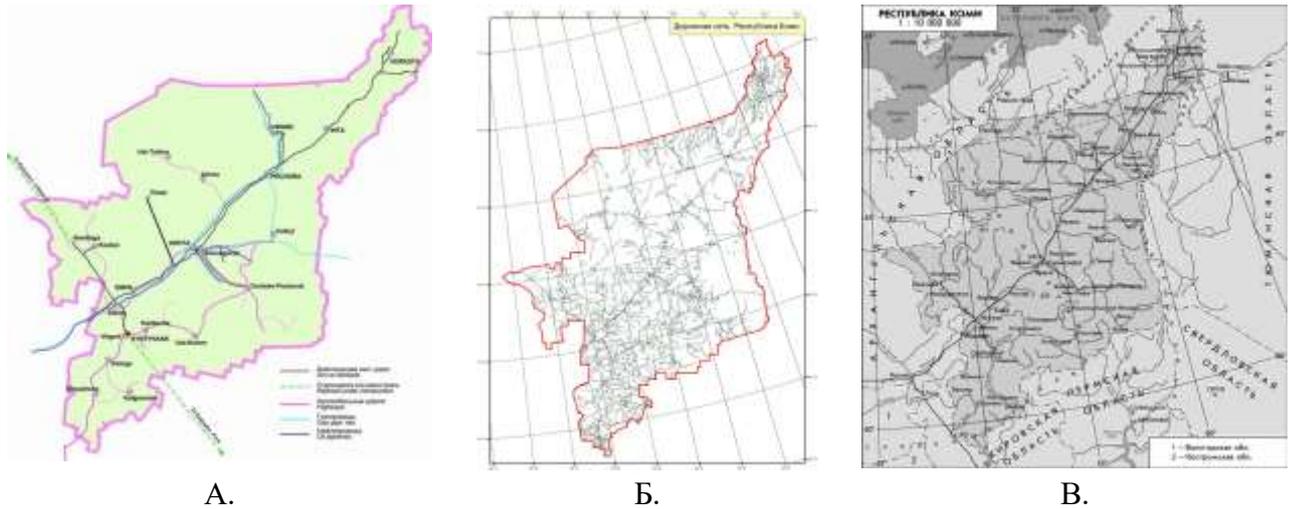


Рисунок 19 – Карты-схемы линейных технических и промышленных коммуникаций (А), дорожной сети (Б) и их положения относительно речных водотоков (В) на территории Республики Коми (компиляция материалов из различных открытых источников).

того, практически вся территория ЕСВР изрезана проселочными и второстепенными грунтовыми и лесовозными (т.н. «лежнёвками») дорогами, а на Крайнем Севере в зоне тундры – вездеходными летними проходами и зимниками (рис. 19Б). Подобные технические коммуникации обязательно сопровождаются на местности цепочкой открытых местообитаний опушечно-лесного, редколесного, лугового, рудерального облика, в зоне тундры – травянистыми ивняками и лугоподобными ассоциациями интразонального типа. Таким образом, аналогично и совместно с речными долинами они выполняют функцию квазиприродных коридоров, по которым бабочки расселяются из других, главным образом, южных областей (рис. 19В). Именно этой причиной мы объясняем относительно быстрое распространение на север в последние три–четыре десятилетия парусника *Iphioides podalirius*, белянок *Pontia daplidice*, *Colias hyale*, *Gonepteryx rhamni*, голубянок *Lycaena dispar*, *Cupido argiades*, *Glaucopsyche alexis*, нимфалид *Lemenitis populi*, *Argynnis paphia*, *Clossiana dia*, сатирид *Maniola jurtina*, *Hyponerphela lycaon*, толстоголовок *Hesperia sylvanus*, *Thymelicus lineola*, *Th. sylvestris* и др. На крайнем юге региона местообитания вдоль автотрассы Р 176 «Вятка» и примыкающих к ней дорог освоили переливницы *Apatura iris*, *A. ilia*, ленточник *Limenitis camilla*, перламутровка *Fabriciana niobe*, сатирида *Lopinga achine*. По ж.-д. магистрали проникли на Полярный Урал и в Заполярье голубянки *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*, перламутровка *Brenthis ino*, сатирида *Lasiommata petropolitana*, судя по численности и встречаемости, они стали неотъемлемыми представителями местной фауны. Ряд видов благодаря линейным сооружениям появляются на территории ЕСВР лишь временно в летний период, т.е. поддерживают статус сезонных мигрантов. Исключительно с этим фактором мы связываем периодические залеты в южную и среднюю тайгу Русской равни-

ны имаго субнормальных желтушек *Colias croceus*, *C. myrmidone*, нимфалид *Nymphalis polychloros*, *N. vaualbum*, кружевницы *Melanargia russiae*.

Важнейшим антропогенным фактором георазнообразия, влияющим на пространственную организацию булавоусых чешуекрылых ЕСВР, является масштабная трансформация коренных лесных насаждений в результате промышленных лесозаготовок. Развитие последних началось еще в XVIII в. с приисковых и подневольных-выборочных рубок, на смену которым в первой половине XX в. пришли сплошные рубки, получившие в таежной зоне региона широкое применение за счет организации леспромхозов и использования труда заключенных и репрессированных в системе ГУЛАГа. Во второй половине прошлого столетия механизация лесозаготовок, строительство лесовозных автомобильных и узкоколейных железных дорог привела к резко возросшей концентрации площадей рубок, что чрезвычайно усилило и ускорило антропогенную трансформацию таежных лесов. За короткий исторический период менее 50 лет в Республике Коми сплошными концентрированными рубками было пройдено около 20 % площади спелых и перестойных темнохвойных массивов, в подзонах южной и средней тайги они были уничтожены практически полностью. Основным следствием интенсивного освоения лесов стало изменение лесорастительной среды в результате техногенного нарушения почвенного и растительного покрова, захламления порубочными остатками и связанных с ними верховых пожаров. Это вызвало на огромных площадях смену коренных лесов производными мелколиственными и смешанными насаждениями (рис. 20), образование на местах рубок гетерогенной мозаики разнородных по экологическим условиям участков (Паутов, 2000).

Таким образом, сплошной покров из хвойных лесов на плакорах в таежной зоне ЕСВР к концу XX в. сменился перемежающимися местообитаниями опушечно-лесного, редколесного типов, постепенного закустаривающимися производными луговыми ассоциациями, кустарниковыми и древесными насаждениями на разных стадиях восстановительных сукцессий. Формированию подобной ландшафтно-биотопической мозаики способствовало то, что до на 50 % лесосек лесовосстановление происходило стихийно (Ларин, 1987; Ларин и др., 2000). Прежде непреодолимые для булавоусых чешуекрылых водоразделы оказались частично пригодными для их обитания и расселения, в результате граница прерывистого распространения многих видов значительно и относительно быстро продвинулась на север региона. Однако и некоторые гипоаркто-бореальные виды за счет общего разрежения лесных массивов увеличили свое присутствие в южной половине таежной зоны.



Рисунок 20 – Карта-схема первичных и производных лесов Республики Коми (по: Ларин и др., 2000).

Например, этот фактор способствовал повышению ландшафтной активности во многих ЛФ средней тайги желтушки *Colias palaeno*, перламутровок *Clossiana eunomia*, *C. freija*, сатирид *Erebia embla*, *Oeneis jutta*. Если линейные технические и промышленные сооружения играют роль квазиприродных коридоров, по которым расселяются виды, то вторичные мелколиственные и восстанавливающиеся хвойные леса, окруженные сетью опушечно-лесных и луговых местообитаний, служат своего рода первичными плацдармами, на которых закрепляются популяционные группировки необионтов.

Таким образом, 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 *Rapilioidea*. 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 адвентивных видов. В данном разделе мы обосновали значимость антропогенных факторов георазнообразия в пространственной организации фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР, подробная информация о динамике распространения отдельных фи-

дов, видового богатства и населения, обусловленная их влиянием представлена в разделах 6.1, 6.2.

Исторические факторы. Территориальное размещение видов и надвидовых таксонов *Papilionoidea* на ЕСВР нельзя объяснить только влиянием климата и факторами географического разнообразия. Совершенно очевидно, что одной из причин, повлиявших на развитие и формирование облика современной фауны, является резкая и неоднократная смена ландшафтно-климатических условий в исторической перспективе. И хотя роль историко-биогеографических факторов в пространственной дифференциации фауны булавоусых чешуекрылых, как и других таксономических групп животных и растений, весьма неоднозначна, важность фауногенетических реконструкций в региональных хронологических исследованиях оспаривать трудно.

Палеонтологические находки булавоусых чешуекрылых крайне скудны, поэтому в историко-фаунистических реконструкциях по данной группе насекомых приходится исходить из принципа актуализма, несмотря на его очевидную условность. Следуя ему, можно предположить, что в конце плейстоценового периода все виды булавоусых чешуекрылых региональной фауны существовали в современных формах и характеризовались существующими ныне биоценотическими связями (трофика, фенология, жизненный цикл). Сложившийся состав, территориальное распределение и ценотические связи видов с учетом их современных ареалов и экологических предпочтений 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.

Фауна булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины и севера Урала является миграционной (аллохтонной) и одной из самых молодых в Евразии. Исходя из этих допущений, мы сформулировали опорный принцип реконструкции истории формирования фауны булавоусых чешуекрылых ЕСВР: сложившиеся ко времени проведения фауногенетического анализа состав, территориальное распределение и ценотические связи видов с учетом их современных ареалов и экологических предпочтений позволяют вос-

становить основные пути и обозначить период вхождения в региональные, зональные и локальные фауны.

В становлении современной фауны булавоусых чешуекрылых рассматриваемого региона целесообразно выделить несколько этапов, связанных с перестройкой и дифференциацией природной среды.

Первый этап (этап гипербореинной фауны) относится к максимальной стадии поздневалдайского оледенения, когда климатические условия в регионе отличались наибольшей суровостью. В это время Русская равнина подвергалась материковому оледенению лишь на крайнем севере и северо-западе, в основном за счет Новоземельского ледника, растекавшегося на суше тремя основными потоками. На свободных от ледника участках до 63–65° с.ш. в растительном покрове, судя по палинологическим (споры, пыльца) материалам, преобладали малопродуктивные тундровые сообщества. Фауну перигляциальных районов иногда именуют гипербореинной. Из булавоусых чешуекрылых в их состав вероятно входили ныне циркумполярные эвартктические и гемиартктические виды: желтушка *Colias hecla*, перламутровки *Clossiana polaris*, *C. chariclea*, *C. improba*. Южнее арктических и кустарничково-моховых тундр обширные территории были покрыты весьма своеобразной растительностью комплексного характера из сочетания тундровых и высокогорных степных группировок. Подобные ландшафты получили название «тундростепей». Здесь вполне могли быть распространены циркумполярные и трансевразийские гипоаркты: желтушка *Colias palaeno*, перламутровки *Clossiana frigga*, *C. freija*, *C. eunomia*, *Boloria aquilonaris*, сатириды *Oeneis bore*, *Oe. jutta*, *Erebia embla*, *E. disa*, толстоголовка *Pyrgus centaureae* и некоторые другие.

Хронологические рамки второго этапа (позднеледниковой фауны) мы определяем интервалом 12 000 – 10 000 л. н. В это время продолжалась деградация скандинавского ледника, закончилось разрушение новоземельского оледенения и уральского горного оледенения. Циркумполярные 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. Со стороны Ямала, осушенного шельфа Карского моря и Западно-Сибирской равнины началось проникновение в регион сибирских (ангарских) видов. Именно в позднеледниковье и в первую очередь в периоды похолоданий среднего и позднего дриаса на северо-восток Русской равнины и Урал с северо-восточного направления проникли такие виды как *Erebia rossii*, *E. discoidalis*, *Clossiana angarensis*, *Oeneis melissa*. Господствующее положение в фауне же занимали

тундростепные виды гипербореической фауны: *Clossiana frigga*, *C. freija*, *C. eunomia*, *Boloria aquilonaris*, *Oeneis jutta*, *Erebia embla* и др. Они были широко распространены на всей рассматриваемой территории.

Третий этап становления региональной фауны булавоусых чешуекрылых мы именуем бореальным, т.к. основополагающие события произошли в бореальный период (9 200 – 8 000 л. н.), когда произошло значительное потепление на всей территории Евразии. Вместе с лесной растительностью в регион проникли и многие температурные (лесные виды) и полизональные виды булавоусых чешуекрылых. Миграции этих видов шли, очевидно, с юга и юго-востока по поймам крупных рек и подгольцовым местообитаниям Урала. На наш взгляд, уже в раннем голоцене в состав биоценозов лесной зоны входили такие чешуекрылые как *Pieris napi*, *P. rapae*, *Anthocaris cardamines*, *Callophrys rubi*, *Clossiana selene*, *C. euphrosyne* и др. На Урале в это время завершилось формирование современного монтанного комплекса с участием *Parnassius phoebus*, *Pontia callidice*, *Agriades glandon*, *Boloria alaskensis*. Процессы заболачивания и торфоноаккумуляции, начавшиеся в бореальный период, препятствовали распространению лесных сообществ на обширные участки, которые стали своеобразными рефугиумами для гипоарктов гипербореической фауны. Таким образом, сформировался современный комплекс болотных видов таежной зоны в составе *Colias palaeno*, *Clossiana frigga*, *C. freija*, *Coenonympha tullia*, *Erebia embla*, *Oeneis jutta*, *Boloria aquilonaris*, *Plebeius optilete*.

Четвертый этап (флуктуационный среднеголоценовый) характеризуется неоднократной сменой фаун в чередующихся потеплений и похолоданий на интервале атлантического периода и среднеесуббореального времени (8000 – 3200 л. н.). В периоды похолоданий представители лесной лепидоптерофауны выживали в пойменных местообитаниях тундры и лесотундры, а также в сохранявшихся среди тундровой растительности островных редколесьях. Последующие потепления облегчали закрепление, способствовали развитию их популяций. Подобный сценарий предлагается для элементов бореальной флоры (Тихомиров, 1941, Морозов, Кулиев, 1989) и может адекватно объяснить современное распространение в восточноевропейской Гипоарктике таких температурных чешуекрылых как *Lycaena phlaeas*, *L. helle*, *L. hippothoe*, *Celastrina argiolus*, *Cupido minimus*, *Plebeius idas*, *P. argus*, *Nymphalis xanthomelas*, *Clossiana selene*, *C. thore*, *Erebia euryale*, *Carterocephalus palaemon*, *C. silvicolus*, *Hesperia comma*, *I. eugenia*.

Распространение в настоящее время в подзоне средней тайги таких видов как *Thecla betulae*, *Fixsenia pruni*, *Cupido alcetas*, *C. minimus*, *Neptis rivularis*, *N. sappho*, *Euphydryas ichnea*, *Clossiana thore* носит фрагментарный, можно сказать осколочный характер. Булавоусые чешуекрылые, очевидно, являются здесь остаточными элементами неморальной

фауны термического максимума в среднюю фазу суббореального периода голоцена. Считать их сезонными мигрантами нет никаких оснований, так как у них существуют пусть изолированные и малочисленные, но устойчивые популяционные группировки. Не прослеживается связь освоения тайги этими видами с антропогенной трансформацией природных сообществ в новейшее время. Обращает на себя внимание и тот факт, что перечисленные чешуекрылые встречаются в районах с возвышенным рельефом (Тиманский кряж, Северные Увалы, Жежим-Парма, Очьпарма, Немская возвышенность и др.), где много скалистых речных берегов, обрывов, выходов известняков и коренных пород. Связь реликтовых элементов с подобными местообитаниями широко известна среди растений и животных (Литвинов, 1902; Кулиев, 1980; Болотов, 2004).

Пятый этап (позднеголоценовый) характеризуется окончательным формированием арктического и гипоарктического комплекса булавоусых чешуекрылых на территории европейского Северо-Востока России. Он охватывает интервал от поздне-суббореального времени до начала второго тысячелетия нашей эры (3200 – 1000 л. н.). Прогрессирующее похолодание в этот период привело к расширению тундровой зоны, которая не сдавала господствующего положения на севере региона даже в периоды потепления середины субатлантического периода. Исчезнувшие с изучаемой территории в период позднеатлантического потепления *Colias hecla*, *Clossiana Polaris*, *C. chariclea*, *C. improba* вновь проникли сюда со стороны Ямала. Лишь в поздне-суббореальный период по нашему мнению в регион проникли *Erebia fasciata*, *E. dabanensis*, *Oeneis magna*, которые имеют ограниченное распространение в регионе по сравнению с другими арктическими и гипоарктическими видами.

Начиная с субатлантического периода, в формировании облика зональных, конкретных и локальных фаун и топических группировок Papilionoidea 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. Цель частного зоогеографического (фаунистического) районирования предельно четко сформулировал Ю.А. Песенко: «дать картину современного распространения группы животных, помочь пониманию и объяснению его истории и географической специфики». Сущность зоогеографического районирования, по мнению автора, «заключается в выделении районов (территорий, акваторий) с относительно однообразной фауной и их группировке по сходству видового состава обитающих в них животных исследуемой группы или, наоборот, в проведении границ между районами, различия между фаунами которых больше, чем между фаунами разных частей этих районов» (цит.: Песенко, 1982, с. 231). Выбор ЛФ в качестве первичного выдела сравнения в общих чертах также был обоснован этим автором и, на наш взгляд, является оптимальным для фаунистического районирования ЕСВР на основе современных знаний о распространении булавоусых чешуекрылых.

Группирование избранных ЛФ по степени сходства видовых списков булавоусых методом кластерного анализа позволило выявить в пределах ЕСВР несколько фаунистических комплексов разного порядка. На общерегиональной дендрограмме (рис. 21) на уровне сходства ~ 30 % обособились два комплекса, каждый из которых уже на уровне 40–50 % распался на два комплекса следующего порядка:

- *гипоарктический комплекс*, включающий ЛФ тундровой зоны и полосы лесотундры;
- *севернобореальный комплекс* ЛФ крайнесеверной и северной тайги;
- *среднетаежный комплекс*, объединивший фауны локалитетов этой подзоны, расположенных севернее широтного отрезка р. Вычегды (~ 62 с. ш.);
- *южнобореальный комплекс*, в состав которого вошли ЛФ южной части средней тайги и северной полосы южной тайги.

Заметим, что 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.

При отдельном сравнении равнинных и горных ЛФ группирование их по границам ландшафтной зональности в целом сохраняется. На северо-востоке Русской равнины разделение гипоарктических и таежных фаун происходит уже на уровне 30–35 % (рис. 22А), несмотря на то, что интразональные группировки температурных видов в тундровых локалитетах весьма разнообразны (см. раздел 5.3). Кроме того, в состав гипоарктического комплекса вошли две фауны подзоны крайнесеверной тайги (ЛФ 57, 58), в которых сильны позиции гипоаркто-бореальных и севернобореальных видов. Крайнесеверотаежная ЛФ 59 характеризуется большим удельным весом температурных видов благодаря развитой сети интразональных местообитаний в долине р. Печоры, поэтому она присоединилась к бореальному комплексу. Долготный вектор группирования гипоарктических фаун на представленной дендрограмме не выражен, но очевидно, что после получения дополнительных материалов, обособятся провинциальные фауны Канина, Тимана, Малоземельской и Большеземельской тундр.

На дендрограмме сходства равнинных ЛФ внутри бореального комплекса хорошо заметен севернобореальный кластер. Вычегодский среднетаежный рубеж проявился отчетливей, чем на общерегиональной дендрограмме: все фауны локалитетов, расположенных южнее 62° с. ш., образуют на уровне сходства 60–65 % южнобореальную группу.

В уральском гипоарктическом комплексе обособляются тундровые фауны, но к ним присоединяется еще и ЛФ 44 из северной лесотундры, включающая практически всю широко арктическую фракцию видов (рис. 22Б). Другую группу формируют фауны южной части лесотундровой полосы и подзоны крайнесеверной тайги. Бореальный комплекс объединяет фауны северотаежной провинции Приполярного Урала и области Северного Урала, которые имеют выраженный температурный облик. В сводке по булавоусым чешуекрылым горной страны (Татаринов, Горбунов, 2014) мы анонсировали его южную границу за пределами ЕСВР – на рубеже Северного и Среднего Урала.

На общерегиональной дендрограмме и дендрограмме сходства ЛФ Урала четко обособляется фауна булавоусых чешуекрылых Пой-Хоя (ЛФ 4), характеризующаяся очень низким видовым богатством и составом преимущественно из эвартктических и гемиратктических видов. Данный локалитет обследовался нами в 2010 г. в крайне неблагоприятных для энтомологических сборов погодных условиях. При отсутствии репрезентативных материалов по северной части типичных тундр и арктической тундре трудно решить, является ли эта фауна частью обедненного *арктического комплекса* фаун Papilionoidea, или ее обособление объясняется только однолетними и не совсем удачными первичными учетами.

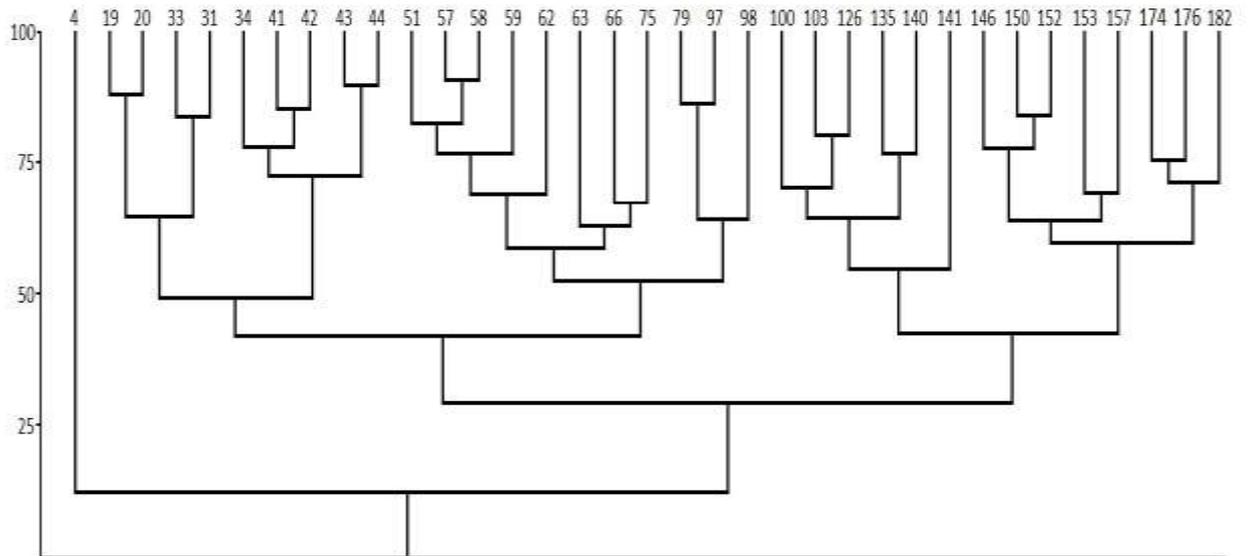
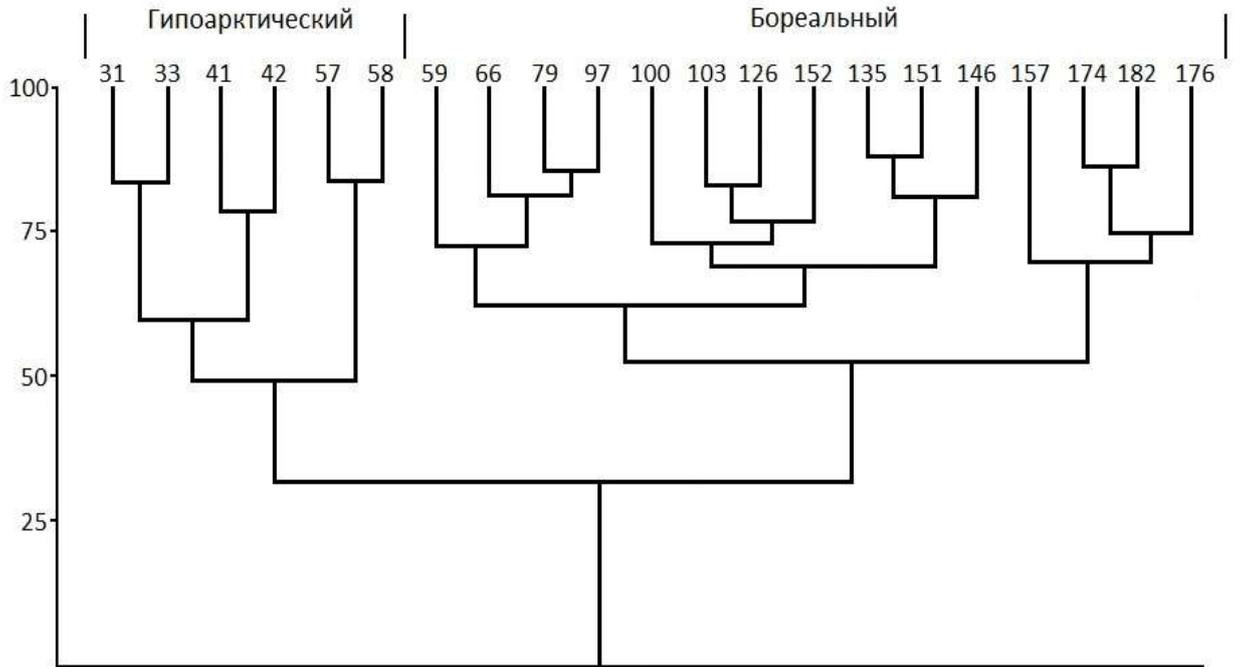


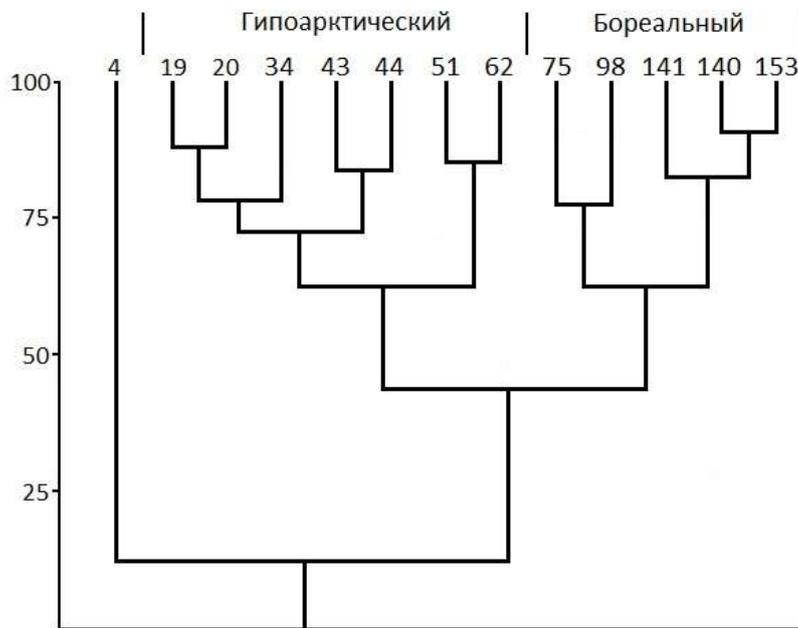
Рисунок 21 – Дендрограмма сходства видового состава локальных фаун булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России. Номера ЛФ см. в прил. 1.

Анализ сходства состава ЛФ и выделенные фаунистические комплексы Papilionoidea позволяют разделить территорию ЕСВР на два основных зоогеографических выдела (рис. 23). Необходимо сразу подчеркнуть, что материалы по булавоусым чешуекрылым не дают оснований обособлять в схеме частного фаунистического районирования равнинные и горные уральские территории. Как отмечал Ю.А. Песенко, проблему придания рангов отражаемым на дендрограммах скоплениям фаунистических выделов необходимо решать «не путем поисков каких-то объективных связей между уровнем сходства, на котором выделяются скопления, и рангом соответствующей зоогеографической единицы, а путем нахождения в каждом случае того оптимального решения (часто не единственного), которое учитывало бы и специфику данной дендрограммы и принятые представления об объеме выделов данного ранга» (цит. по: Песенко, 1982, с. 238). Руководствуясь данным тезисом и проанализировав связи региональной фауны булавоусых чешуекрылых, мы рассматриваем оба выдела частями *восточноевро-сибирской* *гипоарктической* и *европейской лесной провинций*. 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. Современный уровень сведений позволяет говорить об обедненной гипоарктической фракции и более северном распространении многих температурных видов булавоусых чешуекрылых в пределах данного зоогеографического выдела.



А.



Б.

Рисунок 22 – Дендрограммы сходства видового состава локальных фаун булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины (А) и северных областей Урала (Б).

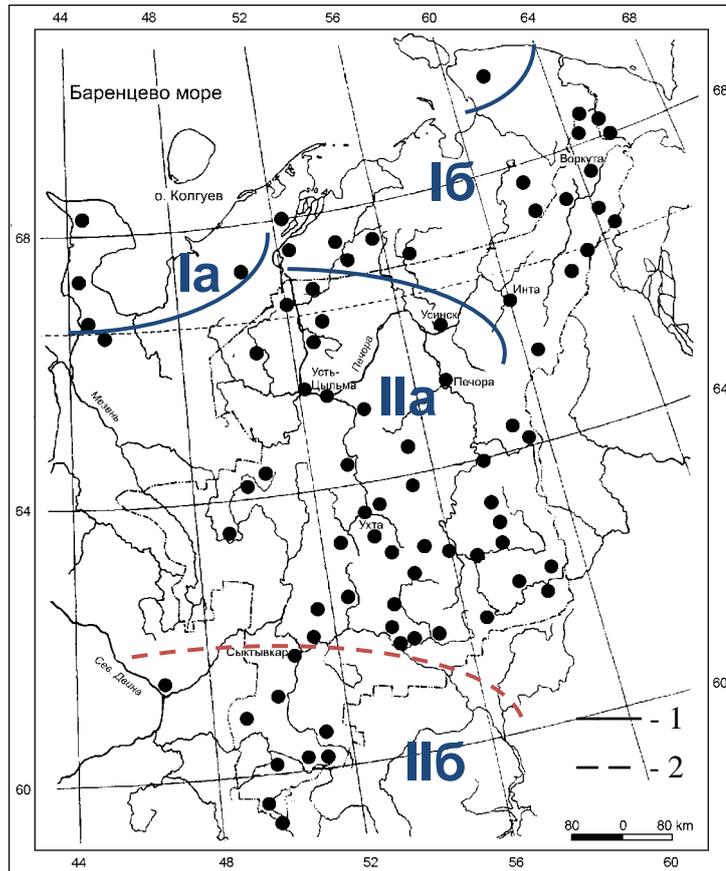


Рисунок 23 – Карта-схема фаунистического районирования европейского Северо-Востока России на основе материалов по булавоусым чешуекрылым. Границы фаунистических выделов: 1 – провинций, 2 – подпровинций. Провинции: I – Восточноевро-Сибирская гипоарктическая, II – европейская лесная. Подпровинции: Ia – Канинско-Малоземельская, Ib – Урало-Большеземельская, IIa – Двинско-Печорская севернобореальная, IIб – Камско-Североуральская южнобореальная.

– *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 восточноевро-трансзиатской/американской, урало-трансзиатской/американской широтных ареальных групп.

Южная граница восточноевро-сибирской 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. В горной стране этот рубеж, намеченный еще В.Ю. Фридолиным (1935), маркирует распространение многих групп наземных беспозвоночных: жужелиц, жуков-мертвоедов, пауков и др. (Turin et al., 1993; Есюнин, Ефимик, 1994, 2000; Есюнин, Козьминих, 2000). Перелом в составе ЛФ, определяющий территориальную границу между гипоарктическим и бореальным провинциями, возникает, вероятно, за счет увеличения высоты гор Приполярного Урала, появления в их вершинной части хорошо выраженного

пояса горных тундр и повышения разнообразия связанных с ним видов тундровой преференции.

На данном этапе восточноевро-сибирскую гипоарктическую провинцию мы распространяем на всю материковую часть Русской равнины и Уральской горной страны, однако нельзя исключать, что север Пай-Хоя, Югорского п-ова, как и о. Вайгач и арх. Новая Земля необходимо относить к *восточноевро-трансасиатской арктической провинции*. Решение данного вопроса требует дополнительных материалов по ЛФ из северной полосы типичной тундры и подзоны арктической тундры.

Лесная европейская провинция тоже не выглядит однородной. В рамках изучаемого региона можно выделить две бореальные подпровинции:

– *Двинско-Печорская севернобореальная подпровинция* охватывает таежные территории к востоку от магистрального русла Северной Двины до западного макросклона Приполярного и Северного Урала включительно. В структуре ЛФ булавоусых чешуекрылых подпровинции преобладают представители температурных групп, имеющих, преимущественно, интразональное луговое и опушечно-лесное распределение, сохраняется большой удельный вес гипоаркто-бореальных видов, связанных с болотными местообитаниями.

– *Камско-Североуральская южнобореальная подпровинция* выделена на основе сходства ЛФ булавоусых чешуекрылых южной тайги Северных Увалов, Вятско-Камской возвышенности и Среднего Предуралья, в которых разнообразны суббореальные элементы ландшафтно-зональной структуры, в горной стране появляются немногочисленные представители восточноевро-трансасиатских и урало-трансасиатских широтных групп (перламутровка *Clossiana selenis*, сатириды *Lopinga deidamia*, *Erebia cyclopius* и др.).

Совершенно очевидно, что сходство провинциальных ЛФ булавоусых чешуекрылых не только экологическое (ландшафтно-зональное), но имеет и историческую основу. Не углубляясь в детали природного процесса на ЕСВР, описанные в предыдущем разделе, здесь повторно и очень кратко коснемся исторических причин формирования современной картины фаунистического районирования региона. Можно предположить, что циркулярные и трансевразийские тундровые виды булавоусых входили в состав сообществ перигляциальных тундр, тундро-степей и редколесий Русской и Западно-Сибирской равнин, Ямала и осушенного шельфа Карского моря, а в позднеледниковье (12–10 тыс. лет назад) вслед за деградирующими ледниками мигрировали на Урал. Проникновение сибирских (ангарских) видов на территорию горной страны и крайний северо-восток Русской равнины началось, очевидно, также в этот период с северо-востока и востока и несколькими миграционными потоками шло в течение всего голоцена.

Рубеж гипоарктических и бореальных фаун на Приполярном Урале сформировался в позднем голоцене за счет фактора значительной высоты и расчлененности гор, обеспечившего «консервацию» относительно разнообразных представителей гипоарктического комплекса в горных тундрах по окончании термических пессимумов.

Бореальный комплекс фаун булавоусых чешуекрылых сформировался, в основном, за счет миграций температурных видов по поймам крупных рек с прилегающих равнин в периоды термических оптимумов голоцена. В предыдущем разделе говорилось, что речные поймы имеют «коридорное» связующее значение, способствуя продвижению животных и растений за пределы их первичного распространения. На Урале определенную магистральную роль, на наш взгляд, сыграли открытые подгольцовые местообитания, более благоприятные для булавоусых чешуекрылых, чем темнохвойные сообщества горно-лесного пояса, предгорий и равнин.

Большое влияние на картину зоогеографического районирования ЕСВР, несомненно, оказала антропогенная трансформация природных ландшафтов и сообществ в позднем антропоцене, но особенно усилившаяся в последнее столетие. На наш взгляд, вычегодский рубеж северно-... и южнобореальных фаун сформировался во многом за счет сельскохозяйственного и бытового освоения человеком долин рек Лузы, Сысолы и Вычегды в XIV–XVIII вв. Подсечно-огневое и трехпольное формы земледелия, интенсивно развивавшиеся в этот период, заметно увеличили площади безлесных территорий и привели к формированию сети луговых и опушечно-лесных местообитаний вдоль крупных речных артерий. Это «открыло» коридоры для проникновения температурных и суббореальных видов булавоусых чешуекрылых сквозь сплошные темнохвойные массивы и заселения ими естественных пойменных лугов и антропогенных участков (бывших пашен, пастбищ и т.п.) таежной зоны.

ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФАУНЫ БУЛАВОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

Анализ территориального размещения животных включает два основных аспекта. Первый – это распространение видов, площадь и границы ареалов, вероятные пути их становления. Он входит в сферу интересов собственно зоогеографии, и отражается, прежде всего, в ареалогической структуре фауны. Второй аспект большей частью относится к синэкологии и геозоологии, где наиболее существенны количественные показатели обилия и встречаемости видов в природных сообществах и ландшафтах (Чернов, Матвеева, 2002). В этом случае обычно типологически способом характеризуют ландшафтно-зональную структуру фауны. При группировании видов 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, константность, верность и др. На этой основе выявляется т.н. зона «экологического оптимума» вида, по которой в конечном итоге и определяется его зонально-ландшафтная принадлежность. описанный подход при выявлении закономерностей территориального размещения видов и пространственной организации фаун более обоснован, но отличается сложностью выбора критериев (Арнольди, 1957; Чернов, 1975, 1978; Чернов, Матвеева, 1986; Бабенко, 2003, 2005). Прежде всего, это касается выбора модельных таксономических групп, масштаба анализируемых территорий и способов определения зоны экологического оптимума видов в пределах изучаемого региона.

Одной из важнейших концептуальных проблем является определение территориальных выделов, в которых будет выявляться зона экологического оптимума. Очевидно, что у многих широко распространенных видов ее положение относительно природно-климатических рубежей будет изменяться от одного региона к другому. Это связано с континентальными изменениями климата, историческими факторами, а в настоящее время еще и с уровнем антропогенной освоенности территорий. Данный вопрос затрагивался в ареалогическом анализе при широтной типизации видов (см. раздел 3.2.3). Еще большее значение он имеет в процедуре выявления ландшафтно-зональной структуры фауны. При выявлении закономерностей пространственного варьирования биоразнообразия наиболее корректные результаты можно получить в едином физико-географическом секторе, который имеет значительную меридиональную протяженность, совпадающую с глобальным трендом биоразнообразия (Чернов, 2002). В соответствии с этим тезисом зону экологического оптимума видов логично определять в границах крупнейших таксономических единиц ландшафтного районирования – ландшафтных стран. Типологически выделяемые

природные территориальные комплексы этого ранга в полной мере отражают неоднородность ландшафтной сферы и слагающих ее ландшафтов и позволяют подробно проследить варьирование численности и встречаемости видов на градиенте условий окружающей среды. Ландшафтные зоны и области менее предпочтительны для этой цели, но могут использоваться при решении некоторых частных задач хорологического анализа. Русская равнина и Уральская горная страна, протянувшиеся от полупустынь и степей до типичных и арктических тундр более чем на 2000 км, являются очень удобными модельными территориями для проведения крупномасштабных хорологических исследований. Зона экологического оптимума булавоусых чешуекрылых фауны ЕСВР определялась отдельно для этих ландшафтных стран, в состав которых входит район исследований. Характеристика ландшафтно-зонального распределения видов на северо-востоке Русской равнины и в северных областях Урала будет также представлена отдельно и в сравнительном плане.

Определенные трудности вызывает и собственно процедура выявления зоны экологического оптимума видов. Единого методического подхода к выявлению зоны экологического оптимума насекомых нет. В энтомологии при представлении данных о численности и встречаемости видов в крупных регионах (ландшафтных странах, областях, провинциях, зонах/подзонах растительности) преобладают весьма неопределенные и субъективные экспертные оценки уровня «очень редко», «редко», «обычно», «часто», «повсеместно», «массово» и т.п. Использование для выявления зоны экологического оптимума видов количественных показателей обилия и встречаемости видов в зональных и а зональных природных сообществах ограничено малым объемом репрезентативных материалов по локальным фаунам. Даже для таких популярных и таксономических изученных групп насекомых, как булавоусые чешуекрылые, их совершенно недостаточно в крупных ландшафтных странах масштаба Русской равнины или Уральской горной страны. На данном этапе необходима компромиссная система категорий, которая опиралась бы на комплексную оценку представленности видов в регионе по стандартным качественным и количественным критериям, что позволило бы снизить уровень субъективности экспертных мнений. Подобный подход, например, был реализован Международным союзом охраны природы при разработке системы категорий редкости видов (Категории и критерии..., 2002).

В энтомологических работах получила широкое распространение 5-балльная логарифмическая шкала Ю.А. Песенко (1982). Нами была разработана 6-балльная шкала оценки региональных и ландшафтных позиций видов высших чешуекрылых, которая применялась в характеристике лепидоптерофауны двух крупнейших на Северном и Приполярном Урале ООПТ – Печоро-Илычского заповеднике и национальном парке «Югыд ва» (Татаринов и др., 2015; Татаринов, Кулакова, 2018a). Она лежит в основе определения зо-

ны экологического оптимума видов булавоусых чешуекрылых фауны ЕСВР посредством показателей «ландшафтная активность» и «региональная активность» видов, заимствованных из сравнительной флористики.

5.1 Ландшафтная и региональная и активность видов

Для характеристики территориального распределения видов растений, их участия в сложении растительного покрова региональных выделов специалистами-ботаниками были разработаны и введены в практику понятия «ландшафтной активности» и «региональной активности» видов (Юрцев, 1968; Юрцев и др., 2004). Они достаточно эффективно использовались, например, в анализе флор Таймыра (Матвеева, 1998) и Ямала (Ребристая, 2013). Мы предлагаем использовать их в качестве критериев выделения зоны экологического оптимума и ландшафтно-зональной типизации булавоусых чешуекрылых. Заметим, что многие методы и понятия сравнительной флористики были заимствованы и успешно применяются энтомологами. В частности, в изучении территориального размещения булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России показали свою эффективность метод локальных фаун и такие количественные параметры таксономического богатства, как пропорции фауны, изменение композиций таксонов вдоль широтного градиента и др.

По аналогии с флористическими понятиями ландшафтную и региональную активность видов булавоусых чешуекрылых мы определяем следующим образом:

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 поведения вида в относительно крупном географическом регионе или ландшафтном выделе: стране, области, провинции/подпровинции, зоне/подзоне, полосе растительности.

Ландшафтную активность вида логично определять в рамках конкретных фаун, границы которых естественные и у большинства животных совпадают с ландшафтными рубежами. Однако накопленных материалов для этого пока не достаточно, поэтому анализ приходится проводить на основе сведений для локальных фаун. Если региональную фауну рассматривать как совокупность локальных фаун, то региональная активность вида складывается из его ландшафтных активностей в обследованных локалитетах региона.

Б.А. Юрцев (1968; Юрцев и др., 2004) выделял до пяти баллов (ступеней) ландшафтной активности видов растений: 5 – особо активные, 4 – высокоактивные, 3 – среднеактивные, 2 – низкоактивные, 1 – неактивные. На этой основе мы вывели балльную

шкалу ландшафтной активности булавоусых чешуекрылых и сопоставили ее с уровнями региональной активности видов. Заключение об уровне региональной активности видов давалось по среднему баллу их ландшафтной активности в регионе (табл. 12). Естественно, чем больше обследованных ЛФ в регионе, тем больше оценок ландшафтной активно-

Таблица 12 – 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 высокоактивный во всех обследованных локалитетах региона. Средний балл ландшафтной активности в регионе не менее 4.
4	высокоактивный	Многочисленный (относительное обилие выше 15 %) или среднеобильный (10–15 %) вид, регулярно входящий в состав «фонового 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.	неактивный	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	

сти и в итоге оценка региональной активности видов точнее. Зона экологического оптимума видов определяется по локалитетам и регионам, в которых показатели их активности не ниже среднего.

Ландшафтная активность видов зависит от их биологических и экологических особенностей, локальных факторов георазнообразия и в какой-то мере от исторических факторов. По этим причинам в крупных регионах с выраженным широтным градиентом и высокой ландшафтно-биотопической мозаичностью она может колебаться в значительной степени. Кроме того, ландшафтная активность видов может заметно изменяться в одном географическом пункте в разные годы. Хронологический вектор при наличии материалов многолетних наблюдений также необходимо учитывать в оценке региональной активности и при определении зоны экологического оптимума видов.

Колебания ландшафтной активности видов в ЛФ неизбежно влекут изменение их региональной активности. 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 нами материалы свидетельствуют о том, что виды по уровню активности более-менее константны в подзональных выделах (прил. 6), а на Русской равнине, имеющей значительную долготную протяженность, в рамках ландшафтных провинций и подпровинций. Соответственно соотношение регионально высоко-..., средне-..., низко-..., неактивных видов зависит от подзонального положения фаун (табл. 13). Данный показатель имеет вполне определенную зоогеографическую интерпретацию: 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. Связь структуры активности локальных и зональных фаун булавоусых чешуекрылых с их подзональным положением будет проанализирована в разделе 5.3.

В данном разделе применение оценки ландшафтной и региональной активности видов в качестве критериев выявления зоны экологического оптимума и ландшафтно-зональной типизации булавоусых чешуекрылых будет проиллюстрировано на примере 36 коренных видов булавоусых чешуекрылых, преимущественно связанных с зональными тундровыми и горно-тундровыми сообществами гипоарктической зоны ЕСВР. Именно в Гипоарктике зональные черты распределения булавоусых чешуекрылых проявляются наиболее отчетливо. Объем накопленных материалов позволяет использовать количественные показатели численности и встречаемости видов на широтном отрезке от крайне-северной тайги до типичной тундры.

Таблица 13 – Участие видов булавоусых чешуекрылых с разной региональной активностью в зональных фаунах восточноевропейской Гипоарктики

Категория региональной активности	Подзональный выдел							
	ТТН		ЮТН		ЛТН		КСТ	
	Р	У	Р	У	Р	У	Р	У
Высокоактивные	3/0,13	6/0,24	10/0,20	14/0,22	10/0,18	19/0,27	14/0,24	17/0,25
Среднеактивные	6/0,29	8/0,32	5/0,10	13/0,21	6/0,11	15/0,22	19/0,33	20/0,31
Низкоактивные	6/0,29	5/0,20	20/0,39	19/0,30	24/0,44	26/0,8	17/0,29	17/0,25
Неактивные	6/0,29	6/0,24	16/0,31	17/0,27	15/0,27	9/0,13	8/0,14	13/0,19

Подзональные выделы: ТТН – типичная тундра, ЮТН – южная тундра, ЛТН – лесотундра, КСТ – крайнесеверная тайга, СТ – северная тайга, СРТ – средняя тайга, ЮТ – южная тайга. Ландшафтные страны: Р – Русская равнина, У – Урал. В числителе указано число видов, в знаменателе – доля видов. Жирным шрифтом выделены максимальные значения числа и доли видов.

В своих прежних работах (Татаринов, Кулакова, 2010б, 2015; Татаринов, 2012, 2016) в ландшафтно-зональной структуре фаун булавоусых чешуекрылых крайнего северо-востока Русской равнины и северных областей Урала мы выделяли шесть групп и два комплекса арктических (в самом широком смысле) видов. После оценки их активности с целью определения зоны экологического оптимума списочный состав ландшафтно-зональных групп в целом остался прежним (табл. 14). Тем не менее, обсуждаемый подход позволил выявить особенности территориального распределения видов в подзональных выделах, которые маскировались при общей экспертной оценке.

К эварктам отнесены два вида малых перламутровок – *Clossiana chariclea* и *C. polaris*. На территории Русской равнины, где арктические тундры отсутствуют, а типичные тундры занимают относительно небольшие площади, зона экологического оптимума у них не выражена. Первый вид входит в состав только одной анализируемой фауны, в которой имеет малую ландшафтную активность. К сожалению, пока нет репрезентативных материалов по численности и встречаемости этих перламутровок на участках типичной тундры, можно лишь предполагать, что их представленность в ландшафтах и природных сообществах здесь выше. В целом в гипоарктической зоне Русской равнины распространение обоих видов сильно фрагментировано, носит «осколочный» характер, обусловленный, прежде всего, историческими факторами. Мы пока оставляем за обоими видами эварктический статус, но после получения дополнительной информации его, скорее всего, придется пересмотреть. На Урале в подзоне типичных тундр ландшафтная активность перламутровок изменяется от высокой до малой, уровень региональной активности оценивается как средний. В подзоне южной тундры они становятся малокативными (средний балл ландшафтной активности *C. chariclea* – 2, *C. polaris* – 2,4), а в лесотундровой провинции Полярного Урала первый вид переходит в категорию неактивных, второй сохраняет ма-

лый уровень активности. Таким образом, зона экологического оптимума перламутровок *C. chariclea*, *C. polaris* в Уральской горной стране включает подзону типичных тундр и от Пай-Хоя простирается на север в арктические тундры Вайгача и Новой Земли. На этом основании в ландшафтно-зональной структуре уральской фауны *Rhopalosera* мы сохраняем за этими видами принадлежность к эварктической группе.

У большинства видов, ранее отнесенных нами к гемиарктической группе, в южной тундре Русской равнины зона экологического оптимума также не выражена. Средний уровень ландшафтной активности имеют чернушки *Erebia fasciata* и *E. rossii*, но только в локалитетах Большеземельской тундры, к западу от р. Печоры они пока достоверно не обнаружены. На Урале картина территориального распределения видов совершенно иная. Чернушки высокоактивны в типичных тундрах Пай-Хоя и Заполярного Урала, сохраняют средний уровень активности в подзоне южных тундр и лишь в полосе лесотундры Полярного Урала и высокогорных тундрах Приполярного Урала переходят в категорию малоактивных. У перламутровки *Boloria alaskensis* зона экологического оптимума за счет горно-тундрового пояса простирается до Северного Урала включительно. Классическое гемиарктическое распределение в горной стране демонстрирует перламутровка *Clossiana improba*: высокоактивная в типичных тундрах Пай-Хоя и Заполярного Урала она становится малоактивной в южной тундре и неактивной в северной лесотундре Полярного Урала. Желтушка *Colias hecla* сохраняет высокий уровень ландшафтной и региональной активности не только в тундровых провинциях, но и на севере лесотундровой полосы Урала. Южнее Полярного круга она пока известна лишь по единственной находке в горной тундре северотаежной провинции Приполярного Урала. Единичные находки желтушки *Colias tyche* и сатириды *Oeneis polixenes* на севере полярноуральской области и Заполярном Урале позволяют включить эти виды в состав гемиарктической группы только формально, т.к. на остальной территории горной страны и на Русской равнине они не обнаружены.

Самым «типичным» гипоарктом, безусловно, является чернушка *Erebia disa*, которая сохраняет высокий и средний уровень активности практически по всей тундровой зоне изучаемого региона, а в некоторых локалитетах отнесена к категории особо активных видов. В подзоне крайнесеверной тайги Русской равнины ее активность резко снижается, здесь она локально встречается на сфагновых болотах. На Приполярном Урале чернушка *E. disa* является фоновым видом большинства топических группировок горно-тундрового пояса,

Продолжение таблицы 14

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, степень ландшафтной активности вида																															
	Русская равнина																	Урал														
	ЮТН							ЛТН				КСТ						ТТН		ЮТН				ЛТН			КСТ					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30		
<i>Erebia rossii</i> (Curtis, 1834)				■	■	■	■				■							■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			
<i>Oeneis polixenes</i> (Fabricius, 1775)																					■			■	■							
Гипоарктическая (типичная)																																
<i>Euphydryas iduna</i> (Dalman, 1816)				■	■	■	■															■	■	■								
<i>Erebia disa</i> (Thunberg, 1791)	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
<i>Erebia pandrose</i> (Boisduval, 1788)	■			■																												
<i>Oeneis bore</i> (Schneider, 1792)				■	■	■	■				■	■					■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		
<i>Oeneis norna</i> (Thunberg, 1791)				■	■	■	■			■		■	■					■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	

Продолжение таблицы 14

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, степень ландшафтной активности вида																															
	Русская равнина																	Урал														
	ЮТН							ЛТН					КСТ					ТТН		ЮТН				ЛТН			КСТ					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30		
<i>Pyrgus centaureae</i> (Rambur, 1839)																																
Севернобореальная																																
<i>Issoria evgenia</i> (Eversmann, 1847)																																
<i>Clossiana angarensis</i> (Ershoff, 1870)																																
<i>Erebia embla</i> (Thunberg, 1791)																																
<i>Erebia discoidalis</i> (Kirby, 1837)																																
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)																																
<i>Parnassius phoebus</i> (Fabricius, 1793)																																

Продолжение таблицы 14

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, степень ландшафтной активности вида																													
	Русская равнина																	Урал												
	ЮТН							ЛТН					КСТ					ТТН		ЮТН				ЛТН			КСТ			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Горная (уральская) гипоарктическая																														
<i>Pontia callidice</i> (Hübner, [1800])																														
<i>Agriades glandon</i> (de Pruner, 1798)																														
<i>Polyommatus eros</i> (Ocshenheimer, [1808])																														
<i>Clossiana tritonia</i> (Böber, 1812)																														
<i>Erebia dabanensis</i> Ershoff, [1871]																														
<i>Oeneis melissa</i> (Fabricius, 1775)																														
<i>Oeneis magna</i> Graeser, 1888																														

Продолжение таблицы 14

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, степень ландшафтной активности вида																																				
	Русская равнина															Урал																					
	юТН							ЛТН				кСТ				ТТН		юТН				ЛТН			кСТ												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30							
<i>Pyrgus andromedae</i> (Wallengren, 1853)																																					

Серой заливкой выделены пять ступеней (баллов) ландшафтной активности видов. Локальные фауны 1-3: 1 – Канинский Камень, 2 – Шойна, 3 – Сяторей, 4 – Голодная Губа, 5 – Нарьян-Мар, 6 – Шапкина-1, 7 – Падимейты, 8 – Несь, 9 – Сула, 10 – Харьгинский, 11 – Сейда, 12 – Кабанова, 13 – Океан, 14 – Тобыш, 15 – Усть-Цильма, 16 – Усинск, 17 – Большая Роговая, 18 – Малай Падея, 19 – Ховраты, 20 – Хальмер-Ю, 21 – Верхняя Кара, 22 – Воркута, 23 – Хребтовый, 24 – Полярный Урал, 25 – Красный Камень, 26 – Пагаты, 27 – Юньяха, 28 – Малды-Нырды, 29 – Вангыр-1, 30 – Паток.

таким образом, зона экологического оптимума в горной стране у нее значительно сдвинута к югу.

У сатирид *Oeneis bore*, *Oe. norna* зона экологического оптимума четко выражена в подзоне южной тундры на Урале и на равнине к востоку от меридионального отрезка нижнего течения р. Печоры. На п-ове Канин первый вид пока не зарегистрирован, второй – только в полосе лесотундры, где имеет средний уровень активности. Оба вида по горным тундрам проникают до таежных провинций Приполярного и Северного Урала, однако их активность здесь заметно снижается. Средний балл ландшафтной активности *Oe. bore* в полосе лесотундры 3,5, в крайнесеверотаежной провинции – 1,3, у *Oe. norna* – по 2.5 в обоих подзональных выделах.

Установленная зона экологического оптимума сатириды *Oeneis patrushevae* располагается в подзоне южной тундры Заполярного Урала, к югу и северу ее активность снижается, однако заметим, что на границе с типичными тундрами она преобладает по обилию и встречаемости над бабочками «классической» *Oe. norna*. Шашечница *Euphydryas iduna* как малоактивный вид отмечена лишь в пяти локалитетах Большеземельской тундры и Заполярного Урала. Чернушка *Erebia pandrose* имеет средний уровень активности лишь в одном локалитете п-ова Канин (пос. Шойна), встречается на о. Колгуев, единичные особи обнаружены в дельте р. Печоры. Объем накопленных материалов дает основание причислять данные виды к типичным гипоарктам пока очень условно.

Уровень ландшафтной и региональной активности шести видов – желтушки *Colias palaeno*, голубянки *Plebeius optilete*, перламутровок *Boloria aquilonaris*, *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga* – позволяет уверенно включить в зону их экологического оптимума всю восточноевропейскую Гипоарктику, кроме типичной тундры, а также не рассматриваемую здесь северную тайгу. Оценка активности этих видов в локалитетах и подзональных выделах подтвердило их принадлежность к гипоаркто-бореальной группе. В отношении толстоголовки *Pyrgus centaureae* результаты анализа оказались не такими однозначными. В локалитетах Русской равнины, где была обнаружена, она малоактивна. На Урале экологический оптимум вида выявляется лишь в подзоне южной тундры и северной лесотундре, однако к типичным гипоарктам эту толстоголовку не позволяет отнести средний уровень ее ландшафтной активности в некоторых локальных фаунах крайнесеверотаежной провинции и относительно широкая встречаемость в северной тайге Приполярного и Северного Урала.

Достаточно четко по уровню ландшафтной и региональной активности выявляется зона экологического оптимума у большинства севернобореальных и многих горных гипоарктических видов. Исключение составляют малоактивные в большинстве уральских ло-

калитетов голубянка *Agriades glandon*, перламутровка *Clossiana tritonia*, толстоголовка *Pyrgus andromedae*, но так как они представлены только в северных областях горной страны, то их принадлежность к уральской гипоарктической группе условно сохранена.

Оценка региональной активности видов способствует выявлению отличий в распределении видов на крупных, в первую очередь смежных, территориях со значительной широтной протяженностью и относящихся к разным ландшафтными странами. Это имеет большое значение для установления связей фаун, фауногенетических реконструкций, выявления ведущих климатических, топографических и антропогенных факторов, определяющих пространственную организацию фаун. Показатели ландшафтной и региональной активности позволяют получить представление о характере территориального распределения одного и того же вида в разных ландшафтных странах.

Применение оценки ландшафтной и региональной активности видов в качестве критериев ландшафтно-зональной типологии булавоусых чешуекрылых в целом можно признать обоснованным и перспективным в хронологических исследованиях этой группы насекомых. Использование простых интегральных показателей обилия и встречаемости видов даже при малом объеме материалов по локальным фаунам позволяет более точно определить характер их территориального распределения и точнее очертить зону экологического оптимума относительно границ географических выделов. Оценка и сравнение ландшафтной и региональной активности способствует выявлению отличий в распределении видов на крупных, в первую очередь смежных территориях, имеющих большую широтную протяженность и относящихся к разным ландшафтными странами. Это имеет большое значение для выявления комплекса факторов георазнообразия, климата, природного процесса и антропогенной нагрузки, определяющих пространственную организацию зональных и региональных фаун, для установления их связей и фауногенетических реконструкций. В качестве иллюстрации сравним изменение региональной активности вдоль широтного градиента на Русской равнине и Урале четырех «эмблемных» видов гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых (рис. 24). Графики наглядно демонстрируют большую протяженность к югу зоны экологического оптимума гипоарктов по горным тундрам Уральского хребта, поэтому зональные уральские фауны имеют более «северный» облик, чем соответствующие фауны на Русской равнине. Другой особенностью горных фаун являются значительные колебания ландшафтной активности видов булавоусых чешуекрылых в пределах подзонального выдела. У многих видов даже в соседних локалитетах уровень активности может изменяться от высокого до малого. Это объясняется сильной пересеченностью местности, выраженной поясностью растительности, мозаично-

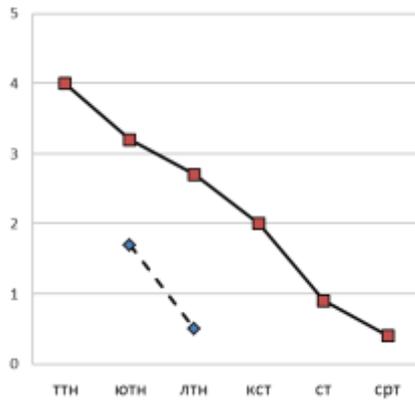
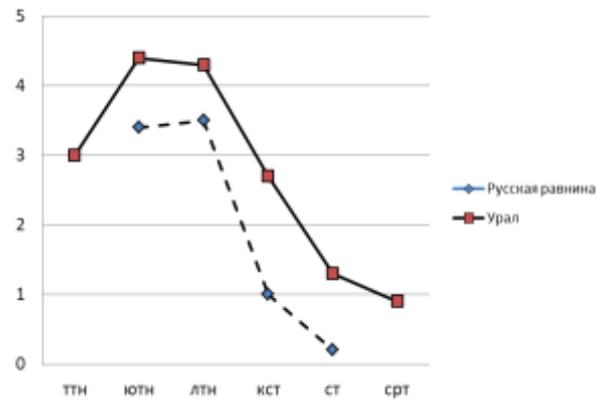
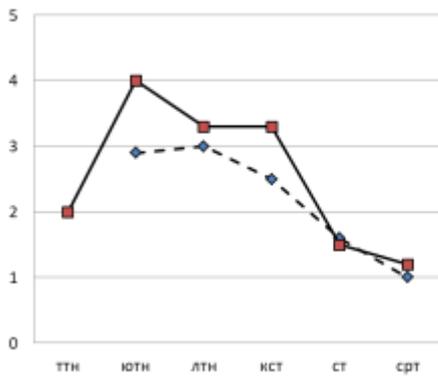
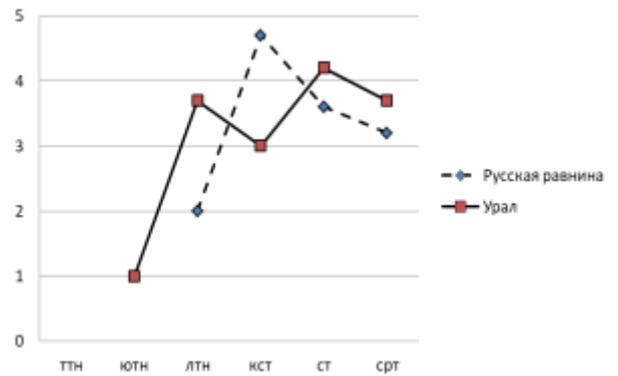
1. *Erebia rossii* (Curt.)2. *Erebia disa* (Thnb.)3. *Clossiana frigga* (Thnb.)4. *Oeneis jutta* (Hbn.)

Рисунок 24 – Изменение региональной активности гемиарктического (1), типичного гипоарктического (2), гипоаркто-бореального (3) и северобореального (4) видов булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте северо-востока Русской равнины и северных областей Урала. Подзональные выделы: тtn – типичная тундра, ютн – южная тундра, лтн – лесотундра, кст – крайнесеверная тайга, ст – северная тайга, срт – средняя тайга. Ось у – средний балл ландшафтной активности вида в подзональном выделе.

мозаичностью биотопов, значительными перепадами погодно-климатических условий. Этот фактор необходимо учитывать при характеристике региональной активности видов в горах, особенно при малом объеме материала по локальным фаунам одного подзонального выдела.

В следующем разделе будет подробно охарактеризована ландшафтно-зональная структура фауны Papilionoidea ECBP с учетом ландшафтной и региональной активности видов на территории двух ландшафтных стран – Русской равнины и Уральской горной страны.

5.2 Ландшафтно-зональная структура фауны

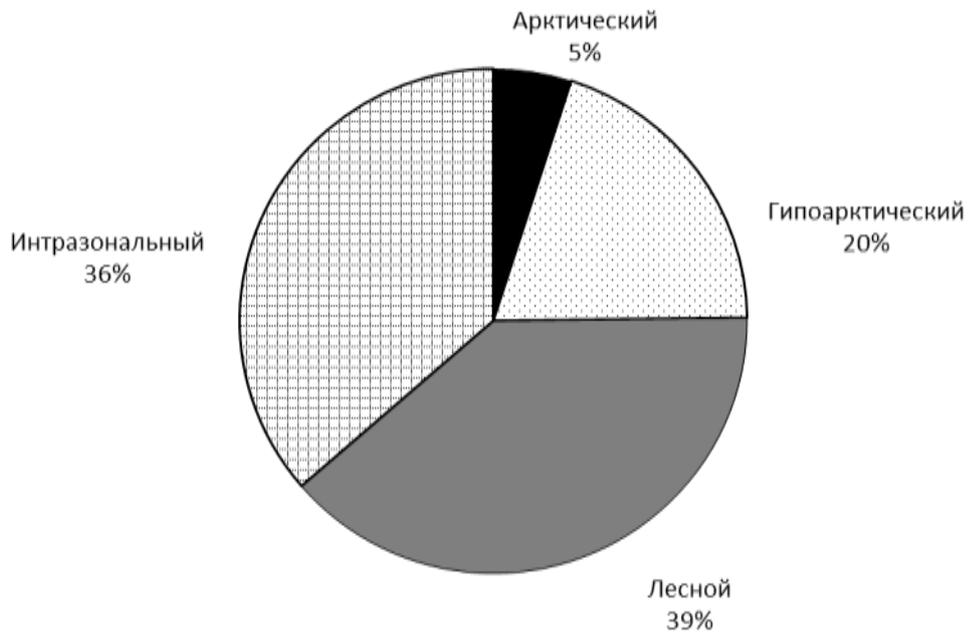
Ландшафтно-зональная структура фауны булавоусых чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины и в северных областях Урала в целом сходная. На равнине ее формируют 11 видовых групп (рис. 25), в фауне горной страны мы выделяем 12 ландшафтно-зональных групп (рис. 26), объединяемых в четыре комплекса. Состав ландшафт-

но-зональных групп с указанием распределения по локалитетам и подзональным выделам всех видов региональной фауны приведен в приложении 7.

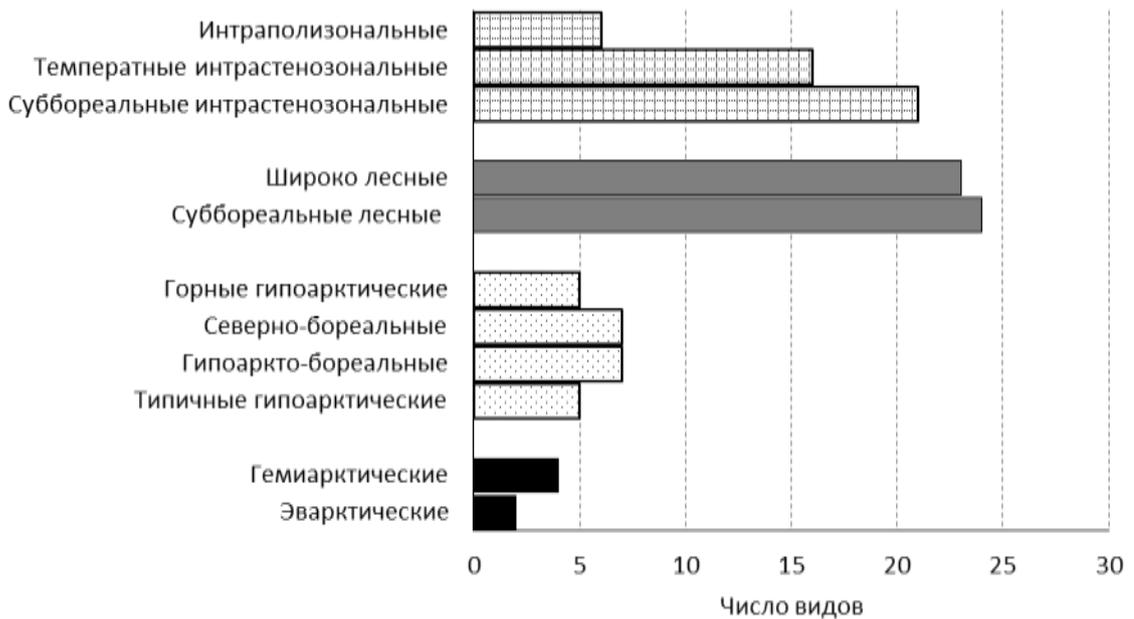
Арктический (собственно арктический) комплекс. В разделе 3.2.3 при обсуждении вопросов широтной типизации ареалов мы пришли к заключению, что понятие «арктический вид» к булавоусым чешуекрылым может применяться со значительными оговорками. Такая условность еще больше проявляется в характере ландшафтно-зонального распределения этих насекомых. Среди булавоусых чешуекрылых нет видов, которые были бы высокоактивны исключительно в арктических тундрах. В типичных тундрах на фоне общего обеднения лепидоптерофауны комплекс видов с высокой и средней активностью выделяется достаточно отчетливо. Его представители особенностями биотопической приуроченности и биологии развития (облигатная двух-, или трехлетняя генерация, первая зимовка на ранних личиночных стадиях, ранние и короткие сроки лёта, активность имаго при относительно низких значениях положительных температур и др.) заметно отличаются от других булавоусых чешуекрылых с тундровой преференцией. Поэтому, несмотря на то, что типичные тундры принято рассматривать в составе гипоарктической зоны (см. ниже), в ландшафтно-зональной структуре фауны Papilionoidea ЕСВР мы выделяем арктический комплекс с двумя группами видов: эварктической и гемиарктической (табл. 15).

Эварктическая группа. Эваркты наиболее представлены в подзоне арктических и северной части типичных тундр. Кроме того, к ним относят виды, распространенные на всей территории тундры без четкой внутризональной локализации и лишь на юге сдающие позиции по численности и встречаемости (Чернов, 1978). Эварктический тип наиболее близок к классическому выражению в ландшафтно-зональном распределении только у двух представителей уральской фауны Papilionoidea. Перламутровки *Clossiana polaris*, *C. chariclea* относительно широко распространены в арктических тундрах Новой Земли и Вайгача, где заселяют зональные травяно-кустарничково-моховые сообщества. Их лидерство среди булавоусых чешуекрылых сохраняется в северной части Югорского п-ова и на возвышенностях Пай-Хоя. При переходе в южную тундру численность и встречаемость эварктических перламутровок снижается, меняется характер их биотопического распределения. На Заполярном Урале *Clossiana polaris* обитает, в основном, в горных мохово-кустарничковых и каменистых лишайниковых тундрах на высотах от 500 м над ур. м. Малочисленные локальные популяции этого вида по высокогорьям распространены к югу от Северного Полярного круга, по крайней мере, до 66° с. ш. Распределение перламутровки *Clossiana chariclea* в южной тундре больше напоминает интразональное: здесь она предпочитает тундровые луговины, травяно-осоковые ассоциации, разнотравные ивняки в до-

линах рек, вокруг озер, в западинах, ложбинах стока и других понижениях рельефа. Зональные ивняковые и ерниковые сообщества южной тундры этот вид избегает, лишь иногда встречаясь на участках мелкоерниковых и кустарничково-моховых тундр. На территории Русской равнины, где арктические тундры отсутствуют, а типичные тундры занимают относительно небольшие площади, эварктическая группа представлена теми же перламутровками *Clossiana polaris* и *C. chariclea*. Их распространение здесь сильно фрагментировано, носит «осколочный» характер, обусловленный региональными историческими факторами.



А.



Б.

Рисунок 25 – Удельный вес ландшафтно-зональных комплексов (А) и видовая насыщенность групп (Б) булавоусых чешуекрылых фауны северо-востока Русской равнины.

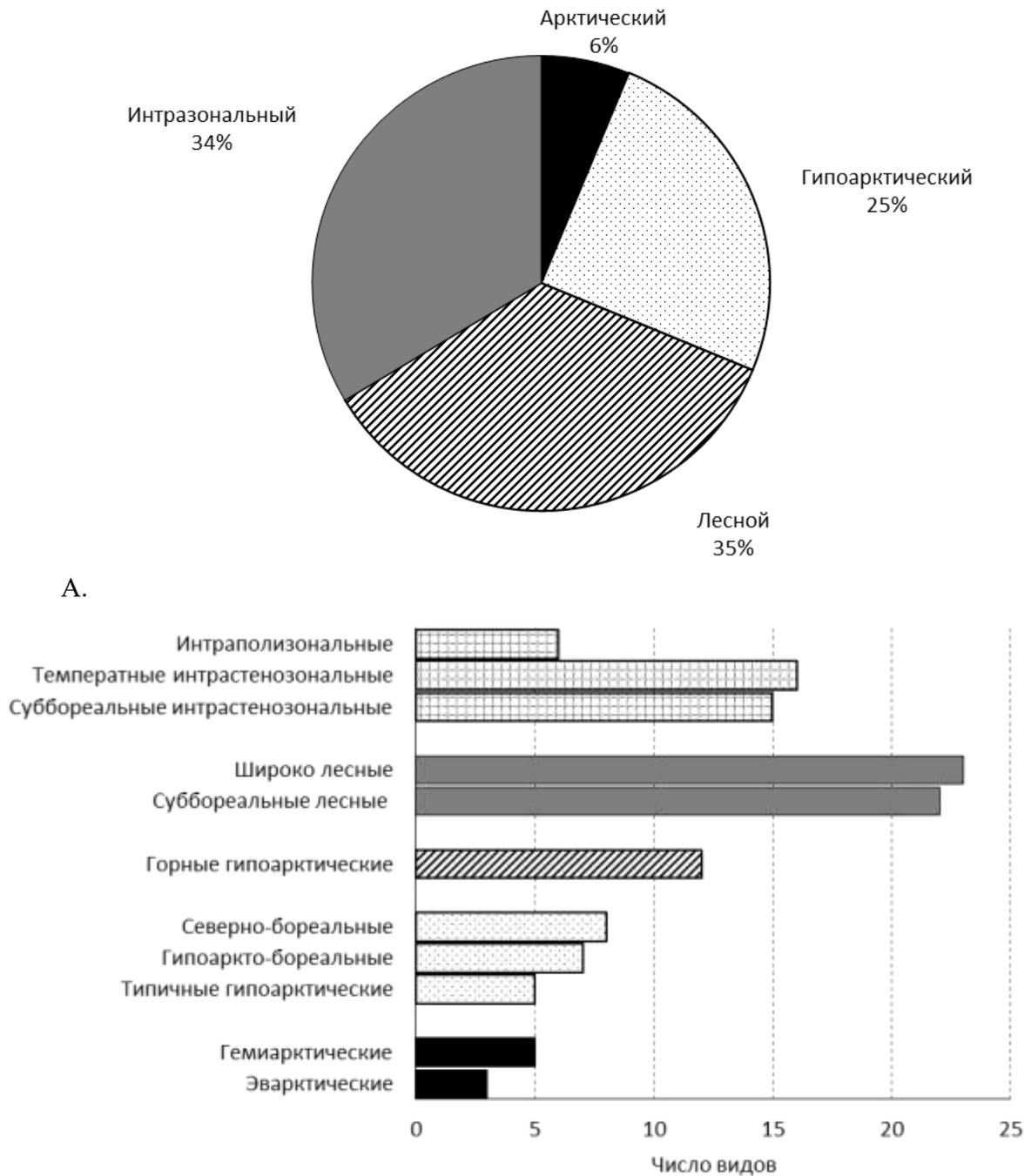


Рисунок 26 – Удельный вес ландшафтно-зональных комплексов (А) и видовая насыщенность групп (Б) булавоусых чешуекрылых фауны северных областей Урала.

Таблица 15 – Представленность типов ландшафтно-зонального распределения в семействах булавоусыхчешуекрылых европейского Северо-Востока России (число видов)

Ландшафтно-зональный комплекс, группа	Всего видов		Papilionidae		Pieridae		Lycaenidae		Nymphalidae		Satyridae		Hesperiidae	
	Р	У	Р	У	Р	У	Р	У	Р	У	Р	У	Р	У
Арктический	7	10	–	–	1	3	–	–	4	4	2	3	–	–
Эварктическая	2	3	–	–	–	1	–	–	2	2	–	–	–	–
Гемиарктическая	6	7	–	–	1	2	–	–	2	2	3	3	–	–
Гипоарктический	24	30	1	1	2	2	3	3	7	8	10	14	1	2
Типичная гипоарктическая	6	5	–	–	–	–	–	–	1	1	5	4	–	–
Гипоаркто-бореальная	7	7	–	–	1	1	1	1	4	4	1	1	–	–
Севернобореальная	7	7	–	–	–	–	–	–	2	2	4	4	1	1
Горная гипоарктическая	4	11	1	1	1	1	2	2	–	1	–	5	–	1
Лесной	47	43	2	3	6	6	5	5	20	18	9	9	2	2
Широко лесная	23	23	–	–	4	4	3	3	10	10	4	4	2	2
Суббореальная лесная	24	20	2	3	2	2	2	2	13	8	5	5	–	–
Интразональный	44	40	1	1	7	5	16	17	8	9	5	4	7	7
Суббореальная интрастено-зональная	22	18	–	–	4	2	4	2	3	4	5	4	6	6
Температная интрастено-зональная	18	18	–	–	2	2	12	12	3	3	–	–	1	1
Интарполизональная	4	4	1	1	1	1	–	–	2	2	–	–	–	–

Ландшафтные страны: Р – Русская равнина, У – Уральская горная страна.

Из-за особенностей природного процесса в послеледниковье и голоцене зона экологического оптимума данных видов в настоящее время здесь не выражена. Перламутровка *Clossiana polaris* очень редка и узко приурочена к различным повышениям рельефа – грядам и холмам-мусюрам, высоким и крутым берегам, бровкам рек и т.п. В подзоне южной тундре известны лишь единичные находки данного вида. Перламутровка *Clossiana chariclea* также немногочисленна, но биотопически более пластична, в типичных тундрах она заселяет плакорные мелкоивянковые и мелкоерниковые сообщества, а в подзоне южных тундр, как и на Урале, предпочитает интразональные травянистые сообщества. Самые южные находки обоих видов сделаны в Большеземельской тундре (м. Янгеч-Мыльк, 67.40 с. ш., 55.36 в. д.).

К категории эварктов на территории Уральской горной страны надо относить и желтушку *Colias nastes*, если подтвердится ее распространение в арктических тундрах Новой Земли (Львовский, Моргун, 2007; Львовский и др., 2008a; Verhulst, 2000; Greishuber et al., 2012; и др.).

Гемиаркты отсутствуют или малочисленны в арктических тундрах, зона их экологического оптимума располагается в средней и южной частях типичных тундр, на юг они могут проникать до лесотундры (Чернов, 1978). На Русской равнине гемиарктический тип ландшафтно-зонального распределения имеют шесть видов булавоусых чешуекрылых: желтушка *Colias hecla*, перламутровки *Boloria alaskensis*, *Clossiana improba*, сатириды *Erebia fasciata*, *E. rossii*, *Oeneis polixenes*. В типичных тундрах Печорской провинции они составляют ядро зональных топических группировок Papilionoidea. В южной тундре лидирующие позиции в населении плакорных сообществ сохраняют лишь чернушки, локально встречающиеся и в северной лесотундре. Остальные виды относительно редки и немногочисленны в интразональных стациях или приурочены к различным возвышенным участкам местности. Перламутровки *Boloria alaskensis*, *Clossiana improba* делят с эварктами места обитания на грядах и холмах-мусюрах и крутых речных берегах Большеземельской и Малоземельской тундр (Ненецкая гряда, Лыммусюр, Хальмермусюр). Желтушка *Colias hecla* в южной тундре чаще встречается в пойменных местообитаниях (бечевниках, разнотравных луговинах).

В уральской фауне состав гемиарктической группы дополняет желтушка *Colias tyche*. Эти виды спорадично встречаются на Заполярном Урале, подробных сведений о характере их территориального размещения пока собрано мало. Зона экологического оптимума остальных гемиарктов на Урале значительно шире, чем на равнине. Помимо типичных тундр Пай-Хоя и Заполярного Урала они хорошо представлены и в подзоне южной тундры. Желтушка *Colias hecla*, чернушки *Erebia fasciata*, *E. rossii* и перламутровка *Boloria alaskensis* обычны в полосе лесотундры, а по горным мохово-кустарничковым и каменистым лишайниковым тундрам в разной численности и встречаемости они проникают до Приполярного и Северного Урала.

Гипоарктический комплекс. Для характеристики ландшафтно-зонального распределения растений и животных на Севере широко используется понятие «гипоарктический вид». Напомним, что Гипоарктика – биогеографическая категория, не совпадающая с физико-географическим понятием «Субарктика» и ландшафтно-зональными территориальными выделами, основным интегрированным критерием которых является растительный покров. Данный вопрос подробно обсуждался в работах Ю.И. Чернова и Н.В. Матвеевой (Чернов, 1975, 1978; Чернов, Матвеева, 1986, 2002). Согласно точке зрения авторов, которой мы придерживаемся в своих исследованиях, Гипоарктика территориально охватывает часть типичных тундр, южные тундры, лесотундру и северные окраины таежной зоны. Соответственно к гипоарктическим следует причислять виды, которые активны и преус-

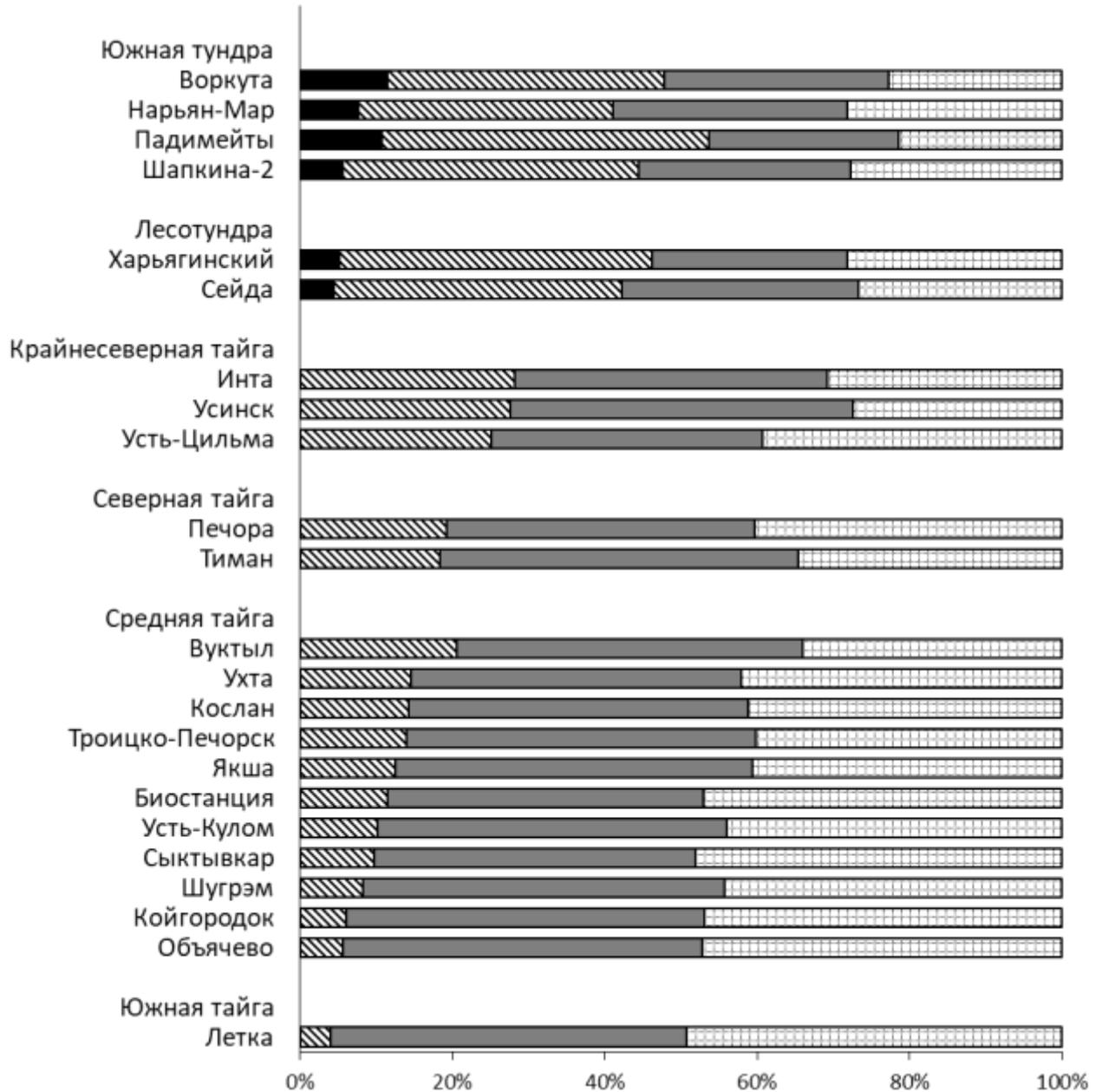


Рисунок 27 – Удельный вес ландшафтно-зональных комплексов в локальных фаунах булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины.



певают в плакорных сообществах указанного широтного диапазона. Вполне естественно, что в гипоарктической зоне Русской равнины и Урала представители комплекса имеют большой удельный вес в ландшафтно-зональной структуре ЛФ и фаун подзональных выделов (рис. 27, 28).

В ландшафтно-зональной структуре фауны булавоусых чешуекрылых гипоаркты – относительно немногочисленная, но хорошо очерченная категория видов. Особенности

экологии, хорологии и таксономический состав позволяют характеризовать их как часть «единой системы «арктический вид» в широком смысле» (Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 2002). Как и в арктическом комплексе, многие представители имеют облигатную или

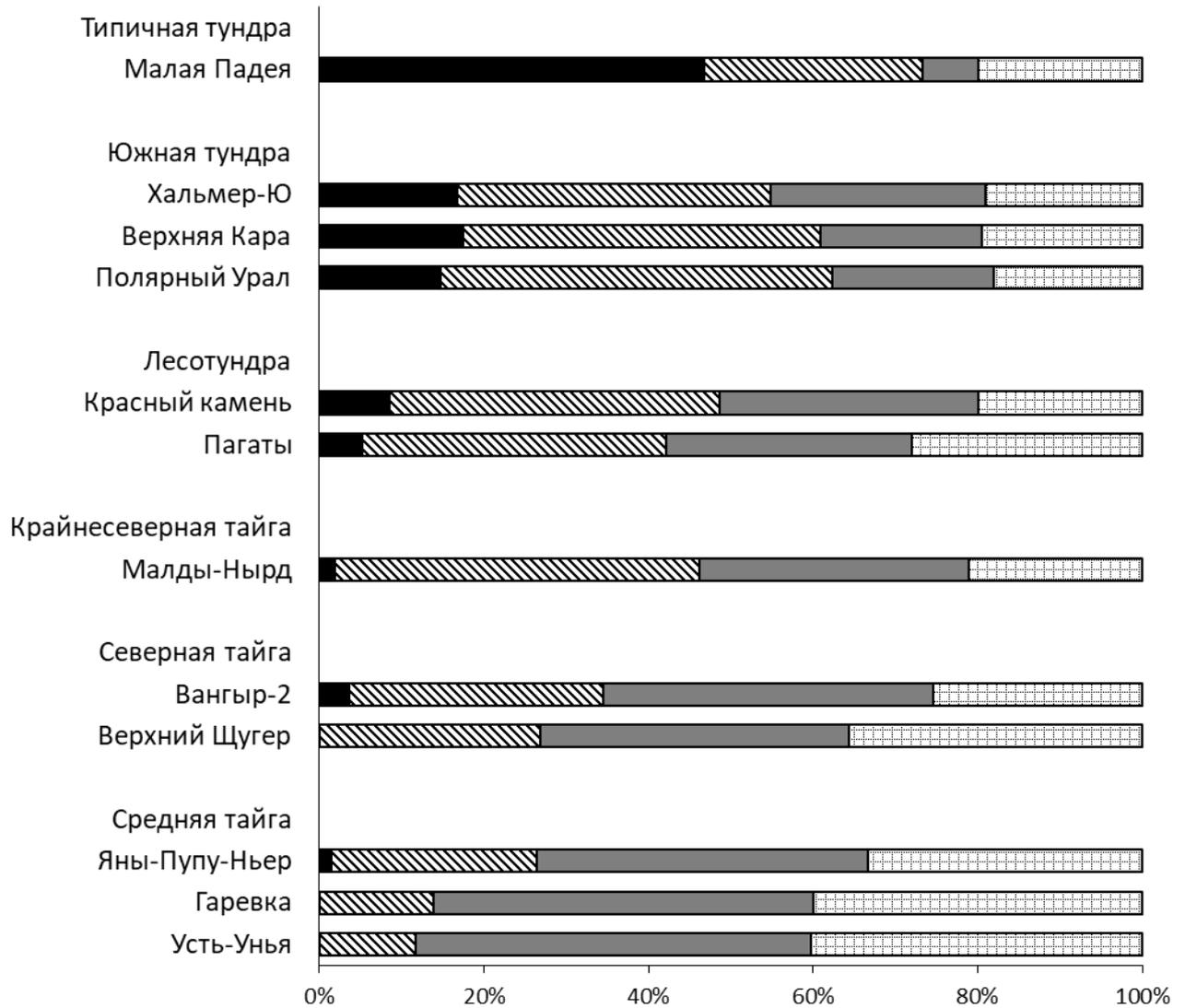


Рисунок 28 – Удельный вес ландшафтно-зональных комплексов в локальных фаунах булавоусых чешуекрылых северных областей Урала.



факультативную двухгодичную генерацию, относительно ранние и короткие сроки лёта имаго, зимовку на личиночной стадии, трофические связи с тундрово-болотными осоками, злаками, пушицами (*Satyridae*), брусничными, розоцветными и бобовыми (*Argyniinae*, *Colias*). Ядро таксономического состава формируют те же роды *Clossiana*, *Erebia*, *Oeneis*. Тем не менее, среди булавоусых чешуекрылых, «преуспевающих» в южной части типич-

ных тундр, южной тундре, полосе лесотундры и на северной периферии тайги существуют некоторые различия в территориальном размещении. Это дает основание выделять в ландшафтно-зональной структуре фауны Papilionoidea Русской равнины и Урала – четыре группы видов гипоарктического комплекса.

Собственно (типичные) гипоарктическая группа в равнинной фауне булавоусых чешуекрылых составлена из сатирид *Erebia disa*, *E. pandrose*, *Oeneis bore*, *Oe. norna*, *Oe. patrushevae* и шашечницы *Euphydryas iduna*. Пожалуй, самым типичным, «эмблемным» гипоарктом является чернушка *Erebia disa*. Это один из самых многочисленных видов зональных сообществ южной тундры, кроме того, он заходит в типичную тундру, обычен в полосе лесотундры от Канина до Приуралья включительно, локально встречается в подзоне крайнесеверной тайги Печорской равнины и Северного Тимана. В Большеземельской тундре широко распространены сатириды *Oeneis bore*, *Oe. norna*. Во многих локалитетах они входят в состав фоновых видов населения Papilionoidea плакорных сообществ. Сатирида *Oe. norna* является обычным видом на юге п-ова Канин, *Oe. bore* здесь пока не найдена. Численность и встречаемость сатириды *Oe. patrushevae* выше в Приуралье и постепенно возрастает к границе южной и типичной тундры. В Малоземельской и Тиманской тундрах этот вид не обнаружен. Чернушка *Erebia pandrose* встречается на п-ове Канин и о. Колгуев, где весьма обычна, известны единичные местонахождения вида на северо-востоке Малоземельской тундры (Коровинская губа) (Татаринов, Долгин, 1999; Болотов, 2011; Татаринов, 2016). Сведения о шашечнице *Euphydryas iduna* на территории Большеземельской тундры очень разрозненные и пока не позволяют получить исчерпывающее представление о ее территориальном размещении. Находки вида сделаны в пойменных травянистых ивняках, ерниковых и ивняковых тундрах, на бугристых болотах. Широкое распространение этой шашечницы на севере Скандинавии и Кольском п-ове дает основание предполагать, что она встречается также в Малоземельской, Тиманской тундрах и на п-ове Канин.

Указание о находке шашечницы *Euphydryas iduna* в средней тайге северо-востока Русской равнины (Седых, 1974) пока не подтверждается. Конкретный материал в коллекции К.Ф. Седых отсутствует, поиск популяции этого вида в указанном локалитете (ст. Нибель, Сосногорский р-н Республики Коми, 62° 54' с.ш., 55° 02' в.д.) результатов не дал. Не исключено, что за вид *E. iduna* исследователь принял светлых самцов шашечницы *E. maturna*, которые довольно часто встречаются в местных популяциях.

В составе группы типичных гипоарктов уральской фауны отсутствует чернушка *Erebia pandrose*, шашечница *Euphydryas iduna* включена на основании находок единичных бабочек в Заполярном Предуралье (окрестности г. Воркуты) и в бассейне р. Кары возле хребта Оченырда. Остальные сатириды распространены в горных тундрах и подгольцовых редколесьях Заполярного, Полярного, Приполярного и Северного Урала. На Северном

Урале (подзоны северной и средней тайги) чернушка *Erebia disa* локально встречается на сфагновых болотах горно-лесного пояса, а у сатириды *Oeneis norna* здесь наблюдается частичная смена горнотундровых местообитаний на подгольцовые (Баранчиков, 1980; Татаринов, Долгин, 2001). Насколько широко проникают указанные гипоарктические виды в типичную тундру горной страны, информации пока собрано мало. В центральных районах Пай-Хоя (кряж Малая Падея) найдены единичные особи чернушки *Erebia disa*, остальные виды пока обнаружены только на юге Югорского п-ова в бассейне р. Сибирчатояха.

В гипоаркто-бореальную группу объединены желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, перламутровки *Boloria aquilonaris*, *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*, сенница *Coenonympha tullia*. Зона экологического оптимума этих видов на Русской равнине и Урале располагается в подзоне южной тундры, полосе лесотундры и крайнесеверной тайге. От типичных гипоарктов представителей данной группы отличает широкое распространение на таежных сфагновых болотах и в редколесьях, а интразональная лесная часть ареала многих видов по общей занимаемой площади обширнее гипоарктической. Болотные популяционные группировки гипоаркто-бореальных видов на северных окраинах тайги по численности и встречаемости не уступают тундровым и лесотундровым популяциям, к югу их представленность начинает постепенно снижаться. На Восточно-Европейской равнине уже в подзоне средней тайги заметно «теряют в весе» перламутровки *Clossiana frigga* и *C. freija*, а в южной тайге и подтаежных лесах у данных видов известны лишь немногочисленные местонахождения, в основном на западе (Балтийско-Ладожский глинт, Прибалтийская, Полесская подобласти). В горной стране первый вид проникает до Среднего Урала, второй вид обнаружен даже в лесных провинциях Южного Урала. Перламутровка *Boloria aquilonaris* обычна по всей таежной зоне, заходит в подзону подтаежных лесов и лесные провинции Южного Урала, в Прибалтике и Полесье она распространена гораздо шире, чем два предыдущих вида, и проникает до Карпат включительно. Желтушка *Colias palaeno* спорадично встречается по всей зоне суббореальных лесов, на юго-востоке равнины единичные популяционные изоляты сохранились даже в лесостепной полосе. Голубянка *Plebeius optilete*, сенница *Coenonympha tullia* нередки в подзоне хвойно-широколиственных лесов, особенно в Западной области равнины, локально встречаются в широколиственных лесах и лесостепи, в лесных провинциях Южного Урала (Плющ и др., 2005; Львовский, Моргун, 2007; Tshikolovets, 2011; Татаринов, Горбунов, 2014). Надо отметить, что низкая представленность гипоаркто-бореальных видов в зоне суббореальных лесов и на юге таежной зоны во многом обусловлена антропогенными факторами (многовековой период хозяйственного освоения и использования земель, интенсивное осушение болот, лесозаготовки и строительство различного рода коммуника-

ций в 19–20 вв.). Представители группы проникают в типичную тундру, однако, как и собственно гипоарктические виды, в населении *Papilionoidea* природных сообществ фоновыми фоновыми обычно не являются.

Севернобореальная группа булавоусых чешуекрылых в лепидоптерофауне Русской равнины насчитывает семь видов, наиболее активных и преуспевающих в полосе лесотундры и на северной окраине таежной зоны. От представителей гипоаркто-бореальной группы их отличает слабое освоение плакорных местообитаний в тундровой зоне и в общем меньшая протяженность прерывистого распространения на юг в умеренном поясе. Дендрофильные сатириды *Erebia embla*, *Oeneis jutta* почти не выходят за северные пределы древесной растительности, в южной тундре они локально встречаются в интразональных пойменных редколесьях и редианах, экстразональных лесных островах. Перламутровка *Issoria eugenia*, *Clossiana angarensis* в тундровой зоне приурочены, главным образом, к травянистым ивнякам и пойменным луговинным местообитаниям. В заполярной области Урала первый вид весьма многочисленный и является одним из доминирующих видов интразональных топических группировок булавоусых чешуекрылых. Распространение в южной тундре чернушки *E. discoidalis* и толстоголовки *Pyrgus centaureae* шире, чем у других представителей группы, и в какой-то мере сходно с гипоаркто-бореальными видами, но численность и встречаемость в плакорных сообществах значительно уступает им. В уральской фауне состав севернобореальной группы дополняет сатирида *Oeneis magna*, биотопически связанная с горными лиственничными редколесьями южной части Заполярного, Полярного и Приполярного Урала. Нет сомнения, что на территории горного Урала локально встречается чернушка *Erebia edda*, обнаруженная в Северном Зауралье (Татаринов, Горбунов, 2014).

В состав лепидоптерофауны Русской равнины чернушка *Erebia edda* включена на основании единственной находки самца, сделанной А.В. Журавским 26 июня 1908 г. на р. Сыня (Кузнецов, 1925). Очевидно, речь идет о р. Б. Сыня, где «лучший ученый-собирающий России» в тот год проводил исследования, однако в каком именно районе была отловлена бабочка – в нижнем течении реки у гряды Чернышева или в верховьях реки на Приполярном Урале – неясно.

В пределах таежной зоны распределение большинства севернобореальных видов отличается от представителей гипоаркто-бореальной группы. На равнине чернушка *Erebia discoidalis* и перламутровка *Issoria eugenia* не встречаются южнее крайнесеверной тайги, перламутровка *Clossiana angarensis* и толстоголовка *Pyrgus centaureae* по болотным местообитаниям локально распространены до средней тайги включительно. В горной стране распространение на юг сатирид *Erebia discoidalis* и *Oeneis magna* ограничено крайнесеверотаежной провинцией Приполярного Урала, у перламутровки *Issoria eugenia* и толстоголовки *Pyrgus centaureae* известны единичные местонахождения в северной тайге Северно-

го Урала, а перламутровка *Clossiana angarensis* проникает до Среднего Урала, где связана с подгольцовыми и горно-тундровыми местообитаниями (Баранчиков, 1980; Татаринов, Горбунов, 2014; Татаринов, 2016).

Сатириды *Oeneis jutta* и *Erebia embla* наряду с гипоаркто-бореальными видами составляют ядро топических группировок булавоусых чешуекрылых сфагновых болот и хвойных редколесий до средней тайги включительно. В южной тайге и подтаежных смешанных лесах их встречаемость и численность заметно снижаются. Первый вид на западе равнины распространен через Прибалтику до Полесья, в горной стране – до Южного Урала. Второй вид локально встречается на северо-востоке Прибалтики и очень ограничено проникает в зону суббореальных лесов в центре и на востоке равнины, а также на Среднем Урале.

Надо отметить, что у севернорусских видов отчетливей, чем у других представителей гипоарктического комплекса проявляются провинциальные отличия в распределении на территории Русской равнины. Перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana angarensis*, чернушки *Erebia discoidalis*, *E. edda* пока не обнаружены западнее Тиманского кряжа. Несомненно, это обусловлено региональными историческими факторами. Численность и встречаемость сатирид *Erebia embla*, *Oeneis jutta* в западных провинциях равнины заметно меньше, чем на востоке и в Приуралье, в популяционных группировках чаще наблюдается явление четности/нечетности года лёта имаго (Иванов и др., 1987; Татаринов, Долгин, 1999, 2001; Львовский, Моргун, 2007).

Горная (уральская) гипоарктическая группа. В составе уральской фауны булавоусых чешуекрылых присутствует достаточно большое число видов, которые территориально тесно связаны с горными ландшафтами и местообитаниями, и лишь некоторые незначительно выходят в Предуралье и Зауралье. В предыдущей работе (Татаринов, 2016) эти виды были отнесены к особому *горному уральскому комплексу*. Здесь мы отошли от данной схемы и монотипные виды классифицировали по зональному принципу. Чешуекрылых, зона экологического оптимума которых находится на отрезке горной страны от южной окраины Заполярного Урала (подзона южной тундры) до крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала, объединили в горную (уральскую) гипоарктическую группу. Это парусник *Parnassius phoebus*, белянка *Pontia callidice*, голубянки *Agriades glandon aquilo*, *Polyommatus eros taymirensis*, перламутровка *Clossiana tritonia*, сатириды *Erebia dabanensis*, *E. callias churkini*, *E. kefersteinii zaitsevi*, *Oeneis ammon*, *Oe. magna*, *Oe. melissa*, толстоголовка *Pyrgus andromedae*.

Территориальное размещение и представленность перечисленных 11 видов в северных областях Урала отличается, тем не менее для цели данной работы вполне допустимо

их рассматривать в рамках одной горной группы гипоарктического комплекса. Только на границе Заполярного и Полярного Урала обнаружены перламутровка *Clossiana tritonia*, сатириды *Oeneis ammon*, *Oe. polixenes*, *Erebia callias churkini*, *E. kefersteinii zaitsevi*. На широте Северного Полярного круга наиболее многочисленны сатириды *Oeneis melissa*, *Erebia dabanensis*, толстоголовка *Pyrgus andromedae*. Два последних вида проникают на юг до крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала (~ 65 с .ш.), а первый вид встречается в горных каменистых тундрах вплоть до среднетаежной провинции Северного Урала.

Зона экологического оптимума у белянки *Pontia callidice* и голубянок *Agriades glandon aquilo*, *Polyommatus eros taimyrensis* находится, как и у большинства представителей группы на границе Заполярного и Полярного Урала. Наиболее многочисленные популяционные группировки парусника *Parnassius phoebus* выявлены в высокогорьях крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала (Татаринов, Кулакова, 2013a), достоверно установлено, что на север этот вид проникает до горы Константинов Камень.

Четыре представителя группы в своем распространении локально выходят в Приуралье. В Заполярном Приуралье отмечены единичные местонахождения парусник *Parnassius phoebus*, голубянки *Agriades glandon aquilo*, *Polyommatus eros taimyrensis* встречаются на бровках и скальных выходах (щеках) крутых берегов в бассейне рек Силоваяха, Сибирчатояха, в междуречьях на грядах-мусюрах, покрытых кустарничками и разнотравьем. Голубянка *P. eros taimyrensis* по ж.-д. коридору Сейда - Лабытнанги проникла на восточную окраину Русской равнины. Белянка *Pontia callidice* в годы массового размножения (например, в 2018 г.) заселяет плакорные тундровые сообщества и интразональные местообитания не только в Предуралье и Зауралье, но и проникает на окраины прилегающих равнин. На этом основании в ландшафтно-зональной структуре фауны булавоусых чешуекрылых как и на Урале мы выделяем горную гипоарктическую группу.

Устное сообщение К.Ф. Седых о встречах белянки *Pontia callidice* на Южном Тимане в подзоне средней тайги (ЛФ 92) дополнительными материалами не подтверждены, но исключать этого нельзя, т.к. она неоднократно регистрировалась в равнинных лесных районах и лесостепи Сибири (Gorbunov, Kosterin, 1997; Коршунов, 2002).

Лесной комплекс. Значительная часть видов булавоусых чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины и в северных областях Урала относится к лесному ландшафтно-зональному комплексу. Основная трудность в определении его состава заключается в том, что подавляющее большинство видов Papilionoidea региональной фауны топически не связаны с темнохвойными формациями (Татаринов, Долгин, 2001), которые на изучаемой территории формируют основу зональных сообществ тайги и покрывают более 60 % площади горных склонов. Однако в процессе естественной динамики лесов, из-за особенно-

стей местного рельефа, антропогенного воздействия в плакорных темнохвойных массивах всегда существует множество мелколиственных и кустарниковых сообществ, редколесий, различного рода открытых лесных и экотонных участков (редин, гарей, окон вывала деревьев, опушек, полян, просек, делянок и т.д.), служащих местообитаниями опушечным мезофилам, лесным гелиомезофилам и специомезофилам (терминология по: Мартыненко, 2004). Но так, как они обычно заселяют еще различные интразональные местообитания, отнесение того или иного вида к лесному или интразональному комплексу, обычно бывает довольно условным.

В зависимости от широты распространения в лесных зонах, подзонах и полосах растительности 48 видов булавоусых чешуекрылых фауны Русской равнины и 45 видов уральской фауны можно отнести к двум ландшафтно-зональным группам лесного комплекса: широко лесной и суббореальной лесной.

Состав **широко лесной группы** на Русской равнине и Урале сходный и насчитывает 23 вида булавоусых чешуекрылых, наиболее многочисленных и представленных в свойственных им биотопах на протяжении всей полосы лесной растительности, от широколиственных и широколиственно-хвойных лесов до северных окраин таежной зоны. Многие представители группы по интразональным местообитаниям проникают в полосу лесотундры и южную тундру, аналогично на юге – в лесостепную полосу и степную зону. На Урале они заселяют не только местообитания горно-лесного и подгольцового поясов, но весьма активно проникают в полосу низкогорных кустарниковых тундр. Это дендрофильные белянки *Aporia crataegi*, *Gonepteryx rhamni* и нимфалиды *Nymphalis antiopa*, *N. xanthomelas*, а также опушечно-лесные тамно-хортофаги и хортофаги: белянки *Leptidea sinapis*, *Anthocharis cardamines*, голубянки *Callophrys rubi*, *Celastrina argiolus*, *Aricia nicias*, нимфалиды *Brenthis ino*, *Clossiana euphrosyne*, *C. selene*, *C. thore*, *C. titania*, *Polygonia calbum*, *Araschnia levana*, *Euphydryas maturna*, сатириды *Lasiommata petropolitana*, *Erebia ligea*, *E. euryale*, *E. jenseiensis*, крепкоголовки *Cartherocephalus palaemon*, *C. silvicola*. Конечно, протяженность зоны экологического оптимума у перечисленных чешуекрылых отличается, в том числе на провинциальном уровне, по причине различного уровня хозяйственного освоения лесных территорий, однако очертить ее в пределах лесной полосы для каждого вида весьма и весьма проблематично. Рациональным решением в данном случае нам видится объединение всех этих видов в широко лесную группу.

Большинство широко лесных видов распределено по свойственным им местообитаниям в таежной зоне равномерно. Их численность постепенно снижается в северном направлении без заметной локализации местонахождений. Даже в интразональных гипоарктических стациях при относительно низком обилии они сохраняют более-менее ров-

ную встречаемость в крупных территориальных масштабах. Тем не менее, отдельные включения все же имеются.

Любопытен характер распространения на северо-востоке Русской равнины нимфалиды *Nymphalis xanthomelas*. До последнего времени она здесь практически не встречалась. В начале 20 в. один экз. этого вида, предположительно, был отмечен в г. Котлас Архангельской области (Круликовский, 1909). В 1998 г. три экз. имаго обнаружены нами в 25 км к северу от г. Ухты (Чутынский комплексный заказник, 63° 40' с.ш., 53° 19' в.д.). Известны единичные находки многоцветницы в Вологодской (Тотемский район) и Кировской (г. Киров и с. Опарино, 59° 50' с.ш., 48° 15' в.д.) областях (Шернин, Чарушина, 1974; Долганова, Шабун, 2008). *N. xanthomelas* – вид достаточно крупный и эффектный, поэтому даже при низкой численности и локальной встречаемости обязательно были бы выявлены его новые местонахождения. К.Ф. Седых, изучавший региональную лепидоптерофауну в течение 60 лет, указал его лишь для Полярного Урала, правда, ошибочно, как *Nymphalis polychloros* (Седых, 1974). На Северном и Приполярном Урале многоцветница весьма обычна во всех поясах растительности, кроме гольцового, и проходит полный жизненный цикл. Встречается она также в Большеземельской тундре, на востоке Малоземельской тундры и на Пай-Хое до 69° с.ш. На Полярном Урале установлено размножение вида и развитие гусениц на ивах, в т. ч. стелющейся *Salix reticulata* L. (наблюдения авторов, И.А. Богачевой), а появление бабочек весной на первых проталинах наводит на мысль, что здесь они могут перезимовывать. Очевидно, в тундровой зоне Русской равнины и Урала существуют зависимые популяционные группировки или псевдопопуляции *N. xanthomelas*, которые пополняются за счет регулярных летних миграций имаго из Сибири и южных областей Урала, где данный вид встречается значительно чаще (Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2007). Расселение бабочек облегчается благодаря обширным открытым пространствам горных и зональных тундр.

Летом 2012 г. в несокольких локалитетах подзоны средней тайги было зафиксировано большое число бабочек и гусениц *Nymphalis xanthomelas*. В 2013 г. лёт вида приобрел массовый характер на большей части таежной зоны северо-востока Русской равнины. Подробно данное явление освещалось нами в специальной работе (Татарин, Кулакова, 2013б). После 2014 г. на равнине фиксировались лишь единичные особи *N. xanthomelas*.

Практически полное отсутствие до 2012 г. в таежной зоне северо-востока Русской равнины *N. xanthomelas* малообъяснимо. Климатический фактор принимать во внимание не приходится из-за широкого распространения многоцветницы в гипоарктическом поясе и на Урале. Возможно, активные миграции имаго сдерживали массивы темнохвойных лесов, господствующие на плакорах. Однако наличие крупных речных артерий, которые, как

известно, играют роль коридоров при расселении наземных животных и растений, а также современная экспансия вида заставляют усомниться в этой гипотезе. Миграция *N. xanthomelas* 2012–2013 гг. в равнинную тайгу, скорее всего, шла с юго-востока, со стороны Северного, Среднего Урала и Приуралья. Причины массового размножения и расселения вида можно связывать с чередой жарких и сухих летних сезонов и относительно мягких зим на территории Восточной Европы в эти годы.

Перламутровка *Clossiana thore* обычна в интразональных ивняковых сообществах Большеземельской и Малоземельской тундр, является одним из фоновых видов северных регионов Урала, но в равнинной тайге ее распределение крайне фрагментировано. За весь период наблюдений было выявлено всего пять малочисленных локальных популяций вида в районе Тиманского кряжа и Западного Притиманья и одна в Северном Приуралье. Надо отметить, что и некоторые другие представители широко лесной группы – перламутровки *Clossiana euphrosyne*, *C. titania*, чернушка *Erebia ligea*, *E. euryale*, крепкоголовка *Carterocephalus palaemon* – на Урале по показателям обилия и встречаемости представлены гораздо лучше, нежели в таежной зоне Русской равнины. Многие из них являются фоновыми в топических группировках горно-лесного и подгольцового поясов, благодаря чему формируются различия в структуре населения дневных чешуекрылых равнинных и горных сообществ тайги (подробнее см. гл. 7).

Особняком в широко лесной группе стоит чернушка *Erebia jeniseiensis*. Основная часть ее ареала находится в таежной зоне Сибири и Дальнего Востока (Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2007; Львовский и др., 2008б; Корб, Большаков, 2011; и др.). На Русской равнине и Урале это вид зарегистрирован только в подзоне южной тундры, однако не может рассматриваться в составе гипоарктического комплекса из-за характера биотопического распределения на западной границе ареала. Здесь он избегает плакорных тундровых местообитаний и в большой численности заселяет пойменные травянистые ивняки в долинах рек, вокруг озер, ложбинах стока, вдоль вездеходных трасс и т.п. В восточноевропейскую лесотундру и тайгу эта чернушка не идет. Здесь ее замещает таксономически и экологически близкая *Erebia euryale*. Пока достоверно выявлена лишь одна зона интерградации чернушек *Erebia jeniseiensis* и *E. euryale* на северо-востоке Малоземельской тундры возле Голодной губы. Таким образом, в общем-то лесная чернушка *E. jeniseiensis* на ЕСВР имеет выраженное интразональное распределение, сходное с распределением других широко лесных видов, проникающих в Гипоарктику, но без зоны экологической оптимума в лесном поясе. Последнее обстоятельство связано с историческими региональными факторами, поэтому вид рациональнее всего рассматривать в составе широко лесной группы.

Суббореальная лесная группа на северо-востоке Русской равнины объединяет 24 лесных и опушечно-лесных видов булавоусых чешуекрылых, зона экологического оптимума которых располагается в зоне смешанных и широколиственных лесов, т.е. за пределами изучаемого региона. Это парусники *Iphiclides podalirius*, *Driopa mnemosyne*, беляночки *Leptidea morsei*, *L. juvernica*, голубянки *Thecla betulae*, *Fixsenia pruni*, нимфалиды *Limenitis populi*, *L. camilla*, *Neptis rivularis*, *N. sappho*, *Apatura ilia*, *A. iris*, *Argynnis paphia*, *Nymphalis polychloros*, *N. vaualbum*, *N. io*, *Melitaea diamina*, *M. athalia*, *Euphydryas ichnea*, сатириды *Pararge aegeria*, *Lasiommata maera*, *Lopinga achine*, *Coenonympha glycerion*, *C. hero*. В уральской горной фауне группу образуют 20 видов: отсутствуют нимфалиды *L. camilla*, *N. sappho*, *Apatura ilia*, *A. iris*, *Nymphalis polychloros*, сатирида *Lopinga achine*, но входит в состав парусник *Parnassius apollo*, краеглазка *Lopinga deidamia*

В отличие от широко лесных видов представители данной группы в таежной зоне распределены очень неравномерно, многие очень фрагментарно или известны по единичным, изолированным местонахождениям. Это вполне объяснимо, так в регионе у них находится зона прерывистого распространения и северное периферическое кружево ареала.

Часть видов группы едва преодолевает границу южной и средней тайги (*Lopinga achine*, *L. deidamia*, *Coenonympha hero*), другие – *Neptis rivularis*, *N. sappho*, *Euphydryas ichnea*, *Lasiommata maera* – фрагментарно распространены в средней тайге. Как уже говорилось, остается неясным статус пребывания в южной и на юге средней тайги переливниц *Apatura ilia*, *A. iris*. В южной и средней тайге у хвостоносца *Iphiclides podalirius*, нимфалид *Nymphalis polychloros*, *N. vaualbum*, *Inachis io*, как правило, встречаются только бабочки-мигранты, однако в череде теплых лет могут формироваться псевдопопуляции. Так, в 2005–2013 гг. на юге Республики Коми (60–62° с.ш.) было выявлено восемь локальных группировок *Iphiclides podalirius* общей численностью около четырехсот особей. Зафиксировано развитие гусениц хвостоносца на черемухе, рябине и на яблонях, растущих в населенных пунктах, а успешной зимовке куколок способствовали череда мягких зим в данный период.

Отметим последнюю находку на границе Приполярного и Полярного Урала многочисленную локальную популяцию шашечницы *Euphydryas ichnea*. В июле 2019 г. в бассейне р. Кожим (Приполярный Урал, крайнесеверотаежная провинция, ЛФ 62) плотность бабочек в пик лета составила 43 экз./га. До этого в регионе были известны лишь единичные особи из четырех среднетаежных локалитетов.

Представители суббореальной лесной группы в настоящее время активно продвигаются на север за счет антропогенной трансформации коренных темнохвойных сообществ

во вторичные мелколиственные и хвойно-мелколиственные леса и увеличения на водоразделах опушечных и кустарниковых местообитаний. Особенно это заметно в равнинной части региона. В этом отношении очень показательна история распространения перламутровки *Argynnis paphia*. До последней четверти 20 в. она встречалась только в подзоне южной тайги, что подтверждается многолетними наблюдениями (Седых, Седых, 1959; Седых, 1974, 1977). К середине 1980-х гг. данный вид достиг широты г. Сыктывкара (~ 61° с.ш.), в 1989 г. его первая группировка была зафиксирована на лесных вырубках в окрестностях г. Ухты (~ 63° с.ш.) на границе средней и северной тайги (Татаринов, Долгин, 1999). В настоящее время это довольно обычный, местами многочисленный вид региональной фауны, распространенный до крайнесеверной тайги включительно. Экспансия вида на север наблюдается также на северо-западе Русской равнины (Болотов, 2004) и на Урале. По нашим последним наблюдениям он уже встречается на Приполярном Урале (бассейн р. Вангыр), а единичные бабочки ранее были зафиксированы на восточном макросклоне Полярного Урала (Горбунов, Ольшванг, 1993). Не исключено, что при сохранении подобной тенденции к расширению ареала, в ближайшие годы перламутровку *Argynnis paphia* надо будет переводить в категорию широко лесных видов.

Интразональный комплекс выглядит, в общем, достаточно однородным, так как входящие в его состав чешуекрылые связаны с интразональными сообществами и поэтому их распространение меньше зависит от зональных границ. В качестве основных критериев при группировке видов нами использовались: 1) протяженность их распространения с юга на север; 2) относительное обилие и встречаемость на широтной трансекте; 3) зависимость распространения от антропогенных условий. Это позволило выделить для равнинной и уральской фауны три группы видов: суббореальную интрастенозональную, температурную интрастенозональную и интраполизональную.

Суббореальная интрастенозональная группа на северо-востоке Русской равнины объединяет 22 вида булавоусых чешуекрылых. Это белянки *Pontia daplidice*, *Colias hyale*, *C. crocea*, *C. myrmidone*, голубянки *Lycaena dispar*, *Cupido alcetas*, *C. argiades*, *Glaucopsyche alexis*, нимфалиды *Fabriciana niobe*, *Issoria lathonia*, *Clossiana dia*, сатириды *Melanargia russiae*, *Coenonympha pamphilus*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperantus*, *Hyponephele lycaon*, толстоголовки *Pyrgus alveus*, *P. malvae*, *P. serratulae*, *Hesperia sylvanus*, *Thymelicus lineola*, *Th. sylvestris*. В северных областях Урала в составе группы отсутствуют желтушки *C. crocea*, *C. myrmidone*, голубянки *Lycaena dispar*, *Cupido argiades*, сенница *Coenonympha pamphilus*, но входит перламутровка *Clossiana selenis*.

К категории интрастенозональных, согласно Ю.И. Чернову (1975), относятся виды, связанные с интразональными сообществами одной или нескольких природных зон. Эко-

логический оптимум суббореальных интрастенозональных булавоусых чешуекрылых на Русской равнине наблюдается в пределах лесостепной полосы, зоны широколиственных и смешанных лесов, в горной стране – на Южном и Среднем Урале. Распределение представителей этой группы в таежной зоне, гораздо отчетливее, чем у суббореальных лесных видов, определяется антропогенным фактором: большинство видов в регионе встречается внутри или вблизи населенных пунктов, в агроценозах, вдоль линейных коммуникаций и т.д. Так, голубянка *Glaucopsyche alexis* впервые была обнаружена в окрестностях Сыктывкара в 1950-х гг. (Седых, 1974), но в последствии на протяжении полувека здесь не регистрировалась (Татаринов, Долгин, 1999a). С 2004 г. многочисленная группировка вида вновь наблюдается в городе. Местами обитания бабочкам служат, в основном, заброшенные и мало используемые ж.-д. пути, густо поросшие донником, клевером и горошками. Значительная прогреваемость на солнце деревянных и металлических конструкций, насыпей из песка и щебня вероятно способствует образованию более теплого и сухого микроклимата (своеобразного суррогата открытых суббореальных местообитаний), а также более мягкие городские условия в зимнее время обеспечивают выживание этой голубянки в средней тайге. К 2018 г. голубянка *Glaucopsyche alexis* достигла подзоны северной тайги (ЛФ 94), где так же строго придерживается антропогенных местообитаний.

Активно осваивают антропогенные местообитания средней тайги червонец *Lycaena dispar*, толстоголовка *Thymelicus sylvestris*, продивнувшиеся за последние десятилетия на десятки и даже сотни км к северу. В последние годы наблюдается быстрое распространение по региону короткохвостки *Cupido argiades*. В 2007 г. она впервые зарегистрирована в северной полосе южной тайги (ЛФ 181), в 2011 г. в значительной численности достигла Сыктывкара, а в 2012 г. была обнаружена уже в 50 км к северу от города. На северо-западе Русской равнины данный вид также активно осваивает местообитания таежной зоны (Клепиков, 2007). Заметим, что близкий вид *Cupido alcetas* локально встречается на территории средней и отчасти северной тайги, пока не обнаружен южнее 61 параллели и не связан с антропогенными местообитаниями.

Температная интрастенозональная группа объединяет, преимущественно, луговых булавоусых чешуекрылых с экологическим оптимумом в пределах широколиственных, подтаежных и таежных лесов. Некоторые встречаются в полосе лесотундры и даже южной тундры, а на юге многие проникают в лесостепную полосу и степную зону. Таким образом, их территориальное размещение в регионе очень сходно с широко лесными видами с тем исключением, что они приурочены к интразональным стадиям. На северо-востоке Русской равнины и в северных областях Урала в состав группы входит 18 видов: белянки *Pieris brassicae*, *P. rapae*, голубянки *Lycaena helle*, *L. phlaeas*, *L. virgaureae*, *L. hip-*

pothoe, *Cupido minimus*, *Plebeius argus*, *P. idas*, *Aricia artaxerxes*, *A. eumedon*, *Polyommatus amandus*, *P. icarus*, *P. semiargus*, нимфалиды *Fabriciana adippe*, *Speyeria aglaja*, *Nymphalis urticae*, толстоголовка *Hesperia comma*.

Распределение голубянок *Lycaena phlaeas* и *Cupido minimus* на северо-востоке Европы обычно указывается как сплошное, в действительности же в таежной зоне Русской равнины известны лишь единичные местонахождения этих видов, на Урале они встречаются значительно чаще, а самые крупные популяционные группировки зарегистрированы на Полярном Урале.

У многих представителей температурной интрастенозональной группы в настоящее время также наблюдается быстрое расширение ареалов на север. Обычайший вид таежной зоны голубянка *Polyommatus semiargus* за два последних десятилетия значительно расширил свою представленность в полосе лесотундры и южной тундре. Так, например, на ст. Сейда (Полярное Приуралье, северная лесотундра, ЛФ 42) единичные особи этой голубянки впервые нами были отмечены в 1993 г. К 2007 г. здесь сформировалась многочисленная локальная популяция, местами обитания которой являются рудеральные разнотравные ассоциации вдоль ж.-д. путей. Плотность вида в пик лёта имаго на отдельных участках достигала 10 экз./м², в 2013 г. – 8 экз./м². В 2008 г. этот вид обнаружен в городской черте Воркуты, а по долине р. Печоры в настоящее время он в большой численности проник до Нарьян-Мара, в 2012 г. численность вида в черте города составила 9 экз./м².

Зону экологического оптимума **интраполизональных** чешуекрылых выделить весьма трудно. Они, как правило, без сильных колебаний численности встречаются на широтном градиенте от полупустынь и степей до лесотундры и южной тундры. В состав интраполизональной группы на данном этапе исследований мы склонны включать четыре вида региональной фауны: хвостоносца *Papilio machaon*, белянку *Pieris napi*, нимфалид *Vanessa atalanta*, *V. cardui*.

5.3. Зональные фауны

Зональные категории фаун очень широко употребляются в эколого-географических исследованиях животного мира, хотя границы фаунистических комплексов и ареалов отдельных видов далеко не всегда совпадают с установленными природно-зональными рубежами. Прежде всего, зональные фауны удобны для представления и восприятия обобщенной информации о составе, количественном соотношении видов, наборе географических и ландшафтно-биотопических элементов изучаемой группы животных в рамках известного и очерченного природно-территориального комплекса. Поэтому нам кажется,

будет полезным в данной главе представить своего рода «геотаксономический портрет» фауны Papilionoidea каждой из подзон и полос растительности изучаемого региона.

Арктическая тундра. Как уже говорилось, подзона арктических тундр на ЕСВР выражена только на о. Южном Новой Земли и в северной части о. Вайгач. Состав и особенности ландшафтно-биотопического распределения булавоусых чешуекрылых этой подзоны растительности изучены слабо, однако нет никакого сомнения, что для нее характерен крайне обедненный вариант фауны. По имеющимся литературным сведениям (Rebel, 1923; Кузнецов, 1925, 1938; Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Gorbunov, 2001; Плющ и др., 2005; Львовский, Моргун, 2007; Kulberg et al., 2019) и материалам научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН в арктических тундрах Новой Земли и Вайгача встречается десять видов из трех семейств (табл. 16). Еще один вид – белянка *Aporia crataegi* на север о. Вайгач проник в период массового размножения 2012–2014 гг., когда бабочки-мигранты были обычны по всей тундровой зоне до побережья Баренцева и Карского морей. Как уже говорилось, нет ясности с распространением на Новой Земле желтушек *Colias nastes* и *C. tyche*. На данном этапе исследований указываем оба вида. Перламутровка *Clossiana frigga* для арктических тундр Новой Земли приводится по данным И.В. Кожанчикова (Плющ и др., 2005), но, возможно, это указание относится к виду *Clossiana improba*, который одно время рассматривался как подвид первого.

Для арктических тундр региона характерна очень слабая представленность сатирид, занимающих лидирующие позиции в таксономической структуре гипоарктической фауны Papilionoidea. На Новой Земле (Белушья Губа) отмечены чернушки *Erebia fasciata*, *E. disa* (Львовский, Моргун, 2007; Kullberg et al., 2019). Вероятно, первый вид встречается и на о.

Таблица 16 – Видовой состав булавоусых чешуекрылых арктических тундр арх. Новой Земли и о. Вайгач

Название семейства, вида	Новая Земля	Вайгач
Pieridae		
<i>Aporia crataegi</i> (L.)		+
<i>Colias nastes</i> (Bsd.)	+	
<i>C. tyche</i> (Böb.)	+	
Nymphalidae		
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)		+
<i>Clossiana chariclea</i> (Schn.)	+	+
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	+	
<i>C. improba</i> (Butl.)	+	+
<i>C. polaris</i> (Bsd.)	+	+
Satyridae		
<i>Erebia disa</i> (Thnb.)	+	+
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	+	
<i>E. rossii</i> (Curt.)		+

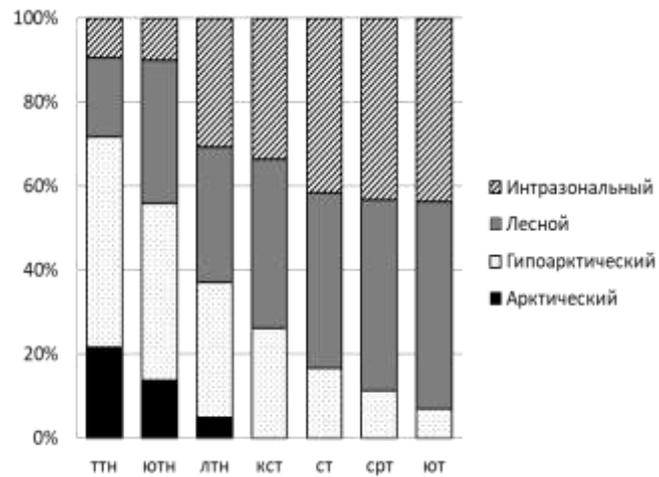
Вайгач, где найден второй, а также чернушка *Erebia rossii* (колл. А.А. Колесникова). Возможно здесь же встречается и гемиарктическая желтушка *Colias hecla*.

Типичная тундра. К 2019 г. в типичной тундре Печорской провинции было 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. Как известно, в каждой из подзон тундры существует весьма четко очерченная группа характерных для нее видов растений и животных (Чернов, Матвеева, 1986). Это свойственно и булавоусым чешуекрылым. Подобными «портретными» видами подзоны типичных тундр ЕСВР являются арктические перламутровки *Clossiana chariclea* и *C. improba*, доминирующие по обилию в большинстве зональных местообитаний. В состав доминирующих видов в большинстве исследованных локалитетов подзоны входят также перламутровка *Boloria alaskensis* и чернушки *Erebia fasciata*, *E. rossii* (табл. 17). На фоне обедненного видового состава представители гипоарктического комплекса в типичной тундре являются заметным элементом лепидоптерофауны, хотя их популяционные группировки здесь относительно немногочисленные (рис. 29). В зональных местообитаниях встречаются перламутровки *Clossiana freija* и *C. frigga*, желтушка *Colias palaeno*, чернушка *Erebia disa*. В южной полосе типичных тундр Югорского п-ова зарегистрированы перламутровка *Clossiana eunomia*, сатириды *Oeneis bore*, *O. patrushevae*. К сожалению, пока очень мало собрано информации о структуре интразональных топических группировок Papilionoidea типичной тундры. В пойменных ивняках южной окраины Пай-Хоя (бассейн р. Сибирчатояха) обнаружены немногочисленные голубянка *Plebeius optilete*, перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana selene*, сенница *Coenonympha tullia*. Соотношение арктических (в широком смысле) и лесных и интразональных групп на Пай-Хое по имеющимся данным почти 3 : 1 (табл. 18) и можно не сомневаться в том, что оно не сильно изменится в дальнейшем. В южной полосе типичных тундр (ЛФ 10) видовое богатство булавоусых чешуекрылых по сравнению с Пай-Хоем (ЛФ 4) увеличивается почти в 1,5 раза, однако это происходит исключительно за счет представителей гипоарктического комплекса, а разрыв между широко арктическими и лесными и интразональными уже шестикратный. Относительно небольшое число высокоактивных видов (рис. 30), определяющих структуру и устойчивость топических группировок, свидетельствует о слабой сформированности и в какой-то мере «случайности» ЛФ булавоусых чешуекрылых

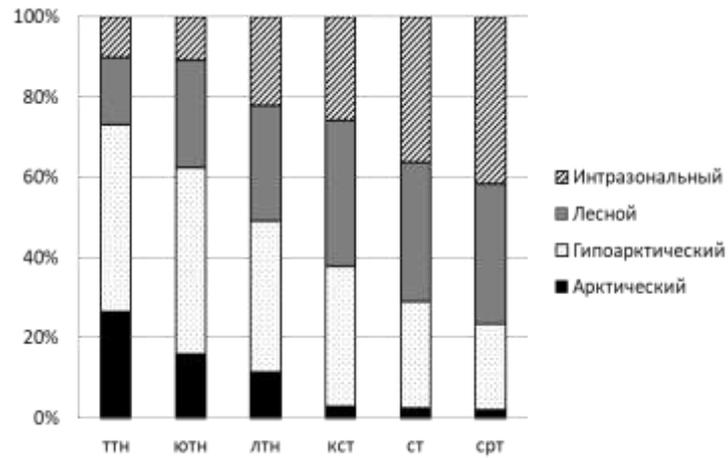
Таблица 17 – Таксономический «портрет» зональных фаун булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

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

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

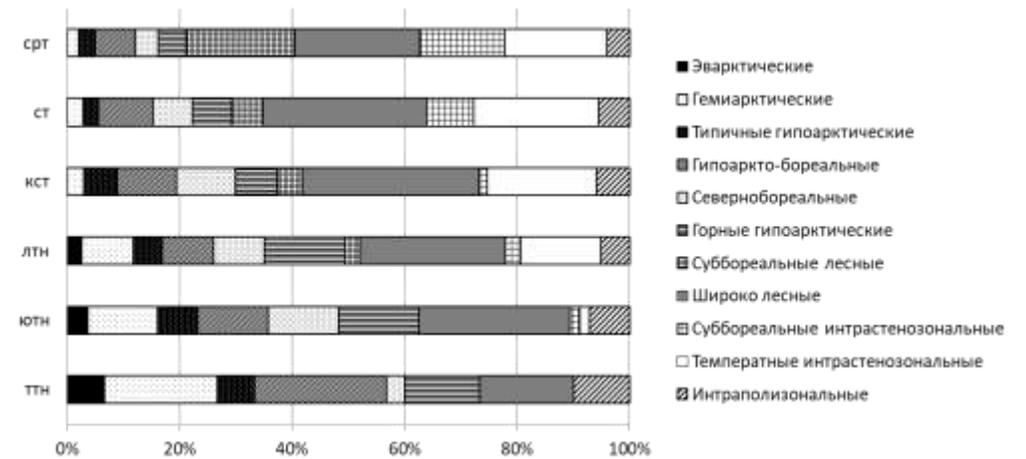
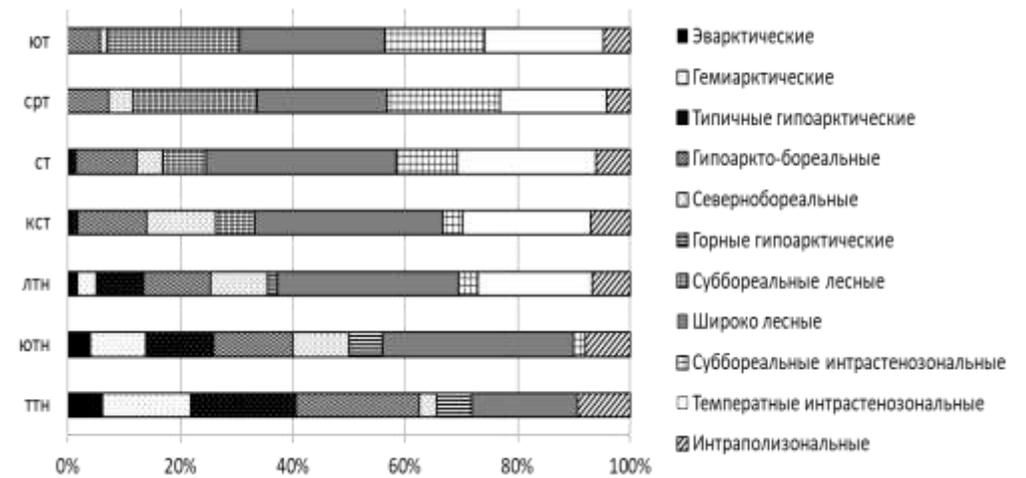


А.



Б.

Рисунок 29 – Удельный вес ландшафтно-зональных комплексов и групп в зональных фаунах булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины (А) и северных областей Урала (Б).



в подзоне типичных тундр. Об этом же свидетельствует и заметные различия в видовом наполнении и таксономической структуре исследованных ЛФ и в целом всей подзоны, о чем говорилось в разд. 4.1. Безусловно, главной причиной этого являются суровые климатические условия и в меньшей степени региональные исторические факторы. Негативными особенностями фауны булавоусых чешуекрылых восточноевропейской типичной тундры по аналогии с понятием «негативные особенности флоры» (Юрцев и др., 1978) можно назвать отсутствие дифференциальных видов, в том числе в фаунах Печорской провинции и Пай-Хойской области. Хотя это заключение провизорное по причине слабой изученности данной территории.

Южная тундра. 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. 31). Появляются новые таксоны на уровне семейств (*Nesperiidae*) и родов (*Anthocharis*, *Lycaena*, *Polyommatus*, *Euphydryas*, *Issoria* и др.), усиливается удельный вес родов *Clossiana*, *Erebia*, *Oeneis*.

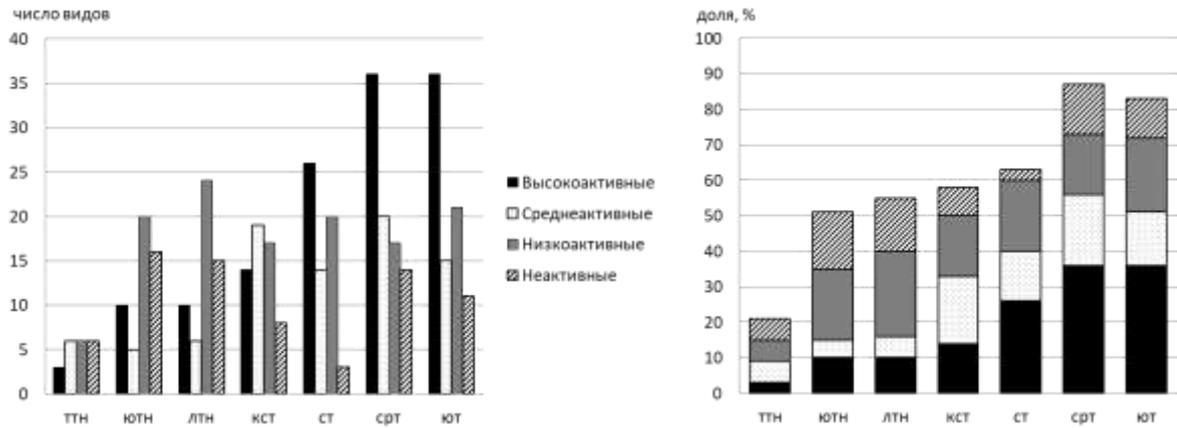
Эмблемными видами *Papilionoidea* рассматриваемой подзоны растительности являются представители гипоарктического ландшафтно-зонального комплекса: желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*, сатириды *Erebia disa*, *Oeneis bore* и *Oe. norna*. Весьма заметным элементом зональных сообществ южной тундры остаются гемиаркты, на их долю приходится около 10 % состава фауны. Например, среди сосудистых растений они наравне с гипоарктическими видами занимают господствующее положение в растительном покрове (Чернов, Матвеева, 1986). В восточноевропейской кустарниковой тундре гемиарктическая группа булавоусых чешуекрылых представлена в полном составе, однако в число фоновых видов входят лишь чернушки *Erebia fasciata* и *E. rossii*.

Характерной чертой подзоны южных тундр является большой удельный вес в составе ее биоты не арктических элементов (Кириченко, 1960; Чернов, 1978; Ольшванг, 1980; Еськов, 1986; Чернов, Матвеева, 1986). Например, во флоре восточной части Большеземельской тундры доля бореальных видов составляет 30–40 % (Ребристая, 1977). Доля интразональных и лесных *Papilionoidea* колеблется от 38 % в южной тундре Заполярного Урала ЛФ до 44 % на Русской равнине. В ЛФ, особенно вблизи городов и крупных речных артерий, на долю интразональных и лесных чешуекрылых может приходиться более половины видового состава. Все они тесно связаны с разнотравными ивняками, пойменными луговинами и экстразональными лесными редколесьями и рединами, плакорные тундровые сообщества почти не заселяют. Некоторые виды характеризуются высокой численно

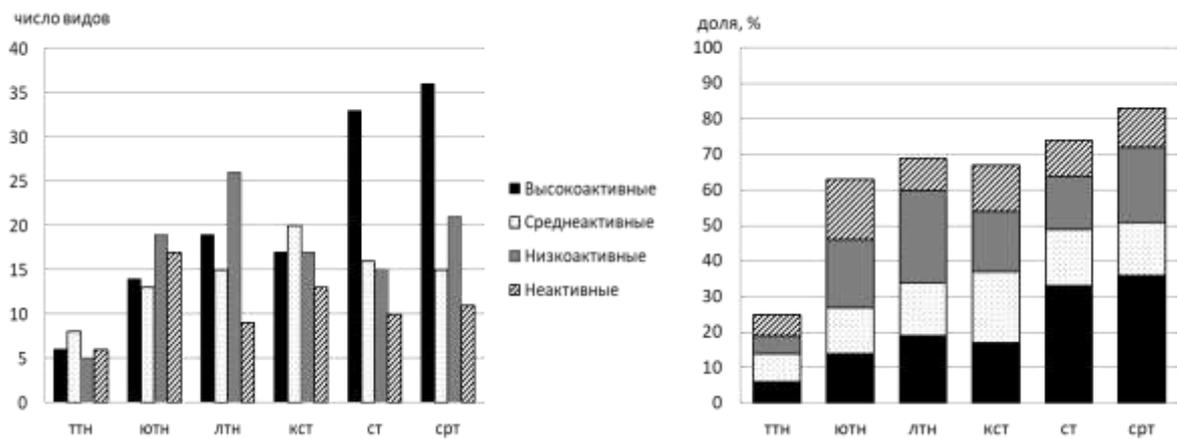
Таблица 18 – Распределение видов по ландшафтно-зональным комплексам в локальных фаунах булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

Подзона растительности, ЛФ	Число и соотношение видов в ландшафтно-зональных комплексах				
	А	Г	Л	И	$\frac{А+Г}{Л+И}$
Типичная тундра					
Малая Падея	7	4	1	3	2,75
Ховраты	7	11	1	2	6
Южная тундра					
Голодная Губа	4	10	10	9	0,73
Нарьян-Мар	3	13	12	11	0,69
Шапкина-1	2	14	10	10	0,80
Падимейты	3	12	7	6	1,15
Хальмер-Ю	7	16	11	8	1,21
Верхняя Кара	8	20	9	9	1,56
Хребтовый	5	22	10	7	1,59
Воркута	5	16	13	10	0,91
Лесотундра					
Харьягинский	2	16	10	11	0,86
Сейда	2	17	14	12	0,73
Красный Камень	6	28	22	14	0,94
Пагаты	3	21	17	16	0,73
Крайнесеверная тайга					
Усть-Цильма	–	14	20	22	0,33
Усинск	–	11	18	11	0,38
Малды-Нырды	1	23	17	11	0,86
Ломесьвож	1	17	17	12	0,62
Северная тайга					
Печора	–	9	19	19	0,24
Белая Кедва	–	9	23	17	0,23
Паток	1	17	22	18	0,45
Верхний Щугер	–	15	21	20	0,37
Средняя тайга					
Ухта	–	11	33	32	0,17
Кослан	–	9	28	26	0,17
Троицко-Печорск	–	10	33	29	0,16
Яны-Пупу-Ньер	1	18	29	24	0,36
Гаревка	–	9	30	26	0,16
Биостанция	–	8	29	33	0,13
Сыктывкар	–	8	35	40	0,11
Шугрэм	–	5	29	27	0,09
Обьячево	–	4	33	34	0,06
Южная тайга					
Кобра	–	5	30	34	0,08
Летка	–	3	34	37	0,04

Ландшафтно-зональные комплексы: А – арктический, Г – гипоарктический, Л – лесной, И – интразональный.



А.

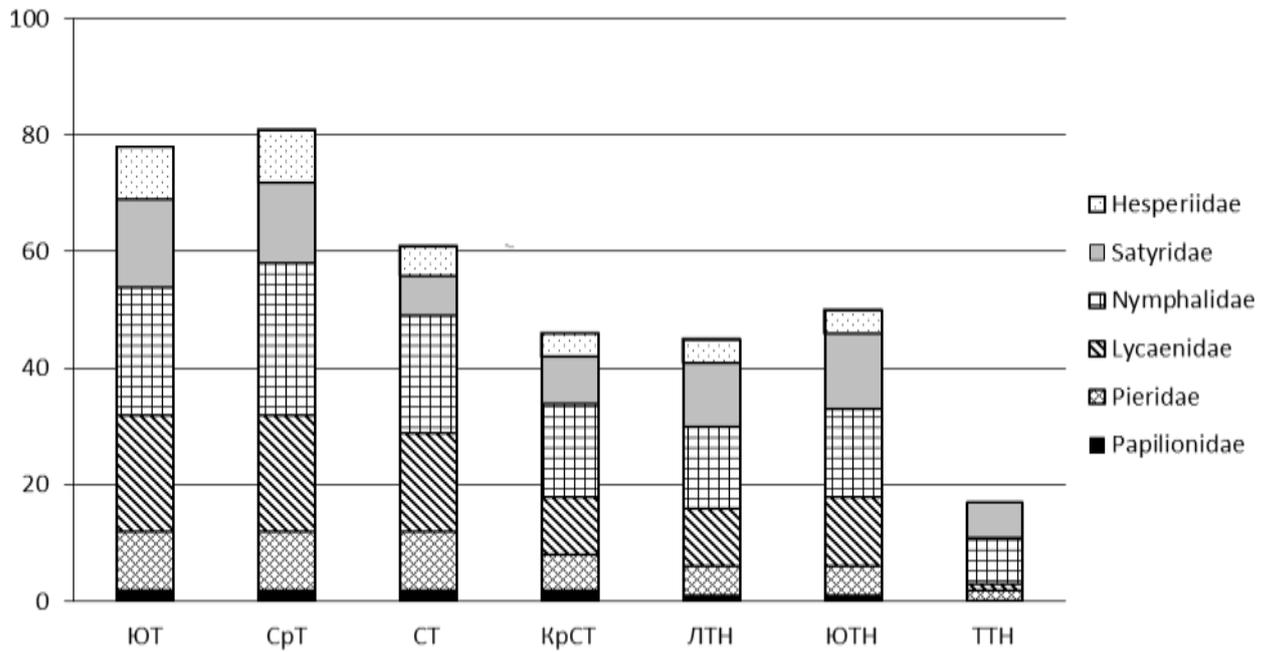


Б.

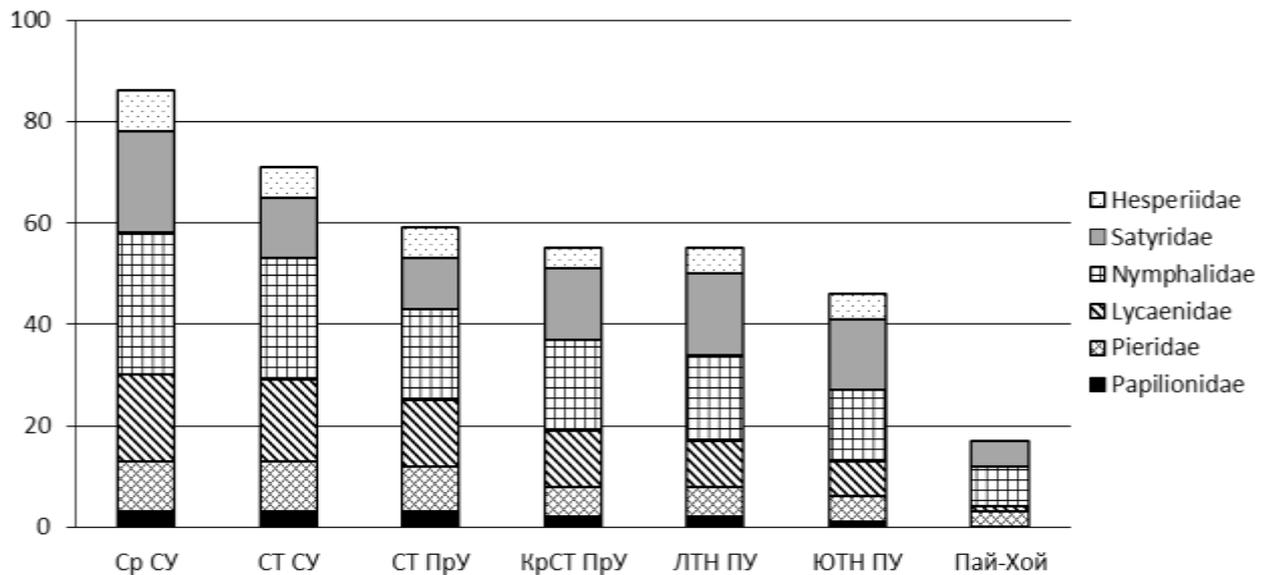
Рисунок 30 – Участие видов с разной региональной активностью в подзональных выделах северо-востока Русской равнины (А) и северных областей Урала (Б).

стью. Например, перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana selene*, чернушка *Erebia jeniseiensis* в ряде локалитетов Большеземельской тундры и Полярного Урала по относительному обилию не уступают гипоарктическим видам (Татаринов, Кулакова, 2005, 2007а,б, 2010а).

Как отмечают исследователи (Чернов, Матвеева, 1986), особенности видового состава сообществ южных тундр в разных секторах во многом определяются лесами, с которыми они граничат. На ЕСВР это еловые формации с богатым набором лесных видов, что обуславливает большую долю бореальных элементов в составе южнотундровой биоты. Однако в отношении булавоусых чешуекрылых, крайне слабо заселяющих темнохвойные лесные сообщества, данная зависимость не столь очевидна. На наш взгляд, здесь гораздо значительнее роль гидрографического фактора. Этот вопрос обсуждался в разделе 4.2. Меридионально направленная р. Печора и ее крупнейшие притоки, берущие свое начало в тундровой зоне (реки Шапкина, Лая, Уса и впадающие в нее Воркута, Сейда, Б. Роговая, Адзья, Колва), а на Полярном Урале и в Приуралье еще реки Кара, Сибирчатояха и Силловаяха с притоками, формируют развитую сеть пойменных местообитаний, благодаря



А.



Б.

Рисунок 31 – Изменение таксономического состава булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте северо-востока Русской равнины (А) и северных областей Урала (Б). На оси ординат обозначено количество видов, на оси абсцисс: 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.

которым в восточноевропейской южной тундре поддерживается относительно высокий уровень видового богатства интразональных и лесных булавоусых чешуекрылых.

Нет сомнения в том, что большое разнообразие не арктических видов булавоусых чешуекрылых в южной тундре ЕСВР во многом определено региональными историческими факторами и, в частности, связано с голоценовыми термическими оптимумами, когда лесные сообщества продвигались до побережья Баренцева и Печорского морей. В периоды похолоданий представители температурной лепидоптерофауны выживали в пойменных местообитаниях и островных редколесьях. Последующие потепления облегчали закрепление, способствовали развитию их популяций. Подобный сценарий предлагается для элементов бореальной флоры (Тихомиров, 1941; Морозов, Кулиев, 1989) и может адекватно объяснить наличие в восточноевропейской южной тундре достаточно многочисленных локальных популяций и метапопуляций лесных и температурных голубянок *Lycaena phlaeas*, *L. helle*, *L. hippothoe*, *Celastrina argiolus*, *Cupido minimus*, *Plebeius idas*, перламутровок *Clossiana selene*, *C. thore*, чернушек *Erebia euryale*, *E. jeniseiensis*, толстоголовок *Carterocephalus palaemon*, *C. silvicolus*, *Hesperia comma*. Их освоение территории современных Малоземельской, Большеземельской тундр, Заполярного и Полярного Урала произошло в позднем голоцене. Большую роль в «консервации» популяций названных видов в условиях восточноевропейского Заполярья сыграл обсуждавшийся выше фактор расположения гидрографической сети. По речным коридорам осуществлялась и сохраняется связь гипоарктических и бореальных популяционных группировок, хотя у некоторых видов в южной тундре в настоящее время сохранились лишь малочисленные популяционные изоляты (экскавы).

В настоящее время большую роль в активном освоении интразональными и лесными видами южнотундровой подзоны ЕСВР играет антропогенный фактор. По квазиприродным коридорам, соединяющим подзоны растительности в местах прохождения железных дорог, автомобильных трасс, ЛЭП, нефте-, газопроводов бабочки активно распространяются по региону, главным образом в северном направлении. Эта тема уже затрагивалась в разделе 4.2.

Выше перечисленные факторы обуславливают то, что в южнотундровой фауне Papilionoidea, несмотря на выраженное структурное ядро из видов с высокой и средней активностью, достаточно большой процент низко- и неактивных чешуекрылых. Новейшие вселенцы, как правило, осваивают новые территории достаточно длительный период и встречаются локально и в низкой численности.

Провинциальные различия южнотундровой фауны булавоусых чешуекрылых на ЕСВР выражены весьма отчетливо. Дифференциальными видами южной тундры Полярного Урала являются представители горного ландшафтно-зонального комплекса с дизъюнктивным распространением на севере Азии: сатириды *Erebia dabanensis*, *E. callias*, *E.*

kefersteini, *Oeneis ammon*, *Oe. melissa*, *Oe. polixenes*, перламутровка *Clossiana tritonia*, а также желтушка *Colias tyche* и европейская аркто-альпийская толстоголовка *Pyrgus andromedae*. О долготных отличиях южной тундры Печорской и Канинско-Тиманской провинций пока говорить не приходится по причине слабой изученности лепидоптерофауны. В широтном аспекте дифференциальным видом восточноевропейской южной тундры можно считать чернушку *Erebia jenseiensis*.

Лесотундра является переходной полосой между тундровой и таежной зонами растительности, а ее своеобразие заключается в согосподстве бореальных и гипоарктических элементов биоты (Чернов, 1978). У булавоусых чешуекрылых здесь практически отсутствуют эваркты (очень незначительно и локально по высокогорным тундрам в лесотундровую провинцию Полярного Урала проникает перламутровка *Clossiana polaris*), из гемарктвов в относительно невысокой численности, чаще на Урале и в Приуралье, встречаются чернушки *Erebia rossii* и *E. fasciata*, в последние годы появились сведения о единичных находениях на Приполярном Урале желтушки *Colias hecla*. Доминирующая роль переходит к гипоаркто-бореальным и северобореальным видам. Фоновыми повсеместно являются желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*, *Boloria aquilonaris*, сатириды *Erebia disa*, *E. embla*, *Oeneis jutta*, *Coenonympha tullia*. Именно они образуют ценозообразующее ядро из регионально высокоактивных видов данной полосы растительности. В локалитетах Полярного Урала и Приуралья заметно выше численность и встречаемость северобореальной чернушки *E. discoidalis* и типичных гипоарктических сатирид *Oeneis bore*, *Oe. norna*, *Oe. patrushevae*, в топических группировках они прочно удерживают позиции субдоминантов первого уровня. Перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana angarensis* здесь заселяют не только интразональные местообитания, но и плакорные сообщества. Удельный вес гипоарктвов в лесотундровой фауне булавоусых чешуекрылых достигает 30 % на равнине и 38 % на Урале. В уральских фаунах позиции комплекса усиливаются за счет горной группы, которая на Полярном Урале представлена в полном составе.

Лесной комплекс булавоусых чешуекрылых в лесотундровой фауне представлен широко лесными видами. На Русской равнине он остается на одном уровне с южной тундрой, составляя около 30 %, а на Урале лишь незначительно увеличивается – 26 % против 23 %. Это вполне объяснимо, т.к. виды лесного комплекса связаны, в основном, с опушечными местообитаниями, которые практически отсутствуют в лесотундре. Здесь как и в южной тундре приемлемые условия обитания пойменных травянистых ивняках находят лишь некоторые виды (*Anthocharis cardamines*, *Callophrys rubi*, *Clossiana selene*, *Erebia euryale* и др.), трофически связанные с эвритоными травами и кустарничками. В то же время

налицо резкое увеличение в лесотундровой полосе числа интразональных видов. На Русской равнине их удельный вес увеличивается с 10 % в южной тундре до 39 %, а на Урале с 11 до 22 %. Подавляющее их большинство являются низкоактивными и неактивными, т.к. здесь у них проходит северная граница распространения. С другой стороны здесь проходит южная граница распространения большинства типичных гипоарктов, многие из которых также значительно снижают свою активность в сравнении с южной тундрой. Видов, которые были бы ограничены в своем распространении только лесотундровой полосой, среди булавоусых чешуекрылых нет. Тем не менее, смешение в местных ЛФ видов с тундровой и температурной преференцией обеспечивает относительно высокий общий уровень богатства Papilionoidea (59 видов на равнине и 77 видов на Урале) и формирует экотонный характер лесотундровой полосы ЕСВР.

Выявленные долготные отличия в видовом составе региональной лесотундровой фауны булавоусых чешуекрылых те же, что и на территории южной тундры. Число видов в приуральских и уральских фаунах незначительно, в среднем на пять-шесть видов по отдельным локалитетам, возрастает за счет более глубоко проникновения на юг по горным хребтам гемиарктов, типичных и горных гипоарктических видов, а также представителей урало-трансзиастких и урало-американских ареальных групп (например, сатриды *Oeneis magna*, голубянки *Polyommatus eros taimyrensis*).

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. Объяснение этому следующее. Крайнесеверная тайга рассматривается как южная периферия Гипоарктики. На равнине здесь практически отсутствуют типичные гипоаркты. На Урале благодаря горно-тундрового поясу, вклинивающемуся в таежную зону, они вместе с представителями горной гипоарктической группы еще сохраняют некоторый вес в ландшафтно-зональной структуре фауны – в совокупности на них приходится около 13 % видового состава. Однако региональная активность их низкая. Повсеместно высокоактивны гипоаркто-бореальные и севернобореальные виды, которые и являются структурную основу крайнесеверотаежной фауны Papilionoidea. Этому способствует относительно слабая сомкнутость древесного яруса, состав мохово-кустарничкового и травяного покрова на плакорах, сходные с лесотундровой полосой. Кроме того, на водоразделах незначительно возрастает представленность широко лесных видов, которые, правда, в состав фоновых в топических группировках еще не входят. Они большей частью имеют интразональное распределение, заселяя пойменные и разного рода антропогенные местообитания, в которых также весьма заметны температурные интрастено-

зональные и интраполизональные виды. Таким образом, крайнесеверотаежная фауна булавоусых чешуекрылых еще во многом сохраняет гипоарктические черты: представители гипоарктического комплекса доминируют по численности в зональных сообществах и на фоне обедненного видового состава имеют достаточно высокий удельный вес – более четверти видов на равнине и более трети на Урале.

В южном направлении представленность гипоарктического комплекса в лепидоптерофауне ожидаемо продолжает снижаться. Их распределение постепенно приобретает интразональные черты: основными местообитаниями большинства видов здесь становятся сфагновые болота и сопутствующие им редколесья. На лесных плакорных участках в значительном количестве еще можно встретить желтушку *Colias palaeno* и чернушку *Erebia embla*, однако доминирование переходит к широко лесным видам – чернушкам *Erebia ligea*, *E. euryale*, нимфалиде *Nymphalis antiopa*. В территориальном размещении булавоусых чешуекрылых в северной тайге заметно возрастает значение луговых пойменных местообитаний, где доминируют температурные интразональные виды. На северотаежных лугах в общей сложности сосредоточено уже около 40 % видового разнообразия надсемейства. Таким образом, фауна Papilionoidea становится все более интразональной. Значительное число высокоактивных лесных и интразональных видов свидетельствует о сформированной и устойчивой структуре топических группировок в ЛФ.

В качестве одной из основных особенностей фаун булавоусых чешуекрылых подзон крайнесеверной и северной тайги надо указать на появление в их ландшафтно-зональной структуре суббореальных элементов. У части видов здесь находится зона прерывистого распространения и периодического вымирания в периферическом кружеве ареала. Такими являются суббореальные лесные парусник *Driopa mnemosyne*, беляночка *Leptidea morsei*, шашечницы *Melitaea athalia*, *M. diamina*, *Euphydryas ichnea*, интрастенозональные толстоголовки *Pyrgus malvae*, *Thymelicus lineola*. Ряд видов проник на север по антропогенным местообитаниям и квазиприродным территориальным коридорам в период проведения исследований по теме диссертации. Жилые и временные популяционные группировки в последние 30 лет в северной и крайнесеверной тайге, преимущественно вблизи населенных пунктов и крупных транспортных и хозяйственных магистралей сформировались у нимфалид *Limenitis populi*, *Argynnis paphia*, толстоголовки *Hesperia sylvanus*. Спорадичные находки на севере таежной зоны голубянки *Cupido alcetas*, пеструшки *Neptis rivularis*, толстоголовки *Pyrgus alveus* дают основание предполагать их остаточный, или следовой характер размещения со времен последних климатических оптимумов голоцена. Наконец, белянки *Pontia daplidice*, *Colias hyale*, перламутровка *Issoria lathonia* совершают

сюда регулярные залеты в летний период. Эти виды в основном низкоактивны или отмечены единичными экз.

Фауна булавоусых чешуекрылых в **подзоне средней тайги** 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. Лишь представители широко лесной и отчасти суббореальной лесной групп находят на плакорах подходящие для обитания условия, однако специфичными представителями зональных темнохвойных сообществ они не являются. Ядро ландшафтно-зональной структуры образуют высокоактивные представители широко лесной и температурной интратенезональной 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 настоящее время на среднетаежных водоразделах наблюдается интенсивное расширение местообитаний булавоусых чешуекрылых за счет антропогенного фактора: масштабных лесозаготовок в коренных темнохвойных массивах, строительства транспортных и хозяйственных коммуникаций, в меньшей степени за счет сельхозугодий. В первую очередь это усиливает позиции суббореальных видов, многие из которых заметно увеличили свою активность в последние десятилетия.

Распределение в подзоне средней тайги таких видов как парусник *Driopa mnemosyne*, голубянки *Thecla betulae*, *Fixsenia pruni*, *Lycaena phlaeas*, *Cupido alcetas*, *C. minimus*, нимфалиды *Neptis rivularis*, *N. sappho*, *Clossiana thore* носит фрагментарный, можно сказать осколочный характер. Можно предположить, что их локальные популяции здесь являются остаточными элементами неморальной фауны термического максимума в среднюю фазу суббореального периода голоцена 4 300 – 3 200 л.н. Обращает на себя внимание тот факт, что перечисленные чешуекрылые чаще встречаются на Урале, а на северо-востоке Русской равнины приурочены к районам с возвышенным рельефом (Тиманский кряж, Северные Увалы, Жежим-Парма, Очпарма, Немская возвышенность и др.), где много скалистых речных берегов, обрывов, выходов известняков и коренных пород. Связь реликтовых элементов с подобными местообитаниями широко известна среди растений и животных (Литвинов, 1902; Лопатин, 1953; Чернов, 1975; Кулиев, 1980, Морозов, Кулиев, 1989). По булавоусым чешуекрылым эта тема обсуждалась, например, для карстовых форм рельефа Беломоро-Кулойского плато (Болотов, 2004).

В подзоне **южной тайги** состав и видовое богатство булавоусых чешуекрылых в сравнении с подзоной средней тайги не претерпевают революционных изменений. В ландшафтно-зональной структуре южнотаежной фауны закономерно возрастает доля суббореальных элементов. У 35 из 85 зарегистрированных в южнотаежной провинции Северных Увалов видов, зона экологического оптимума находится южнее изучаемого региона. Гипоарктический элемент здесь представлен очень слабо по числу видов (около 7 % состава), а в количественном выражении в населении природных сообществах вообще ничтожен.

В настоящее время в южной тайге наблюдается самая интенсивная в бореальном подпоясе антропогенная трансформация коренных хвойных сообществ и, соответственно, самое значительное перераспределение пригодных для обитания *Papilionoidea* водораздельных территорий. Суходольное залужение вырубленных лесных массивов, увеличение площадей агроценозов и различного квазиприродных станций используется интразональными видами для их расширения спектра своих местообитаний. Одновременно осушение и инсуляризация болотных массивов практически полностью лишают места в ландшафтно-зональной структуре и без того слабый гипоарктический элемент фауны. По этим причинам фауна *Papilionoidea* южной тайги ЕСВР гораздо динамичнее других зональных фаун, заметные изменения в ландшафтно-биотопическом распределении видов наблюдаются на более коротких временных отрезках. Интенсивный миграционный поток видов с южного направления в настоящее время усиливает значение южной тайги как экотонной зоны между бореальной и суббореальной фаунами булавоусых чешуекрылых.

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 булавоусых чешуекрылых оказывают горные условия: пестрота ландшафтов и биотопов обуславливает более высокие показатели таксономического разнообразия. Подсчитано, что в горах фауна и флора в 2–5 раз богаче видами, чем на прилегающих равнинах (Мильков, 1986). Данное явление прямо связано с изменением растительно-климатических условий вдоль гипсометрического профиля. Считается, что вертикальные пояса в горах являются производными природных зон на равнинах. С увеличением высоты уменьшается плотность воздуха, содержание в нем пыли, углекислого газа, водяных паров, возрастает интенсивность солнечной радиации, увеличивается длинноволновое (тепловое) излучение. Это вызывает общее снижение температуры с высотой и ее резкие перепады. Вертикальный градиент падения температуры в нижних четырех километрах

тропосферы составляет 0,5 °С на 100 м подъема, что равнозначно перемещению на равнине на 500–600 км в северном направлении (Мильков, 1986; Физическая география..., 1988). Можно вполне обоснованно говорить о том, что распределение видов животных и растений вдоль гипсометрического профиля во многом напоминает их распределение по природным зонам на равнине. Данная особенность выражена достаточно четко для всех энтомофаун горных ландшафтов гольцового типа и большинства альпийских (Куренцов, 1967, 1974; Малков, Малков, 1996; Мартыненко, 2004; Бондаренко, 2005; Бондаренко и др., 1998, 1999; и др.).

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. Как уже говорилось в разделе 1.1, на Урале в пределах изучаемого региона выражены четыре пояса растительности: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый, холодных гольцовых пустынь, или гольцовый. Относительно небольшая высота Уральских гор способствует проникновению видов сквозь пояса в несвойственные для них местообитания и ландшафты и тем самым достаточно сильно искажает картину ландшафтно-зонального распределения видов, наблюдаемую на равнине. По этому поводу В.Ю. Фридолин (1935, с. 250) писал: «Сложная мозаика зональных и интразональных биотопов на Урале, как и во всякой горной стране, ведет к тому, что жизнь животных <...> является лишь в небольших пределах совершенно обособленной по поясам, <...> в значительной же степени сообщества отдельных поясов связываются друг с другом в одно целое жизненной деятельностью наиболее подвижных животных. <...> Это необходимо иметь в виду при характеристике животнорастиельных сообществ Урала».

Структура вертикальной зональности, состав флоры и фауны альтибиомов (понятие по: Матис, 1986) зависят от положения гор в географическом секторе, природной зоне, от их высоты и древности. Поэтому на изменение видового разнообразия булавоусых чешуекрылых вдоль гипсометрического профиля в каждом районе Урала большое влияние оказывают местные условия: мезоклимат и в первую очередь теплообеспеченность, интенсивность увлажнения, в определенной степени роза ветров, а также крутизна и экспозиция склонов, характер растительного покрова, наличие и направление водотоков и другие факторы.

В разное время нами были прослежены изменения с увеличением высоты над ур. м. состава и уровня видового разнообразия булавоусых чешуекрылых на склонах трех горных хребтов Полярного, Приполярного и Северного Урала.

На восточном макросклоне Полярного Урала в долине р. Сось (ЛФ 44) достаточно четко выражен горно-лесной пояс, у подножия многих горных хребтов сформированный смешанными насаждениями из ели, березы и лиственницы. Выше 200 м над ур. м. лиственница становится доминирующей породой, она также образует подгольцовые редколесья, которые с набором высоты постепенно переходят в горно-тундровый пояс. Мы проводили наблюдения за изменением видового состава булавоусых чешуекрылых вдоль гипсометрического профиля на горе Сланцевой, расположенного на левобережье Соби и примыкающей к юго-восточным отрогам горного массива Яркеу. Исследования велись в течение восьми полевых сезонов, но здесь будут представлены результаты, полученные в благоприятных погодных условиях 1994 и 2018 гг. (табл. 19). В горно-лесном поясе встречается около 35 видов, среди которых доминируют по численности гипоаркто-бореальные желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, *Clossiana eunomia*, а также интраполизональная белянка *Pieris napi*. Все перечисленные виды имеют на Полярном Урале высокую ландшафтную и региональную активность. Весьма заметными элементами местных топических группировок также являются чернушки *Erebia euryale*, *E. embla*, перламутровки *Clossiana thore*, *C. freija*. На лесной части профиля бабочки концентрируются в основном вдоль ручьев и старых вездеходных дорог, где меньше сомкнутость крон деревьев и хорошо развит травянистый покров. С увеличением высоты число видов постепенно, но незначительно уменьшается. В подгольцовых моховых лиственничных редколесьях зарегистрировано 28 видов булавоусых чешуекрылых. Сюда уже практически не поднимались интразональные и широко лесные виды, заметно усилилось присутствие гипоарктов. Общий уровень сходства видового состава Papilionoidea горно-лесного и подгольцового участков профиля достаточно высок, в первый год наблюдений – 73 %, в 2018 г. – 66 %. В горно-тундровом поясе во всех типах природных сообществ по численности доминировали гипоаркты и гемиарктические желтушка *Colias hecla*, перламутровка *Boloria alaskensis*. За счет открытой местности и относительно небольшой протяженности горных склонов подгольцовая и горно-тундровая фауны булавоусых чешуекрылых сильно смешивались, особенно в полосе низкогорных ерниковых тундр. Общий уровень сходства видового состава этих поясных фаун превысил 80 %.

Сходные изменения мы наблюдали в крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала. На северных отрогах хребта Малды-Ныр (Северные Малды) в 2000 г. в горно-лесном поясе было зарегистрировано 53 вида булавоусых чешуекрылых (85 % состава ЛФ 62). В состав фоновых видов травянистых лиственничников, елово-березовых лесов входили гипоаркто-бореальные желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, перла-

Таблица 19 – Распределение видов булавоусых чешуекрылых вдоль гипсометрического профиля на горе Сланцевая, Полярный Урал

Название вида	Год исследований, пояс растительности, балл обилия*					
	1994			2018		
	ГЛ	ПГ	ГТ	ГЛ	ПГ	ГТ
<i>Papilio machaon</i> L.	1	1	2	2	1	3
<i>Parnassius phoebus</i> (F.)	–	2	2	–	1	2
<i>Pieris napi</i> (L.)	4	3	2	5	3	2
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	1	–	2	4	2	4
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	1	–	2	1	–
<i>Colias hecla</i> Lfbv.	–	1	2	–	1	3
<i>C. palaeno</i> (L.)	4	4	4	4	4	4
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	1	–	–	1	–	–
<i>Lycaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	–	–	–	2	–	–
<i>L. hippothoe</i> (L.)	2	–	–	1	–	–
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	4	4	3	4	4	4
<i>Agriades glandon</i> (Prun.)	–	–	2	–	–	2
<i>Polyommatus eros</i> (Ocsh.)	3	–	–	2	–	–
<i>P. semiargus</i> (Rott.)	–	–	–	2	–	–
<i>Issoria eugenia</i> (Ev.)	2	–	–	2	–	–
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	–	–	–	2	–	–
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	3	3	2	4	3	1
<i>B. alaskensis</i> (Holl.)	2	3	4	2	3	4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	4	4	3	4	4	3
<i>C. angarensis</i> (Ersh.)	2	–	–	3	–	–
<i>C. freija</i> (Thnb.)	3	4	4	3	4	4
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	2	3	3	2	3	2
<i>C. polaris</i> (Bsd.)	–	2	2	–	1	3
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	1	–	3	–	–
<i>C. thore</i> (Hbn.)	3	–	–	2	–	–
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)	2	–	2	1	–	–
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	–	–	–	2	2	2
<i>V. cardui</i> (L.)	1	–	1	1	1	2
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	3	3	4	2	3
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	3	–	–	3	–	–
<i>E. disa</i> (Thnb.)	2	4	4	2	4	4
<i>E. embla</i> (Thnb.)	3	4	–	3	3	–
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	2	2	1	1	2	1
<i>E. rossii</i> (Curt.)	2	2	3	2	3	3
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	1	2	4	–	1	3
<i>E. dabanensis</i> (Ersh.)	–	1	4	–	2	4
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	2	3	4	2	3	4
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)	2	4	–	2	3	–
<i>Oe. magna</i> Gr.	1	1	–	–	2	–
<i>Oe. melissa</i> (F.)	–	1	3	–	–	2
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	2	3	3	–	–	–
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	3	3	3	1	1	4
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	1	2	1	1	3	2
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	2	–	–	2	–	–

Продолжение таблицы 19

Название вида, показатели видового разнообразия	Год исследований, пояс растительности, балл обилия*					
	1994			2018		
	гл	пг	гт	гл	пг	гт
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	2	–	–	2	–	–
Всего видов, S	35	28	27	36	28	26
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	7,76	6,33	6,06	7,88	6,42	5,79
Индекс сходства Чекановского- Серенсена,						
	0,73			0,66		
	0,71	0,84		0,61	0,85	

* – по логарифмической шкале Ю.А. Песенко (1982). Серым цветом выделены фоновые виды.

мутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, чернушка *Erebia embla*, севернобореальные перламутровка *Clossiana angarensis* и сатирида *Oeneis magna*. Очень многочисленны интраполизональная белянка *Pieris napi*, широко лесные чернушки *Erebia euryale*, *E. ligea*, причем последний вид здесь находится на северной границе своего распространения.

В подгольцовых лиственничных редколесьях и березовых криволесьях видовое богатство булавоусых чешуекрылых заметно уменьшается (табл. 20), однако состав фоновых видов заметной перестройки не претерпевает, поэтому уровень сходства горно-лесной и подгольцовой поясных фаун достаточно высок – 78 %. С поднятием в горные тундры число видов вдоль профиля продолжает постепенно снижаться, в самых распространенных здесь мелкоерниковых и мохово-кустарничковых тундрах зарегистрировано 23 представителя надсемейства, что почти 2,5 раза ниже, чем в горно-лесном поясе. По численности здесь доминируют гипоаркты, в том числе типичные – сатириды *Oeneis bore*, *Oe. norna* и горно-гипоарктический парусник *Parnassius phoebus*.

Третий гипсометрический профиль был заложен на склоне североуральского хребта Яны-Пупу-Ньер. В 1992 г. в горно-лесном поясе было обнаружено 57 видов булавоусых чешуекрылых (65 % состава ЛФ 141), при этом надо отметить, что практически все виды концентрировались вдоль русла ручья Каньонный, стекавшего с верхних террас хребта. Еловые и елово-пихтовые леса, слагающие основу горно-лесного пояса булавоусыми чешуекрылыми практически не заселены. По численности лидировали широко лесные и температурные интразональные виды: белянка *L. sinapis*, голубянка *Callophrys rubi*, перламутровки *Brenthis ino*, *Clossiana euphrosyne*, *C. thore*, чернушки *Erebia euryale*, *E. ligea*. В полгольцовых березовых криволесьях сочетающихся с обширными открытыми участками смешаннокрупнотравных лугов, число видов снизилось на десяток, однако состав доминантов и субдоминантов практически не изменился, поэтому уровень сходства поясных

Таблица 20 – Распределение видов булавоусых чешуекрылых вдоль гипсометрического профиля на хребтах Малды-Нырды и Яны-Пупу-Ньер

Название вида	Горный хребет, пояс растительности, балл обилия*					
	Малды-Нырды			Яны-Пупу-Ньер		
	гл	пг	гт	гл	пг	гт
<i>Papilio machaon</i> L.	2	2	3	2	2	2
<i>Parnassius phoebus</i> (F.)	1	2	4	–	2	3
<i>Driopa mnemosyne</i> (L.)	–	–	–	3	2	–
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	–	–	–	4	3	–
<i>Pieris napi</i> (L.)	4	3	2	3	4	3
<i>P. rapae</i> (L.)	1	–	–	3	2	2
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	2	1	–	3	2	2
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	1	2	2	–	–	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	3	2	–	3	3	2
<i>C. palaeno</i> (L.)	4	4	3	3	4	4
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	–	–	–	3	3	1
<i>Fixsenia pruni</i> (L.)	–	–	–	2	–	–
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	3	2	–	4	3	2
<i>Lycaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	3	–	–	3	4	2
<i>L. hippothoe</i> (L.)	2	–	–	3	3	–
<i>L. virgaureae</i> (L.)	–	–	–	3	–	–
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	2	–	–	3	3	1
<i>Cupido minimus</i> (Fsl.)	3	–	–	–	–	–
<i>Plebeius idas</i> (L.)	2	–	–	3	3	2
<i>P. optilete</i> (Knoch)	4	4	2	3	3	4
<i>Agriades glandon</i> (Prun.)	1	–	–	–	–	–
<i>Aricia aratxerxes</i> (F.)	–	–	–	3	2	–
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	–	–	–	3	2	–
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	2	–	–	3	2	–
<i>P. amandus</i> (Schn.)	–	–	–	2	–	–
<i>P. semiargus</i> (Rott.)	3	1	–	3	2	–
<i>Limenitis populi</i> (L.)	–	–	–	3	–	–
<i>Neptis rivularis</i> (Scop.)	1	–	–	2	–	–
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	–	–	–	3	–	–
<i>Fabriciana adippe</i> (Rott.)	–	–	–	2	–	–
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	1	–	–	3	2	–
<i>Issoria eugenia</i> (Ev.)	3	2	–	–	–	–
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	2	–	–	4	3	–
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	3	3	–	3	2	–
<i>B. alaskensis</i> (Holl.)	–	2	3	–	3	4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	4	3	3	3	3	3
<i>C. angarensis</i> (Ersh.)	4	3	2	2	–	–
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	2	–	–	4	3	–
<i>C. freija</i> (Thnb.)	4	4	3	2	–	3
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	3	2	2	2	1	2
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	2	–	3	4	2
<i>C. thore</i> (Hbn.)	3	3	–	4	3	2
<i>C. titania</i> (Esp.)	–	–	–	3	3	–
<i>Nymphalis xanthomelas</i> (Esp.)	2	1	–	2	2	2

Продолжение таблицы 20

Название вида, показатели видового разнообразия	Горный хребет, пояс растительности, балл обилия*					
	Малды-Нырд			Яны-Пупу-Ньер		
	гл	пг	гт	гл	пг	гт
<i>N. antiopa</i> (L.)	2	—	—	3	2	—
<i>N. urticae</i> (L.)	2	—	—	3	2	—
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	2	—	—	3	2	—
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	—	—	—	—	—	—
<i>V. cardui</i> (L.)	1	1	1	1	1	1
<i>Araschnia levana</i> (L.)	—	—	—	2	—	—
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)	—	—	—	2	—	—
<i>M. athalia</i> (Rott.)	—	—	—	3	1	—
<i>Euphydryas ichnea</i> (Bsd.)	3	2	—	—	—	—
<i>E. maturna</i> (L.)	1	—	—	3	—	—
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	—	—	—	3	3	—
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	3	2	3	3	3
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	5	4	2	5	4	2
<i>E. ligea</i> (L.)	4	2	—	5	4	—
<i>E. disa</i> (Thnb.)	3	4	3	—	—	2
<i>E. embla</i> (Thnb.)	4	4	—	3	3	—
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	2	3	1	—	—	—
<i>E. rossii</i> (Curt.)	2	2	3	—	—	2
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	—	—	2	—	—	—
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	2	3	4	—	—	—
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)	2	3	—	3	3	2
<i>Oe. magna</i> Gr.	4	3	—	—	—	—
<i>Oe. melissa</i> (F.)	2	2	3	—	—	2
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	2	4	4	—	3	4
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	1	2	3	—	—	1
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	3	2	2	—	2	2
<i>P. malvae</i> (L.)	—	—	—	2	2	—
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	3	2	—	3	3	—
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	2	—	—	3	3	—
<i>Hesperia comma</i> (L.)	—	—	—	2	—	—
<i>Ochlodes lineola</i> (Ocsh.)	—	—	—	2	—	—
Всего видов, S	53	37	23	57	47	31
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	10,68	7,91	5,42	10,87	9,54	7,06
Индекс сходства Чекановского- Серенсена, I_{Ch-S}	0,78			0,85		
	0,55	0,73		0,52	0,62	

* – по логарифмической шкале Ю.А. Песенко (1982). Серым цветом выделены фоновые виды.

фаун оказался очень высоким – 85 %. В горных тундрах хребта Яны-Пупу-Ньер можно встретить более 30 видов булавоусых чешуекрылых, это самый высокий показатель видового богатства в горно-тундровом поясе трех исследованных хребтов Урала. Относительно небольшие высоты (около 800 – 950 м над ур. м.), пологие горные склоны, развитая сеть водотоков, окаймленных лугоподобными участками, способствует беспрепятствен-

ому проникновению в горно-тундровый пояс многих булавоусых чешуекрылых из подгольцовых и лесных местообитаний. Большинство видов встречается здесь спорадично и в невысокой численности. Характерными постоянными обитателями являются лишь гипоарктические парусник *Parnassius phoebus*, белянка *Pontia callidice*, желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, сатириды *Coenonympha tullia*, *Erebia disa*, *Oeneis nor-na*, *Oe. patrushevae*, *Oe. melissa*, гемиарктические перламутровка *Boloria alaskensis*, чернушка *Erebia rossii*. Однако большинство их также представлены в низком обилии, т.к. находятся на южной границе своего распространения.

Помимо изменений, наблюдаемых на гипсометрическом профиле, перестройки состава и структуры поясных фаун булавоусых чешуекрылых происходят и 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. Периодически в жаркую погоду на гольцы поднимаются или заносятся ветром единичные бабочки из местообитаний горно-тундрового пояса. В разных областях горной страны нами зарегистрировались сатириды *Oeneis melissa*, *Oe. polixenes*, *Erebia fasciata*, *E. rossii*, перламутровки *Clossiana polaris*, *Boloria alaskensis*. Патрулируя возле скал и останцов, на гольцовые участки могут залетать имаго парусников *Papilio machaon* и *Parnassius phoebus*. Довольно часто здесь можно встретить бабочек-мигрантов *Vanessa cardui*, *V. atalanta*, *Nymphalis xanthomelas*. Набор и соотношение перечисленных видов в локалитетах носит случайный характер, что не позволяет говорить о структурно оформленной и устойчивой гольцовой фауне Papilionoidea.

Горно-тундровый пояс. На Пай-Хое, Заполярном Урале и в северной части Полярного Урала низкогорные кустарниковые (ерниковые и ивняковые) тундры у подножий хребтов и в межгорных котловинах сливаются с зональными тундровыми сообществами, поэтому видовые композиции булавоусых чешуекрылых здесь очень сходны с таковыми в аналогичных фитоценозах на восточной окраине Русской равнины. Фоновыми видами повсеместно являются гемиарктические чернушки *Erebia fasciata*, *E. rossii*, гипоарктические перламутровка *Clossiana freija* и чернушка *Erebia disa*. Несколько выше на Урале, чем в равнинных местообитаниях, численность гипоарктических сатирид *Oeneis bore* и *Oe. nor-na*. К кустарничково-моховым тундрам, располагающимся на покатых и пологих склонах гор, тяготеют эвразийские и гемиарктические желтушка *Colias tyche* и перламутровки *Clossiana polaris*, *C. chariclea*, *C. improba*, *Boloria alaskensis*. В данных местообитаниях они находят условия обитания, сходные с зональными типичными тундрами, где состав-

ляют ядро топических группировок Papilionoidea. Горная специфика топических группировок проявляется в присутствии видов горной гипоарктической группы: парусника *Parnassius phoebus*, белянки *Pontia callidice*, голубянок *Agriades glandon aquilo*, *Polyommatus eros taimyrensis*, толстоголовки *Pyrgus andromedae*. Лишайниковые и каменистые тундры, занимающие крутые склоны и верхние участки гор, заселены дневными чешуекрылыми слабо и, в основном, горными видами. Характерны в этих местообитаниях, особенно центральной части и восточного макросклона Заполярного и Полярного Урала, сатириды *Oeneis melissa*, *Oe. ammon*, *Oe. polixenes*, *Erebia dabanensis*, локально встречается перламутровка *Clossiana tritonia*. Необходимо отметить, что распространение многих арктических, горных и «восточных» видов ограничено на юг Полярным Уралом. Если будет подтверждено присутствие в составе местной фауны чернушек *Erebia callias churkini* и *E. kefersteinii zaitsevi*, зоогеографическая специфика этой области горной страны только возрастет.

В общей сложности горно-тундровые местообитания постоянно заселяет около 45 % состава гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых Урала (табл. 21). К югу разнообразие видов с тундровым биопреферендумом начинает постепенно снижаться. В лесотундровую провинцию Полярного Урала по высокогорьям проникает еще большинство видов зональной южнотундровой фауны. Гипоарктические и некоторые гемиарктические (*Boloria alaskensis*, *Erebia fasciata*, *E. rossii*) чешуекрылые по-прежнему сохраняют позиции фоновых видов. Как уже говорилось, южнее Северного Полярного круга пока не зарегистрированы арктические перламутровки *Clossiana chariclea*, *C. improba* и желтушка *Coelias hecla*, *C. tyche*, однако известны до 66° с.ш. локальные местонахождения эварктической перламутровки *Clossiana polaris*. В 2019 г. в северотаежной провинции Приполярного Урала (оз. Торговое, 64.43 с. ш., 59.58 в. д.) в горной тундре обнаружена желтушка *Coelias hecla*. Учитывая относительно слабую энтомологическую изученность этой части хребта, можно предположить, что и у других арктических и монтанных видов здесь сохраняются немногочисленные популяционные изоляты, которые будут обнаружены в ходе дальнейших исследований.

В южном направлении ландшафтная и региональная активность гемиарктических, типичных и горных гипоарктических видов начинает постепенно снижаться (рис. 32). Крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала из представителей арктического комплекса достигают перламутровка *Boloria alaskensis*, чернушки *Erebia fasciata* и *E. rossii*. Первый вид многочисленен, сатириды в небольшой численности и локально занимают каменистые, лишайниковые, реже моховые тундры на высоте 700–900 м над ур. м.

Таблица 21 – 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	крайнесеверотаежная	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.

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. Например, сатирида *Oeneis bore* помимо горно-тундровых сообществ здесь обычна в лиственных редколесьях, а голубянки *Agriades glandon aquilo*, *Polyommatus eros taymirensis* заселяют пойменные разнотравные сообщества. Крайнесеверотаежная провинция Приполярного Урала – самая возвышенная часть горной страны с резко расчлененным рельефом: горы часто заканчиваются острыми пиками и гребнями, склоны круты, долины глубоко врезаны. В связи с этим уровень видового разнообразия булавоусых чешуекрылых в горных тундрах здесь невысокий, общее количество видов в среднем в два раза меньше, чем на границе Заполярного и Полярного Урала, большинство из них встречается локально и в незначительной численности. Исключением является, разве лишь парусник *Parnassius phoebus*, у которого в этом районе расположена зона экологического оптимума (Татаринов, Кулакова, 2013а).

В северотаежных провинциях Приполярного и Северного Урала горно-тундровый пояс булавоусыми чешуекрылыми с тундровым биопререферендумом заселен еще слабее. Из гемиарктических и собственно гипоарктических видов локально и в очень небольшой численности встречаются сатириды *Erebia rossii*, *E. disa*, *Oeneis norna*, *Oe. patrushevae*. Исключение составляет лишь перламутровка *Boloria alaskensis*, которая сохраняет высокую активность в горных тундрах по крайней мере до 62° с.ш. Из северобореальных видов присутствуют перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana angarensis*, толстоголовка *Pyrgus centaureae*. Горный комплекс представлен парусником *Parnassius corybas*, белянкой *Pontia callidice*, перламутровками *Boloria alaskensis*, сатиридой *Oeneis melissa*, на склонах хребтов появляется перламутровка *Boloria napaea*. В низкогорных ерниковых тундрах обычны гипоаркто-бореальные желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, перламутров-

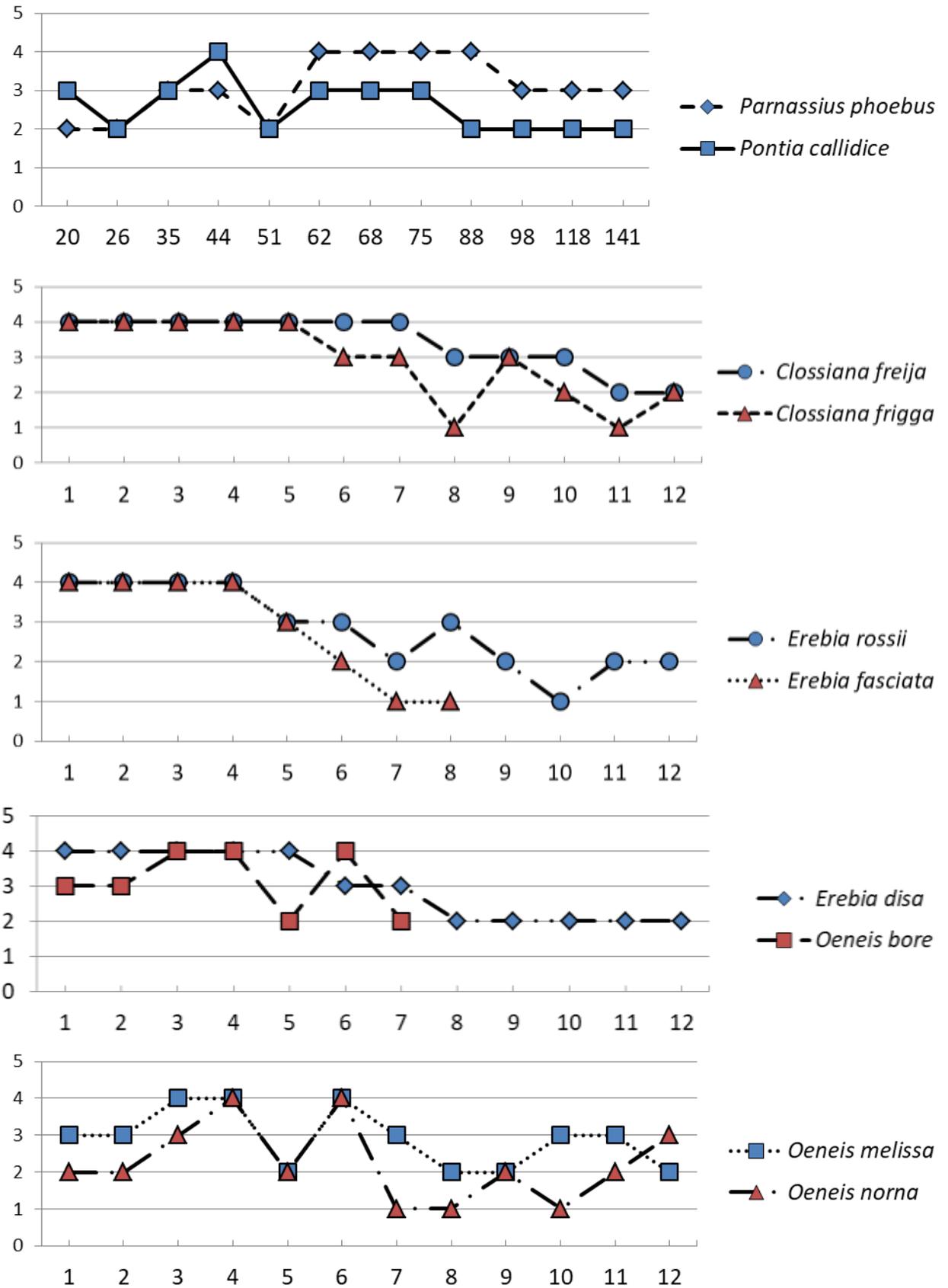


Рисунок 32 – Ландшафтная активность булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте северных областей Урала. По оси абсцисс отложен ряд ЛФ в направлении с севера на юг, по ординат – балл активности.

ки *Clossiana eunomia*, *C. frigga*, *C. freija*. В рассматриваемой части хребта уже хорошо выражены подгольцовый и горно-лесной пояса растительности, из которых в горные тундры активно мигрируют многие широко лесные и интразональные чешуекрылые. Поэтому общий уровень видового богатства Papilionoidea в горно-тундровом поясе на стыке Приполярного и Северного Урала выглядит достаточно высоким, но по отдельным локалитетам, хребтам и горным вершинам картина сильно меняется. Например, в кустарничково-моховых тундрах хребта Сумьях-Ньер (верхнее течение р. Щугер) в июле 1996 г. мы не встретили ни одной особи дневных бабочек. На близ расположенных хребтах Ууты и Шохтар-Орнарт в течение этого полевого сезона были обнаружены немногочисленные особи семи и 16 видов соответственно, из которых почти половина являлись залетными из подгольцового и горно-лесного поясов (Татаринов, Долгин, 2001).

В среднетаежной провинции Северного Урала горно-тундровый пояс выражен фрагментарно на высотах 900–1200 м над ур. м. Постоянными горными обитателями каменистых, кустарничково-моховых и луговинных тундр являются парусник *Parnassius phoebus*, белянка *Pontia callidice*, перламутровки *Boloria napaea*, *B. alaskensis*, сатириды *Erebia rossii*, *E. disa*, *Oeneis norna*, *Oe. melissa*, на юге провинции обнаружена голубянка *Agriades orbitulus*. Численность их повсеместно невелика. Гипоаркто-бореальные виды здесь также не обильны, а севернобореальный элемент гипоарктического комплекса вообще не представлен, за исключением перламутровки *Clossiana angarensis*, заселяющей горные тундры до горы Косьвинский Камень (Баранчиков, 1980).

Подгольцовый пояс более-менее отчетливо начинает обозначаться в лесотундровой провинции Полярного Урала и при движении к югу на всем отрезке Приполярного и Северного Урала в целом хорошо выражен. П.Л. Горчаковский (1975) отмечал, что подгольцовый пояс рассматривать как горный аналог полосы лесотундры нельзя. С лесотундрой его сближает лишь разреженность, искривленность и низкорослость деревьев и наблюдается некоторое сходство по составу лесообразующих пород в северной части хребта. Южнее состав растительности обогащается видами, экология которых несовместима с представлениями о лесотундре. Тем более не правомерно подгольцовый пояс называть «субальпийским» или «альпийским», так как высокогорные ландшафты Урала относятся к гольцовому типу. Сказанное в целом подтверждается и материалами по дневным чешуекрылым.

Подгольцовый пояс Полярного и северной части Приполярного Урала образован, преимущественно, лиственницей, елью сибирской и березой извилистой. В составе нелесных элементов растительности еще много мхов, лишайников и гипоарктических трав и кустарничков. Подгольцовая фауна булавоусых чешуекрылых этого отрезка горной стра-

ны имеет много общих черт с равнинной лесотундрой. Например, уровень сходства видового состава дневных чешуекрылых в окрестностях ст. Сейды (полоса лесотундры, Полярном Приуралье) и подгольцового пояса хребта Малды-Нырды на севере Приполярного Урала составляет более 70 %. В обоих локалитетах фоновыми видами в елово-березовых криволесьях являются гипоаркто-бореальные чернушка *Erebia disa*, желтушка *Colias palaeno*, перламутровки *Clossiana freija*, *C. eunomia*, *C. frigga*, обычны голубянка *Plebeius optilete*, сатириды *Oeneis bore*, *Oe. norna*. На Приполярном Урале уже довольно многочисленны широко лесные чернушки *Erebia euryale*, *E. ligea*, также встречаются перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana thore*, *C. angarensis*, которые в лесотундре и южной тундре приурочены в основном к интразональным травянистым ивнякам. На участках подгольцовых лиственничников хребта Малды-Нырды обитает урало-трансзиатская сатирида *Oeneis magna*, где даже доминирует по численности над близким видом *Oeneis jutta* (Tatarinov, Koulikova, 2015). В общей сложности с подгольцовыми местообитаниями связаны 67 % состава видов булавоусых чешуекрылых крайнесеверотаежной фауны Приполярного Урала.

Уровень видового богатства Papilionoidea 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 и особенно на западном макросклоне, где в подгольцовом поясе преобладают березовые криволесья в сочетании с мезофильными лугами, состав булавоусых чешуекрылых уже совсем иной, чем в лесотундровой и крайнесеверотаежной провинциях хребта. Основу топических группировок здесь образуют широко лесные и интразональные луговые виды: чернушки *Erebia euryale*, *E. ligea*, перламутровки *Clossiana euphrosyne*, *C. selene*, *C. titania*, *C. thore*, *Brenthis ino*. Ландшафтная и региональная активность перечисленных широко лесных и температурных интратенезональных видов закономерно увеличивается в южном направлении. Из горных видов встречаются *Boloria alaskensis*, *B. napaea*, *Parnassius phoebus*. Судя по сообщению Ю.Н. Баранчикова (1980), состав надсемейства подгольцовых березовых криволесий и крупнотравных лугов остается довольно сходным до южных рубежей Северного Урала (Косьвинский Камень). К сожалению, у нас пока нет достаточной информации о населении подгольцовых лиственничников восточного макросклона Северного Урала.

Горно-лесной пояс начинает отчетливо проявляться на Приполярном Урале и тянется сплошной полосой вдоль западного и восточного макросклонов до южной границы изучаемого региона. Как и в тундровой зоне горнолесные местообитания являются непо-

средственным и аналогичным продолжением зональных и интразональных сообществ, поэтому каких-либо принципиальных отличий в составе, территориальном размещении видов горнолесная поясная фауна булавоусых чешуекрылых от фауны прилегающих таежных провинций Русской равнины не имеет. Различия наблюдаются на биоценотическом уровне, в структуре населения *Papilionoidea* опушечно-лесных и интразональных луговых стаций. Эта тема будет подробно обсуждаться в главе 6, посвященной описанию разнообразия региональных топических группировок булавоусых чешуекрылых.

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ
БУЛАВОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ЕВРОПЕЙСКОГО
СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

Формирование облика топических группировок булавоусых чешуекрылых происходит под воздействием различных факторов регионального и локального уровней. К первому мы относим макроклиматический и исторический (ценогенетический) факторы. Они тесно взаимосвязаны и, как было показано в предыдущих главах, определяют разнообразие локальных, зональных и горных поясных лепидоптерофаун. Их влияние на биотопические комплексы булавоусых чешуекрылых также проявляется через ограничение распространения видов по региону. В результате состав и структура группировок *Pariliponoidea* в однотипных местообитаниях, но находящихся в разных географических точках, подзонах растительности, ландшафтных провинциях, поясах и областях Урала, могут значительно отличаться. Отличия в составе и структуре видовых комплексов булавоусых чешуекрылых разных типов местообитаний в рамках одной ЛФ обусловлены, прежде всего, действием факторов локального уровня, которые могут быть как общеэкологическими, так и специфического для чешуекрылых свойства и, наконец, просто случайными. К первым мы относим такие факторы, как мезоклимат, топография местности, разнообразие и мозаичность местообитаний, уровень антропогенной трансформации ландшафтов и природных сообществ, а также состав и структура фитоценозов. Степень их влияния на биотопическое распределение отдельных видов, а в конечном итоге и на облик топических группировок булавоусых чешуекрылых различна. Специально подчеркнем, что изучение влияния абиотических факторов на биотопическое распределение и формирование структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых является очень важной, но практически не осуществимой в ходе фаунистических и геоэкологических исследований задачей, так как для ее решения требуется проведение специальных и обычно многолетних исследований по отдельным видам. В связи с этим в данной работе мы очень кратко коснемся данного вопроса.

Мезоклимат в процессе формирования состава и структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых, играет довольно существенную роль. Например, сильной затененностью из-за сомкнутости крон деревьев и как следствие более низкой (на 1–3°C), чем на открытых участках, температурой, объясняется факт избегания булавоусыми чешуекрылыми темнохвойных лесных формаций ЕСВР, особенно в подзонах южной и средней тайги. Мезоклимат болот во многом способствует сохранению в составе таежной биоты реликтовых группировок дневных бабочек гипоарктического комплекса с одной стороны,

и сдерживает экспансию луговых и лесных видов на открытые, богатые цветущими растениями болотные массивы с другой. Северные ветры являются одной из главных причин обедненности ценологических фаун Papilionoidea равнинных и горных тундр. При этом ветер может действовать непосредственно на виды булавоусых чешуекрылых, срывая бабочек с растений, скак и поверхности земли, и косвенно, сдувая снег с плакорных участков и горных вершин, что приводит к вымерзанию зимующих здесь гусениц и куколок чешуекрылых. Гидрологический режим биотопов на европейском Северо-Востоке России, как правило, непосредственно не влияет на состав и структуру топических группировок булавоусых чешуекрылых. Лишь условия крайней переувлажненности могут стать причиной их низкого уровня разнообразия. Так, почти не встречаются дневные бабочки на топяных участках эвтрофных и апа-болот.

Основным фактором, определяющим состав и структуру топических группировок булавоусых чешуекрылых, является растительность. Это важное положение мы попытаемся обосновать с помощью результатов изучения связей представителей надсемейства с фитоценозами, характера изменения состава и структуры видовых группировок вдоль градиента растительности. Исследования проводились нами на одном из участков местности вблизи г. Ухты (ЛФ 103) в течение 10 лет. В 1997 г. была заложена трансекта, осью которой уже служила не эксплуатируемая лесовозная дорога. В начале работ она была покрыта луговым разнотравьем и служила местообитанием большого количества булавоусых чешуекрылых. Визуальные количественные учеты видов осуществлялись в точках наблюдения, установленных через каждые 10 м. Таким образом формировались выдел сравнения площадью от 70 до 100 м². Из-за особенностей рельефа местности (ложбины, русло водотока, холмы) и антропогенных нарушений естественных биогеоценозов дорога последовательно пересекала семь травянистых сообществ ранга растительной ассоциации, которые мы рассматриваем в качестве типа местообитания Papilionoidea (см. раздел 2.3). В зависимости от протяженности вдоль трансекты в каждый фитоценоз попадало от одного до трех выделов сравнения. В свою очередь некоторые выдела объединяли части соседних растительных группировок (табл. 22). Всего за первый летний период наблюдений на трансекте было зарегистрировано 42 вида дневных чешуекрылых (табл. 23). Зарегистрированные виды заметно отличались по широте экологической амплитуды. Самым стено-топным видом оказалась короткохвостка *Cupido alceas* – несколько ее особей были обнаружены лишь в двух выделах смешанно-крупнотравного луга. Голубянки *Polyommatus icarus*, *P. amandus* встречались в выделах, принадлежащих четырем типам фитоценозов. Максимум обилия данных видов наблюдался на клеверно-злаковом и клеверно-нивяниковом лугах. Голубянка *Aricia nicias* была многочисленна в нивяниковых и клевер-

но-нивяниковом луговых сообществах, а перламутровка *Brenthis ino* – на смешанно-крупнотравных и лабазниково-разнотравном лугах. Во всех без исключения выделах регистрировались белянка *Pieris napi*, чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*. Их обилие несколько снижалось лишь на мелкотравных участках.

В ряде выделов, объединявших разные растительные группировки, наблюдалось некоторое повышение видового богатства булавоусых чешуекрылых. Это явление сходно с «эктонным эффектом» у растений (Миркин, 1985), когда в переходной зоне между двумя сообществами происходит наложение двух наборов видов, в результате чего повышается видовое разнообразие. Например, на границе нивяникового и смешанно-крупнотравного участков встречались не только эвритопные (константные) чешуекрылых (*Pieris napi*, *Brenthis ino*, *Clossiana selene*, *Erebia ligea*, *E. euryale*), но и виды, специфичные для мелко-травья (*Lycaena virgaureae*, *Polyommatus icarus*, *P. amandus*) и крупнотравья (*Clossiana titania*, *Lycaena helle*), обилие которых постепенно снижалось в направлении к центру соседнего фитоценоза.

Различия в биотопической приуроченности отдельных видов в конечном итоге обуславливают дифференциацию их композиций в разных растительных сообществах. Для

Таблица 22 – Градиент растительности вдоль трансекта и число видов в выделах сравнения

Растительное сообщество	Номер выдела	Число видов в выделе
Осоковый луг	1	2
Смешанно-крупнотравный луг	2	20
	3	20
Лабазниково-разнотравный луг	4	22
	5	21
Смешанно-крупнотравный луг	6	37
	7	33
	8	34
Клеверно-злаковый луг	9	33
	10	25
Клеверно-нивяниковый луг	11	19
Нивяниковый луг	12	22
	13	20
Смешанно-крупнотравный луг	14	38
	15	36
	16	32
	17	30
Вейниково-разнотравный луг	18	29
	19	32

изучения связи топических группировок булавоусых чешуекрылых с растительностью был вычислен τ -коэффициент ранговой корреляции между значениями индекса Чекановского-Серенсена по составу и структуре видовых комплексов булавоусых чешуекрылых и растений в выделах сравнения. Связь между изменением состава булавоусых чешуекрылых и изменением состава растений оказалась положительной и достоверной, но относительно слабой: $\tau_1 = +0,461 \pm 0,057$ ($p \leq 0,05$). Более заметна корреляция изменения состава растений и изменения относительного обилия видов дневных бабочек вдоль трансекта: $\tau_2 = +0,612 \pm 0,076$ ($p \leq 0,01$). Наконец, не было получено достоверных доказательств связи между изменениями структуры видовых комплексов булавоусых чешуекрылых и структуры фитоценозов.

О существовании определенной зависимости облика топических группировок булавоусых чешуекрылых от растительностью могут свидетельствовать и результаты сравнения их видового состава в выделах методом ординации (главных компонент) (рис. 25). Причины положительной и достоверной корреляции состава и структуры топических группировок Papilionoidea с растительностью вполне очевидны. Дневные бабочки являются облигатными и обычно специализированными фитофагами на личиночной стадии развития. Для их гусениц характерна достаточно строгая приуроченность к кормовым породам. На ЕСВР личинки у 38 % видов являются узкими олигофагами, развивающимися на растениях одного семейства, у 35 % видов – монофаги, использующие в пищу растения одного рода (Татаринов, Кулакова, 2009). Поэтому решающее значение в биотопическом размещении вида имеет наличие кормового растения гусеницы в составе фитоценоза. Вполне естественно предположить, что голубянка *Polyommatus icarus*, гусеницы которой питаются листьями клевера и других бобовых растений, будет заселять, прежде всего, клеверные луга, а развивающийся на осине ленточник *Limenitis populi* – мелколиственные леса. Точка зрения о том, что биотопическую приуроченность вида нельзя выяснить без учета кормовых связей гусениц, была высказана и обоснована Ю.П. Коршуновым в эколого-фаунистических работах по булавоусым чешуекрылым Сибири (1966, 1971, 1972, 1974). В отношении топических группировок Papilionoidea можно заключить, что специфичность и в значительной мере стабильность их состава определяется в первую очередь трофическими связями личинок видов. Роль дополнительного питания имаго в формировании видовых комплексов дневных чешуекрылых, обычно, не так значительна. Лишь в редких случаях кормовые породы бабочек могут стать здесь определяющим экологическим фактором. Например, отсутствие достаточного количества цветущих нектароносных растений является основной причиной избегания чистых злаковых и осоковых лугов

Таблица 23 – Некоторые характеристики связи видов булавоусых чешуекрылых с растительными группировками

Название вида	Число выделов, где встречен вид	η^2	Номера выделов, где вид наиболее обилен	H/H_{\max}
<i>Carterocephalus palaemon</i>	13	0.31	6; 8; 16; 17	0.79
<i>C. silvicola</i>	8	0.47*	9	0.65
<i>Papilio machaon</i>	6	0.48*	14	0.58
<i>Leptidea sinapis</i>	17	0.28	3; 6–8; 15–17	0.73
<i>Aporia crataegi</i>	18	0.17	6; 16	0.86
<i>Pieris brassicae</i>	14	0.29*	9; 11	0.55
<i>P. rapae</i>	18	0.18	3; 17–19	0.64
<i>P. napi</i>	19	0.18	3; 17–19	0.63
<i>Pontia edusa</i>	7	0.55	18	0.29
<i>Anthocharis cardamines</i>	14	0.23	3–5; 17–19	0.66
<i>Gonepteryx rhamni</i>	9	0.37	17	0.59
<i>Colias palaeno</i>	10	0.31	5	0.60
<i>C. hyale</i>	7	0.69	11; 13	0.53
<i>Polygonia c-album</i>	13	0.24*	4	0.74
<i>Nymphalis antiopa</i>	6	0.44	4	0.46
<i>Vanessa cardui</i>	5	0.59*	14	0.30
<i>Aglais urticae</i>	9	0.45	16	0.40
<i>Arachnia levana</i>	15	0.25	4–6; 15–17	0.63
<i>Euphydryas maturna</i>	16	0.27	3–7; 15–18	0.77
<i>Melitaea athalia</i>	15	0.34	4; 6–7; 15–18	0.53
<i>M. diamina</i>	16	0.33	6–8; 14–15; 17	0.45
<i>Argynnis adippe</i>	6	0.63	6; 16	0.22
<i>A. aglaja</i>	16	0.35	7–8; 15–16	0.53
<i>Brenthis ino</i>	18	0.30	6–8; 15–17	0.57
<i>Clossiana selene</i>	18	0.27	3; 5–7; 16–18	0.74
<i>C. euphrosyne</i>	14	0.37	3; 15–16	0.49
<i>C. titania</i>	9	0.73	18–19	0.23
<i>Lasiommata petropolitana</i>	9	0.55	19	0.34
<i>Erebia ligea</i>	19	0.28	3–7; 14–19	0.63
<i>E. euryale</i>	18	0.24	3–7; 14–19	0.71
<i>Callophrys rubi</i>	14	0.38	3; 6	0.58
<i>Lycaena helle</i>	14	0.42	2–6; 14–18	0.54
<i>Heodes virgaureae</i>	10	0.62	12–13	0.25
<i>Everes alcetas</i>	2	0.86	3	0.22
<i>Celastrina argiolus</i>	11	0.49	6–7; 15	0.54
<i>Vacciniina optilite</i>	7	0.60	4; 7	0.33
<i>Aricia eumedon</i>	17	0.35	3–4; 6–8; 15	0.59
<i>A. allous</i>	15	0.36	3; 13	0.50
<i>A. nicias</i>	16	0.47	11–13	0.48
<i>Cyaniris semiargus</i>	15	0.53	10–13	0.43
<i>Polyommatus amanda</i>	6	0.77	11–12	0.34
<i>P. icarus</i>	9	0.68	10–11	0.22

Примечание. Звездочкой отмечены коэффициенты, статистически недостоверные при $P \leq 0.05$.

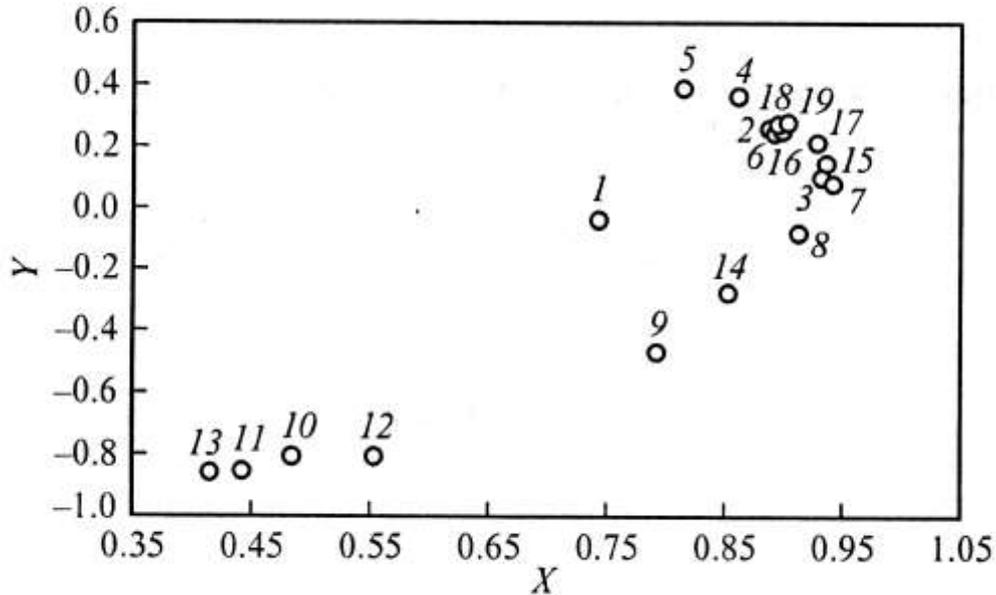


Рисунок 25 – Группирование растительных выделов при сравнении видового состава булавоусых чешуекрылых методом ординации (главных компонент).

булавоусыми чешуекрылыми, в том числе и развивающимися в личиночной фазе на злаках и осоках. Если кормовые предпочтения гусениц в целом определяют достоверную и положительную связь между растительностью и обликом биотопического комплекса булавоусых чешуекрылых, то дополнительное питание имаго чаще всего ослабляет ее. Благодаря трофическим связям бабочек расширяется круг местообитаний вида.

Ю.П. Коршунов (1971) говорил о возможном предпочтении бабочками цветков тех растений, которыми кормятся их гусеницы. По нашим наблюдениям, для большинства видов булавоусых чешуекрылых региональной фауны подобная зависимость не выражена. Спектр кормовых пород имаго зависит, прежде всего, от состава цветковых растений в местообитаниях гусениц вида и от особенностей фенологии растений и имаго. Если кормовое растение личинки является хорошим нектароносом и цветет в период лёта имаго вида, то бабочка действительно предпочитает питаться именно на нем. Это характерно, например, для голубянок *Polyommatus icarus*, *Aricia eumedon*. Бабочки парусника *Parnassius phoebus* на Урале появляются уже после цветения основного кормового растения гусениц – радиолы розовой, поэтому они питаются совсем на других травах. Совершенно различны кормовые растения у гусениц и имаго многих видов бархатниц, а также дендрофильных видов (*Gonepteryx rhamni*, *Nymphalis antiopa*).

Для того чтобы точно установить, чем определяется выбор бабочкой того или иного цветка, необходимы специальные этологические, морфофизиологические и биохимические исследования индивидуалистического характера. Но общее представление о степени

избирательности объекта пищи бабочками можно получить и в ходе полевых фаунистических сборов. В таблице 24 приведены результаты наблюдений за питанием пяти видов булавоусых чешуекрылых, проводившихся нами в течение летнего сезона 1996 г. на одном из смешанно-крупнотравных лугов горно-лесного пояса Приполярного Урала. Совсем не посещались бабочками купальница европейская и ветреница пермская. Не пользовались «популярностью» среди них очиток пурпурный, иван-чай узколистный. Чаще других на соцветиях реброплодника уральского можно было встретить червонца *Lycaena hippothoe*, а на лютиках - чернушку *Erebia ligea*. Все виды охотно питались нектаром горца большого, который является основным кормовым растением имаго дневных чешуекрылых на Урале и в Заполярье. Это подтверждают и работы других исследователей (Баранчиков, Малоземов, 1975). Всем другим предпочитались цветы герани лесной и белоцветковой бабочками перламутровки *Clossiana thore*. Это, пожалуй, единственный пример в региональной фауне Papilionoidea с выраженной избирательностью кормовой породы. Белянка *Pieris napi* до середины июля питалась, преимущественно, на геранях и горце. Немногочисленные особи второго поколения кормились на скерде сибирской и чертополохе, которые зацветают к концу летнего периода. Чернушка *Erebia ligea* в начале лета питалась, в основном, нектаром герани и горца, позже на валериане волжской, а последние особи в августе посещали чаще других скерду и чертополох. В равнинной части средней тайги смена кормовых пород имаго данного вида выражена еще отчетливее. По нашим наблюдениям, в окрестностях г. Ухты в середине июля бабочки кормятся исключительно на лютиках, позже в их рационе появляется нектар скерды сибирской, а часть особей в это время перемещается на клеверные и нивяниковые луга. В августе на лугах чернушек данного вида почти нет – бабочки держатся на лесных опушках, обочинах дорог, пустырях, где цветут позднелетние виды растений семейства астровых – чертополох курчавый, бодяки, лопухи и осоты.

Таким образом, если цветущие в местообитаниях гусениц растения чем-то не подходят или их просто недостаточно для бабочек, то последние, как правило, перемещаются в другие биотопы. Появляется так называемый кормовой участок, или кормовая станция имаго.

Кормовой участок имаго – одно из местообитаний бабочки, которое она посещает исключительно для питания нектаром цветущих растений, органическими растворами или водой. Кормовой участок имаго не совпадает с местообитанием гусеницы (является другим биотопом) и может располагаться на значительном удалении от последнего.

Таблица 24 – Степень избирательности некоторыми видами булавоусых чешуекрылых цветущих трав смешанно-крупнотравного луга в горно-лесном поясе Приполярного Урала).

Название растения	Значения индекса Джейкобса (<i>D</i>) для разных видов бабочек				
	<i>Pieris napi</i>	<i>Clossiana titania</i>	<i>Clossiana thore</i>	<i>Erebia ligea</i>	<i>Heodes hippothoe</i>
Лютик	-0.21	-1.00	-1.00	0.31	-0.51
Купальница европейская	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00
Ветреница пермская	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00
Очиток пурпурный	-0.23	-0.20	-1.00	-0.20	0
Лабазник вязолистный	-0.33	-0.34	-1.00	0.22	-0.10
Герани лесная и белоцветковая	0.46	0.33	0.86	0.12	0.23
Горец большой	0.54	0.75	0.13	0.39	0.59
Реброплодник уральский	0	-1.00	-1.00	0	0.26
Скерда сибирская	0.18	0.36	-0.21	0.61	0.16
Чертополох курчавый	0.44	0.34	0	0.35	0
Валериана волжская	0	0.35	0.26	0.48	0.56
Иван-чай узколистный	-0.54	-0.75	-1.00	-0.57	-0.26
Вероника длиннолистная	0	-0.26	-1.00	0	0.15

На описанной выше ухтинском трансекте луговые сообщества являются кормовой стацией имаго для таких дендрофильных видов, как *Aporia crataegi*, *Gonepteryx rhamni*, *Nymphalis antiopa*. Личиночные стадии развития этих чешуекрылых проходят в близлежащих лесах. Бабочки шашечницы *Euphydryas maturna* питаются нектаром цветков лютиков, герани лесной, лабазника вязолистного, одуванчика лекарственного, растущих на крупнотравном лугу. Однако последний не является кормовым участком имаго, так как здесь же происходит кладка яиц и развитие гусениц этого вида перед первой зимовкой. Олиготрофные и мезотрофные болота таежной зоны в середине июня, когда на них обильно цветут морошка, вересковые и брусничные растения, становятся характерными кормовыми стациями для имаго эвритопных белянок *Pieris napi*, *P. rapae* и многих видов луговой преференции.

Численность видов, определяемая методами фаунистических исследований, часто бывает значительно выше именно на кормовых участках имаго, чем в основных местообитаниях их гусениц. Наибольшее количество особей голубянки *Aricia nicias* на ухтинской трансекте было обнаружено на нивяниковых и клеверных лугах. В данных растительных сообществах - это один из самых обильных видов булавоусых чешуекрылых. Однако развитие его гусениц проходит на листьях герани лесной, которая входит в состав смешанно-крупнотравных фитоценозов. К моменту вылета имаго *Aricia nicias* (вторая половина

июля) герань лесная, как и большая часть нектароносных растений крупнотравных лугов, уже отцветает, поэтому бабочки в массе перемещаются на соседнее мелкотравье.

Надо отметить, что кормовые участки не являются единственными, которые временно посещают бабочки. Многие местообитания имаго прямо не связаны с их питанием. Например, на Северном Урале большие скопления бабочек парусника *Papilio machaon* собираются на разогретых солнцем скалах и каменных останцах в горно-тундровом поясе. Данное явление известно как «hilltoping» (Shields, 1968). Иногда они заносятся сюда ветром. Однако нам неоднократно приходилось наблюдать, как особи парусника активно преодолевали обширные тундровые участки. Среди скал и останцов обычно происходит спаривание самок и самцов вида. Откладывая яйца самки улетают на подгольцовые луга, где проходит личиночная фаза развития.

Перламутровка *Argynnis raphia* предпочитает держаться вблизи мелколиственных деревьев, в кронах которых отдыхает и укрывается в случае опасности. Правда, мелколиственные леса могут быть и местообитаниями личинок этой перламутровки, так как они развиваются на фиалках и малине, часто присутствующих в нижних ярусах данных растительных сообществ. Стремление держаться возле деревьев и кустарников отмечено и у перламутровки *Clossiana thore* на Урале. В случае опасности эти бабочки также предпочитают затеряться среди ветвей берез, осин или ив.

Понятия о местообитаниях, в которых бабочки кормятся, переживают опасность или спариваются, являются очень важными при характеристике видового разнообразия булавоусых чешуекрылых с той точки зрения, что они, чаще всего, неспецифичны для вида. Куда полетит бабочка питаться нектаром или прятаться в случае опасности, во многом определяется размещением (сочетанием) различных биотопов на местности. Этот фактор мы относим к группе случайных. Он является причиной того, что с одной стороны видовые комплексы булавоусых чешуекрылых в одной географической точке и в однотипных местообитаниях могут отличаться, в том числе и по составу фоновых видов, а с другой – группировки видов на участках, принадлежащих к разному типу местообитаний, но расположенных в непосредственной близости друг от друга, могут иметь довольно высокий уровень сходства. Например, в окрестностях биостанции СыктГУ на смешанно-крупнотравных лугах, соседствующих со сфагновыми болотами и сосняками, можно довольно часто обнаружить желтушку *Colias palaeno*, перламутровок *Clossiana eunomia*, *Boloria aquilonaris*, сенницу *Coenonympha tullia*. В том же районе на смешанно-крупнотравных лугах, окружающих старицы и озера долины р. Вычегды данные чешуекрылые встречаются крайне редко.

Таким образом, состав и структура топических группировок булавоусых чешуекрылых складывается под влиянием целого ряда общеэкологических, специфичных для данной группы насекомых и случайных факторов. Поэтому представить обобщенную картину разнообразия Papilionoidea, как и других таксономически близких групп животных, с помощью типологических описаний достаточно сложно. Необходимо также учитывать хронологический аспект устойчивости топических группировок булавоусых чешуекрылых. Здесь мы приведем результаты наблюдений за изменением численности, встречаемости фоновых видов на описанной выше трансекте в окрестностях г. Ухты, произошедшие за 10 лет наблюдений (табл. 25).

В условиях средней тайги Русской равнины луговые фитоценозы на плакорах неустойчивы и если не используются под сенокосы или пастбища, начинают постепенно закусариваться. В период исследований на дороге началась автогенная восстановительная сукцессия, которая существенно повлияла на структуру населения булавоусых чешуекрылых. На переувлажненном участке осокового луга (I) постоянного населения булавоусых чешуекрылых нет, встречаются лишь единичные бабочки, залетающие из других местобитаний. Два смешанно-крупнотравных луга (II, IV) заросли ивами, превратившись в разреженные крупнотравные ивняки. В 1997 г. это были одни из наиболее богатых дневными бабочками участков. Закусаривание привело к значительному снижению видового разнообразия и перестройке структуры топической группировки чешуекрылых. Лидирующие позиции сохранили лишь лугово-лесные чернушки *Erebia ligea* и *E. euryale*, их относительное обилие даже выросло. Кроме того, в состав фоновых видов вошли беляночка *Leptidea sinapis* и перламутровка *Clossiana euphrosyne*. Третий участок смешанно-крупнотравного луга (VIII) к 2006 г. сменился вейниково-разнотравным лугом с подростом березы, что сильно повлияло на структуру населения дневных чешуекрылых. Количество видов сократилось более чем вдвое, наиболее обильные виды – эвритоппные *E. ligea*, *E. euryale*, *Pieris napi*. На соседнем вейниково-разнотравном лугу, который превратился в зарастающий березой чистый вейниковый луг постоянное население булавоусых чешуекрылых распалось. Сильно трансформировалась ассамблея дневных бабочек на участке V, где клеверно-злаковый луг сменился мелкозлаковой ассоциацией с кустарниками и деревьями. Характерное для клеверных и нивяниковых лугов население, в котором преобладали голубянки *Aricia nicias*, *Polyommatus semiargus*, *P. icarus*, заместилось на обедненную группировку с доминирующими по численности чернушками *E. ligea*, *E. euryale*. Менее изменился облик группировок булавоусых чешуекрылых лабазникового луга (III), который стал зарастать березой и кустарниками, и на мелкотравных лугах с участием нивяника (VI, VII).

В 2006 г. на трансекте было зарегистрировано 41 вид булавоусых чешуекрылых. Исчезли постоянно обитавшие на лугах *Cupido alcetas*, *Polyommatus amanda*, *Fabricianna adippe*, *Speyeria aglaja*, резко снизилась численность доминирующих на отдельных участках *Lycaena virgaureae*, *Aricia nicias*, *Clossiana selene*. В тоже время отмечено появление немногочисленных болотных и болотно-лесных видов *Boloria aquilonaris*, *Clossiana eunomia*, *Oeneis jutta*, *Erebia embla*, проникших по дороге с близлежащего сфагнового болота, а также обитателей мелколиственных лесов *Limenitis populi*, *Argynnis paphia*.

Таким образом, на трансекте за десять лет произошли заметные изменения в растительном покрове, отразившиеся на структуре населения дневных бабочек. Уровень альфа-разнообразия чешуекрылых практически на всех участках снизился, дифференцирующее разнообразие вдоль трансекта также уменьшилось. Можно прогнозировать, что данная тенденция продолжится, и с развитием древесного покрова население булавоусых чешуекрылых на трансекте подвергнется значительной редукции, что характерно для опушечно-лесных плакорных местообитаний средней тайги.

Состав и структура топических группировок булавоусых чешуекрылых во многом зависит от характера жизненного цикла видов, а также от продолжительности и времени лёта бабочек. Наличие фенологических аспектов имаго необходимо учитывать и при проведении количественных учетов видов в их местообитаниях. Поэтому данный вопрос требует специального освещения перед описанием разнообразия и пространственно-хронологической динамики топических группировок на изучаемой территории.

Как известно, булавоусые чешуекрылые относятся к насекомым с полным превращением, жизненный цикл которых включает чередование стадий, различающихся по морфологии и экологии – яйцо, личинку (гусеницу), куколку и имаго (бабочку).

Продолжительность каждой стадии, обыкновенно, имеет какие-то временные рамки, специфичные для вида. Кроме того, она находится в определенной зависимости от климатических условий местности, микроклимата местообитания, погодных особенностей года и от ряда других причин (например, на продолжительность развития гусеницы может повлиять вид растения, которым она питается). В целом же, с некоторыми упрощениями можно считать, что в данной географической точке и в данном типе местообитания у разных видов булавоусых чешуекрылых метаморфоз происходит через определенные промежутки времени, продолжительность которых достаточно постоянна.

По стадии, на которой вид зимует, и по числу генераций, появляющихся у него в теплое время года, всех булавоусых чешуекрылых ЕСВР можно разделить на шесть основных групп (рис. 30).

Таблица 25 – Изменение населения булавоусых чешуекрылых на трансекте в период с 1997 по 2006 гг.

№ вы-дела	1997 г.		2006 г.	
	Фитоценоз	Относительное обилие (%) фоновых видов, показатели разнообразия	Фитоценоз	Относительное обилие (%) фоновых видов, показатели разнообразия
I	Осоковый луг	Фоновых видов нет. $S = 2$.	Осоковый луг	Фоновых видов нет. $S = 7$.
II	Смешанно-крупнотравный луг	<i>Erebia ligea</i> (19)*, <i>E. euryale</i> (17)*, <i>Brenthis ino</i> (9), <i>Pieris napi</i> (9), <i>Eumedonia eumedon</i> (7,5), <i>Euphydryas maturna</i> (7)*. $S = 21$, $d = 0,171$.	Крупнотравный ивняк	<i>Erebia ligea</i> (29)*, <i>E. euryale</i> (26)*, <i>Leptidea sinapis</i> (17), <i>Clossiana euphrosyne</i> (16). $S = 13$, $d = 0,227$.
III	Лабазниково-разнотравный луг	<i>Erebia ligea</i> (15)*, <i>Brenthis ino</i> (13), <i>E. euryale</i> (11)*, <i>Clossiana selene</i> (8), <i>Euphydryas maturna</i> (8)*. $S = 21$, $d = 0,153$.	Лабазниковый луг, зарастающий березой, ивой и ольхой	<i>Brenthis ino</i> (28), <i>Erebia ligea</i> (8)*, <i>E. euryale</i> (8)*, <i>Euphydryas maturna</i> (7)*. $S = 16$, $d = 0,193$.
IV	Смешанно-крупнотравный луг	<i>Erebia ligea</i> (23)*, <i>E. euryale</i> (18)*, <i>Brenthis ino</i> (11), <i>Clossiana selene</i> (9), <i>Pieris napi</i> (8). $S = 37$, $d = 0,133$.	Крупнотравный ивняк	<i>Erebia ligea</i> (42)*, <i>E. euryale</i> (39)*, <i>Leptidea sinapis</i> (16). $S = 11$, $d = 0,245$.
V	Клеверно-злаковый луг	<i>Pseudoaricia nicias</i> (18), <i>Erebia ligea</i> (13)*, <i>Cyaniris semiargus</i> (12), <i>Polyommatus icarus</i> (10). $S = 25$, $d = 0,144$.	Душистоколосковый луг с подростом сосны и березы	<i>Erebia ligea</i> (36)*, <i>E. euryale</i> (33)*. $S = 8$, $d = 0,269$.
VI	Клеверно-нивяниковый луг	<i>Cyaniris semiargus</i> (16), <i>Aricia nicias</i> (15), <i>Polyommatus icarus</i> (10), <i>Heodes virgaureae</i> (7). $S = 20$, $d = 0,121$.	Нивяниковый луг с подростом сосны и березы	<i>Polyommatus semiargus</i> (19), <i>P. icarus</i> (14), <i>Erebia ligea</i> (12)*, <i>Pieris napi</i> (9). $S = 18$, $d = 0,187$.
VII	Нивяниковый луг	<i>Polyommatus semiargus</i> (15), <i>P. icarus</i> (12), <i>Heodes virgaureae</i> (7,5), <i>Pieris napi</i> (7). $S = 20$, $d = 0,105$.		
VIII	Смешанно-крупнотравный луг	<i>Erebia ligea</i> (18)*, <i>E. euryale</i> (16)*, <i>Brenthis ino</i> (16), <i>Euphydryas maturna</i> (8)*, <i>Clossiana euphrosyne</i> (7,5). $S = 20$, $d = 0,166$.	Вейниково-разнотравный луг с участием ивы	<i>Erebia ligea</i> (29)*, <i>E. euryale</i> (24)*, <i>Pieris napi</i> (12,5). $S = 9$, $d = 0,273$.
IX	Вейниково-разнотравный луг	<i>Erebia ligea</i> (24)*, <i>E. euryale</i> (20)*, <i>Pieris napi</i> (17), <i>Brenthis ino</i> (11). $S = 32$, $d = 0,195$.	Вейниковый луг с подростом березы	Фоновых видов нет. $S = 12$.

Звездочкой обозначены виды с двухгодичной генерацией, относительное обилие которых определялось по сумме численности группировок четного и нечетного года.

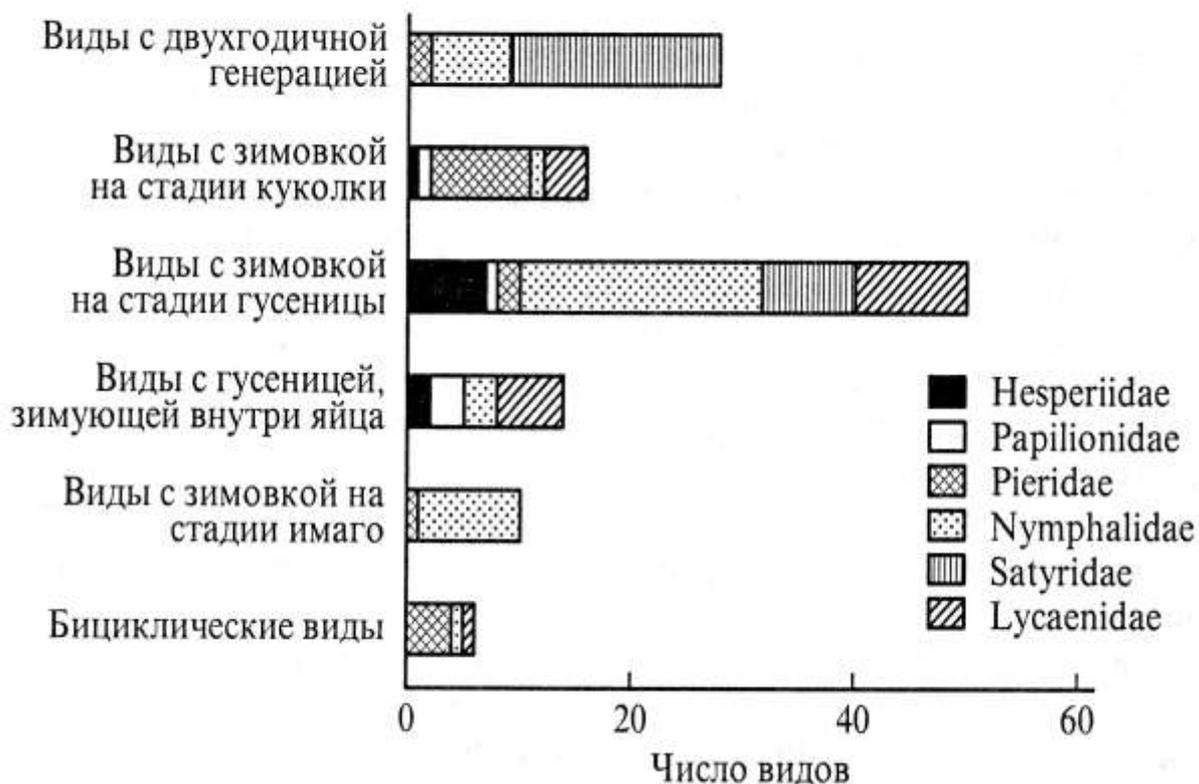


Рисунок 30 – Число видов и таксономический состав групп булавоусых чешуекрылых, объединенных по типам жизненного цикла.

Бициклические (бивольтинные) виды. Потенциально полициклических (развивающихся в южных частях своего ареала в двух-трех поколениях) видов булавоусых чешуекрылых в фауне региона насчитывается более полутора десятка. Однако в условиях короткого безморозного периода у большинства из них успевает развиваться лишь одна генерация и таким образом на рассматриваемой территории они входят в состав моноциклических видов. Таковыми, например, являются парусник *Papilio machaon*, желтушка *Colias hyle* и некоторые другие.

У ряда широко распространенных видов булавоусых чешуекрылых с увеличением географической широты жизненный цикл изменяется в направлении: облигатный бициклизм \Rightarrow факультативный бициклизм \Rightarrow облигатный моноциклизм. Значительная меридиональная протяженность региона позволяет проследить это достаточно отчетливо. Сходное изменение жизненного цикла видов наблюдается и с увеличением высоты над уровнем моря в горах Урала. По нашим наблюдениям, булавоусых чешуекрылых, облигатно бициклических на всем своем распространении, в регионе нет. В равнинной части южной, средней и частично (до 65° с. ш.) северной тайги два поколения ежегодно появляются у огородных белянок – *Pieris napi*, *P. rapae*, *P. brassicae*. На Северном Урале в горно-лесном

и подгольцовом поясах вторая генерация наблюдается только у двух первых видов. На Приполярном Урале и в равнинной тайге севернее 65° с. ш. *Pieris napi* имеет факультативную вторую генерацию, а *Pieris rapae*, *Pieris brassicae* – одну. Наконец, в подзоне южной кустарниковой тундры и на Полярном Урале встречается одна *Pieris napi*, которая здесь является моноциклическим видом.

У некоторых видов второе поколение появляется лишь в отдельные теплые годы и носит, обычно, частичный характер. Так, у беляночки *Leptidea sinapi* за период исследований немногочисленные особи второй генерации на территории средней тайги наблюдались в августе 1989, 1990, 1995, 2000, 2013, 2010, 2016 гг. Пестрокрыльницу *Araschnia levana*) К.Ф. Седых (1974) относил к моноциклическим видам региона. По нашим наблюдениям, в 1990, 1995, 1998, 2000, 2013, 2010, 2016, 2018, 2019 гг. на территории средней тайги у данного вида появлялись немногочисленные особи летней генерации (*morfa prorsa*).

Из других представителей булавоусых чешуекрылых, отмеченных К.Ф. Седых (1974) для Республики Коми, как бициклические, за весь период исследований нами ни разу не было отмечено второе поколение у толстоголовки *Pyrgus malvae*, перламутровки *Clossiana selene*, червонцев *Lycaena helle*, *L. phlaeas*. Все они, кроме последнего вида, могут иметь частичное второе поколение в теплые годы в подзонах южной и средней тайги.

Второе поколение многих видов булавоусых чешуекрылых в регионе, как уже говорилось, носит частичный характер. Вылетает очень незначительная часть особей, которые, как правило, не дают потомства. Если же оно появляется, то не успевает развиваться до фазы, в которой данный вид обычно перезимовывает. Таким образом, бициклические виды булавоусых чешуекрылых на северных границах своего распространения имеют неустойчивые жизненные циклы. Здесь они, как правило, развиваются в одном поколении, но, сохраняя потенциальные возможности воспроизводить несколько генераций в год, реализуют их в теплые годы. Это вполне согласуется с общепринятыми представлениями о соответствии сезонных адаптаций насекомых к годовому ритму температур и об адаптивной стратегии видов, максимально эффективно использующих весь теплый период года (Данилевский, 1961).

Моноциклические (моновольтинные) виды с зимовкой на стадии имаго. На территории ЕСВР распространено 10 видов из двух семейств, зимующих во взрослом состоянии. Это лимонница *Gonepteryx rhamni* и нимфалиды *Nymphalis antiopa*, *N. polychloros* и *N. xanthomelas*, *N. urticae*), *N. io*, *N. v-album*, *Polygonia c-album*, *Vanessa cardui*, *Vanessa atalanta*.

Моноциклические (моновольтинные) виды с зимовкой на стадии куколки. Кроме уже упоминавшихся бициклических огородных белянок *Pieris napi*, *P. rapae*, *P. brassicae*, горошковой беляночки *Leptidea sinapis* и пестрокрыльницы *Araschnia levana* куколка зимует еще у 12 видов. Это толстоголовка *Pyrgus malvae*, парусники *Papilio machaon*, *Iphiclides podalirius*, белянки *Pontia daplidice*, *P. callidice*, *Anthocharis cardamines*, голубянки *Callophrys rubi*, *Lycaena helle*, *Celastrina argiolus*, *Cupido minimus*. К этой же группе, очевидно, относится восточная беляночка *Leptidea morsei*, жизненный цикл которой на ЕСВР подробно не изучен.

Моноциклические (моновольтинные) виды с зимовкой на стадии гусеницы. Эта многочисленная группа булавоусых чешуекрылых неоднородна. В ее рамках можно выделить следующие варианты.

Виды, у которых зимует гусеница I возраста под яйцевыми оболочками. Подобным образом проводят зиму 14 видов из четырех семейств: толстоголовки *Hesperia comma*, *Thymelicus lineola*, парусники *Parnassius phoebus*, *Driopa mnemosyne*, перламутровки *Fabriciana adippe*, *F. niobe*, *Brenthis ino*, голубянки *Fixsenia pruni*, *Lycaena virgaureae*, *Plebeius argus*, *P. idas*, а также, вероятно, зефир *Thecla betulae*, жизненный цикл которого в регионе не изучен. Как правило, не покидают яйцо в период первой зимовки гусеницы чернушек *Erebia ligea*, *Erebia euryale*, развивающиеся в течение двух лет и поэтому не включенные в эту группу. У чернушки *Erebia ligea* в садках личинки некоторых особей под яйцевыми оболочками зимовали дважды, таким образом их жизненный цикл растягивался до трех лет.

У некоторых видов личинки нередко сами покидают яйцо и зимуют открыто. Подобное явление наблюдалось, например, у особей уральских популяций парусника *Parnassius phoebus* в 1992 г. (около 10 % особей) и в 2004 г. (до 90 % особей), а также у перламутровок *Fabriciana adippe* (15–20 %), *Brenthis ino* (до 90 %).

Виды, у которых зимует гусеница I возраста. К данной группе относится пять видов перламутровок: *Argynnis paphia*, *Speyeria aglaja*, *Boloria alaskensis*, *B. aquilonaris*, *Clossiana titania*. Литературные сведения о фенологии трех последних перламутровок противоречивы. Ю.П. Коршунов и П.Ю. Горбунов (1995) сообщают, что перламутровка (*Boloria aquilonaris*) зимует в III возрасте. Мы основываемся на многолетних наблюдениях за развитием гусениц среднетаежных локальных популяций вида в лабораторных садках. Во всех наших опытах личинки после выхода из яйца до зимовки не питались. Косвенным подтверждением этому может служить и тот факт, что бабочки перламутровки *Boloria aquilonaris* в регионе в большинстве пунктов летают во второй половине лета. Впрочем, полностью исключать возможность зимовки гусениц вида в более старших возрастах нельзя. Вероятно, в южных районах, где вид нередко появляется уже в конце июня, это

действительно имеет место. Для перламутровки *Boloria alaskensis* приводится двухгодичный цикл развития (Коршунов, Горбунов, 1995; Коршунов, 1996). По нашим наблюдениям, особи из североуральской популяции (ЛФ 141) в садках заканчивали развитие за один год. Однако на Полярном Урале эта перламутровка, вероятно, зимует дважды. Не исключено, что у перламутровки *Clossiana titania* даже в одной и той же географической точке зимуют гусеницы разных возрастов. В наших опытах в садках всегда зимовали молодые личинки. Очевидно, это характерно в природе для большинства особей, так как в таежной зоне региона основная масса бабочек летает сравнительно поздно - с середины июля до начала августа. Но единичные особи встречаются уже в июне. И этот факт можно связывать с зимовкой некоторых гусениц во II-III возрасте. На Приполярном Урале (р. Малый Паток) на одних и тех же участках пойменных лугов в первой декаде июля 1995 г. можно было встретить одновременно летающих и откладывающих яйца бабочек, куколок и еще питающихся гусениц IV-V возрастов. Это также может свидетельствовать о зимовке разновозрастных личинок.

Виды, у которых зимует гусеница II-IV возрастов. После зимовки личинки продолжают питаться и расти. Это свойственно большинству видов, зимующих на фазе гусеницы. Всего к данной группе принадлежит около 30 представителей региональной фауны Papilionoidea.

Виды, у которых зимует зрелая гусеница, после зимовки не питающаяся. Это наблюдается у толстоголовки *Pyrgus centaureae*, короткохвостки *Cupido alceas*, сатирид *Lasiommata maera*, *L. petropolitana*, *Aphantopus hyperantus*. У голубянок *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*, *Plebeius optilete*, *Aricia eumedon*, у толстоголовки *Carterocephalus palaemon* в отдельные годы гусеницы успевают развиться до последнего возраста уже перед зимовкой, но это явление носит, вероятно, частичный характер.

По литературным данным (Коршунов, Горбунов, 1995), у сатириды *Lasiommata petropolitana* зимует куколка. Возможно, что в южной части рассматриваемого региона часть гусениц вида действительно успевает окуклиться перед зимовкой. Об этом косвенно свидетельствует появление имаго вида в отдельные годы уже в конце мая.

Виды с двухгодичной генерацией. Несомненно, что растягивание сроков развития до двух, а иногда и до трех лет у чешуекрылых стало одним из приспособлений к существованию в условиях Севера и главным образом к короткому безморозному периоду. Об этом говорит тот факт, что подобный цикл развития имеют, преимущественно, представители фауны высоких широт. Кроме того, некоторые моноциклические виды на северных границах своих ареалов также могут развиваться в течение нескольких лет. Например, возможность двухгодичной генерации упоминается для особей парусника феба (*Parnassius*

phoebus) из арктических районов Америки (Scott, 1986). Факультативная двухгодичная генерация свойственна особям перламутровки *Clossiana eunomia*.

Упоминание о двухлетнем цикле развития перламутровки *Clossiana thore* на территории Финляндии в работе Ю.П. Коршунова и П.Ю. Горбунова (1995), а за тем и в нашей монографии (Татаринов, Долгин, 1999) связано с неточным переводом оригинальной работы А. Пеккаринена (Pekkarinen, 1977). На европейском Северо-Востоке эта перламутровка заканчивает свое развитие за один год. Тем не менее, наблюдения за биологией личинок полярноуральских особей в 1999 г. позволяют предполагать, что на северной границе ареала (Полярный Урал, Большеземельская и Малоземельская тундры) жизненный цикл у данного вида в холодные годы все-таки может растягиваться до двух лет.

В фауне булавоусых чешуекрылых ЕСВР виды, развивающиеся в течение двух лет, - обширная группа. Кроме чешуекрылых с факультативной двухгодичной генерацией, в нее входит около 20 видов из трех семейств. Среди них, прежде всего надо отметить всех бархатниц родов *Erebia* и *Oeneis*. В течение двух лет развиваются желтушка *Colias hecla*, шашечницы *Euphydryas maturna*, *E. ichnea*, *E. iduna*, перламутровки *Clossiana improba*, *C. polaris*. Вероятно, двухгодичная генерация свойственна и некоторым арктическим видам, жизненный цикл которых в регионе пока изучен плохо – перламутровкам *Clossiana chariclea*, *C. tritonia*.

Формально большинство булавоусых чешуекрылых с двухгодичной генерацией можно относить к группе видов с зимовкой на стадии гусеницы, так как оба года у них зимует личинка – первый раз в I–III возрастах, второй – в IV возрасте или зрелая, после зимовки сразу же окукливающаяся.

Растягивание сроков развития булавоусых чешуекрылых на два года обуславливает интересное явление – периодичность лёта имаго. Бабочки в популяции вылетают только в определенные (четные или нечетные) годы. Характер лёта (год, относительное обилие, сроки появления особей) могут отличаться у вида в разных частях его ареала. Нередко в одних и тех же местообитаниях параллельно сосуществуют группировки вида, разделенные во времени. По сути дела это разные локальные популяции, изоляция между которыми нарушается (вследствие возможности десинхронизации жизненного цикла) не чаще, нежели между теми, что разобщены пространственными барьерами.

К сожалению работ, специально посвященных фенологии чешуекрылых с двухгодичной генерацией, в научной литературе пока немного (Douwes, 1980; Иванов и др., 1987). Некоторые сведения можно подчерпнуть из общих фаунистических сводок (Scott, 1986, Коршунов, Горбунов, 1995 и другие). Все они ограничиваются лишь констатацией фактов периодичности лёта имаго в разных географических точках. Этого явно недоста-

точно, так как характер лёта многих видов может отличаться даже в одной и той же местности.

Иллюстрацией сказанному может служить наши наблюдения за летом имаго сатирид *Erebia embla*, *Oeneis jutta* в окрестностях г. Ухты (ЛФ 103). Здесь данные виды обитают, в основном, на сфагновых болотах и сосняках. В радиусе 20 км от города бабочек обоих видов можно встретить ежегодно. Однако если проводить сравнение по отдельным болотным массивам, то характер лёта вида на каждом из них оказывается разным.

В таблице 26 приведены результаты наблюдений за летом имаго обоих видов на шести болотных массивах, которые находятся на расстоянии от 3 до 18 км друг от друга и изолированы плакорными лесными формациями, поэтому какая-либо связь между видовыми группировками бархатниц данных местообитаний маловероятна. На участке I *Erebia embla* появляется ежегодно, но в нечетные годы численность вида значительно ниже, чем в четные. Имаго *Oeneis jutta* на этом болоте нами отмечалось только в 1993 и 1997 гг. в небольшой численности.

Участок II характеризуется присутствием в имагинальной форме обеих бархатниц в нечетные годы. На заболоченном участке просеки ЛЭП (III) обе бархатницы встречаются в четные годы. Однако в 1997 г. здесь была обнаружена единичная бабочка *Oeneis jutta*. Причина данного явления, очевидно, заключается в десинхронизации жизненного цикла некоторых особей или в миграции единичных бабочек по просеке из других местообитаний. На четвертом участке *E. embla* встречается в нечетные годы, а *Oe. jutta* – наоборот, только в четные; на другом болоте (V) взрослые особи *Oe. jutta* встречены в значительном количестве в нечетный год и не найдены на следующий, *E. embla* здесь отсутствует. Наконец, шестой участок заселяет лишь *E. embla*, имаго которой летает в нечетные годы

Таблица 26 – Характер лёта сатирид *Erebia embla*, *Oeneis jutta* на болотах в окрестностях Ухты.

Год	I		II		III		IV		V		VI	
	Embla	Jutta										
1990	++	—	—	—	+	+	—	++	—	—	?	?
1992	++	—	—	—	+	+	—	++	—	—	?	?
1993	+	+	+	++	—	—	++	—	—	++	+	—
1994	++	—	—	—	+	+	—	++	—	—	?	?
1997	+	+	+	++	—	+(1)	++	—	—	++	+	—

Примечание. Embla — *Erebia embla*; Jutta — *Oeneis jutta*. Римскими цифрами обозначены исследованные болотные массивы. Вид: «—» — отсутствует; + — встречается в небольшом количестве; ++ — встречается в большом количестве. ? — исследования не проводились.

(вопрос о наличии параллельной группировки не изучался). Чернушка *Erebia ligea* распространена по всей таежной зоне региона. Это эвритопный вид, спектр заселяемых местообитаний которого гораздо шире, чем у выше упомянутых болотных видов бархатниц. Поэтому при характеристике ее жизненного цикла вполне допустимо рассматривать не отдельные участки и типы местообитаний, а более обширные территории. Установлено, что данный вид встречается ежегодно в по всей подзоне средней тайги. В окрестностях г. Ухты (ЛФ 103) численность вида в нечетные годы гораздо ниже, чем в четные. В других точках региона характер лёта вида исследовался в течение одного полевого сезона. Бабочки *E. ligea* были обнаружены в нечетные годы - на биостанции СыктГУ, в горно-лесном поясе Приполярного Урала (ЛФ 88), в четные – в подгольцовом поясе Северного Урала (ЛФ 141), горно-лесном поясе Приполярного Урала (ЛФ 98).

Лёт имаго чернушки *Erebia euryale* в окрестностях городов Сыктывкара (ЛФ 146) и Печоры (ЛФ 66), на Среднем Тимане (ЛФ 72), Мезени (ЛФ 79) и в горно-лесном поясе Приполярного Урала (ЛФ 88) зарегистрирован в нечетные годы. В подгольцовом поясе Северного Урала (ЛФ 141), в горно-лесном поясе Приполярного Урала (ЛФ 98) бабочки отмечались нами в четные годы. Ежегодно и примерно в равной численности имаго вида встречается в предгорьях Северного Урала (ЛФ 140) и на восточном макросклоне Полярного Урала (ЛФ 44). В окрестностях г. Ухты (ЛФ 103) бабочки этого вида летают исключительно в четные годы. Чернушка Росса (*Erebia rossii*) на Полярном Урале (ЛФ 43) на стадии имаго встречается ежегодно. На Приполярном Урале (ЛФ 98) эту бабочку мы зарегистрировали в 1996 г., а в 2000 г. в бассейне р. Кожим (ЛФ 62), в нечетные годы - на территории Большеземельской тундры (ЛФ 32, 41, 42). Ежегодно на Полярном Урале отмечались нами и другими исследователями (Коршунов и др., 1985; Горбунов, Ольшванг, 1993) *Clossiana polaris*, *Erebia disa*, *E. embla*, *E. discoidalis*, *E. fasciata*, *E. dabanensis*, *Oeneis melissa*, *Oe. jutta*, *Oe. magna*, *Oe. bore*, *Oe. norna*. В четные годы на Северном (ЛФ 141) и Приполярном Урале (ЛФ 98) регистрировались *Oeneis melissa*, *Oe. jutta*, *Oe. magna* (только на Приполярном Урале), *Oe. norna*. В нечетные годы на Полярном Урале (ЛФ 44) встречается перламутровка *Clossiana improba*, в Большеземельской тундре (ЛФ 32) – перламутровки *Clossiana polaris*, *C. improba*, сатириды *Erebia jeniseiensis*, *E. disa*, *E. fasciata*, *Oeneis norna*, *O. bore*.

Заканчивая разговор о типах жизненного цикла у булавоусых чешуекрылых фауны ЕСВР, отметим, что у части видов стадия, на которой они зимуют, в регионе пока остается достоверно неизвестной. Таковыми, например, являются желтушка *Colias tyche*, сенницы *Coenonympha hero*, *C. pamphilus*, голубянки *Glaucopsyche alexis*, *Polyommatus eros tai-*

myrensis. У голубянки *Agriades glandon aquilo*, по литературным данным (Scott, 1986; Коршунов, Горбунов, 1995), зимует гусеница или куколка.

При изучении структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых, путем учета обилия имаго, надо обязательно обращать внимание на особенности жизненного цикла видов. В первую очередь это касается бициклических чешуекрылых и тех, которые развиваются в течение двух лет. Определение их численности в биогеоценозах - проблема даже не техническая, а концептуальная. Если брать во внимание трофодинамический аспект биогеоценологии, то численность бициклических чешуекрылых в сообществе должна складываться из количества особей первой и второй генерации. Естественно, что в этом случае обилие данных видов, особенно успевающих дать полноценное второе поколение, в топической группировке будет всегда относительно высоким. С позиций популяционной биологии численность бивольтинных видов должна определяться по количеству особей одной генерации, независимо от скорости «оборота поколений». Очевидно, что второй подход наиболее приемлем в геоэкологических работах.

При сборе материала обилие бициклических видов булавоусых чешуекрылых определялось по количеству особей первого (перезимовавшего на стадии куколки) поколения. Данный подход кажется нам наиболее правильным, так как у многих видов второе поколение носит частичный характер. Кроме того, проведение исследований в конце летнего периода, особенно в горах и на севере региона, проходит, обычно, в условиях плохой погоды, что увеличивает возможность ошибки в учетах численности видов. Обилие видов, зимующих на стадии имаго, определялось по количеству особей появившихся из куколок летом, так как численность перезимовавших бабочек, обычно, очень низкая. Наконец, при определении обилия чешуекрылых с двухгодичной генерацией необходимо всегда помнить, что за один летний период можно учесть только ту часть особей вида, заселяющих биогеоценоз, которая в этот год достигла имагинальной фазы развития. При этом численность смежной (вылетающей на следующий год) группировки вида может быть или сходной, как у многих бархатниц на Полярном Урале (*Erebia disa*, *E. embla*, *E. rossii*, *Oeneis jutta* и другие), или значительно меньшей, вплоть до полного отсутствия бабочек (*Erebia ligea*, *E. euryale* в окрестностях г. Ухты). Поэтому для получения объективных данных об их численности необходимо проведение исследований на учетном участке как минимум в течение двух летних сезонов.

При проведении количественных учетов булавоусых чешуекрылых в природных сообществах необходимо помнить о существовании фенологических комплексов, или аспектов (Баранчиков, 1979) булавоусых чешуекрылых. Устойчивость жизненных циклов у большинства видов приводит к тому, что с одной стороны бабочки летают в разные сроки,

с другой – образуются более-менее постоянные группы одновременно присутствующих в имагинальной фазе видов (Фалькович, 1979; Несина, 1994, 1997; Nesina, 1994; Аникин, 1997). В связи с этим полное представление о составе и структуре топических группировок булавоусых чешуекрылых можно получить, лишь проводя исследования в течение всего летнего сезона и таким образом, проследив смену всех фенологических аспектов имаго. В противном случае будет учтена лишь часть видов, летающих в период сборов, тогда как другие, находящиеся в это время на преимагинальных фазах развития, выпадут из поля зрения лепидоптеролога.

Как показывают наблюдения, число фенологических аспектов булавоусых чешуекрылых, их видовой состав, сроки существования определяются, прежде всего, естественной климатической структурой года в данной местности, экологическими особенностями (мезо-, микроклимат, фенология растений) местообитаний, а также погодными условиями того или иного года.

На лугах и в мелколиственных лесных формациях равнинной тайги, горно-лесного и подгольцового поясов Северного Урала хорошо выделяются три фенологических аспекта: весенне-раннелетний, летний и позднелетний. Весенне-раннелетний аспект составляют виды, зимующие на стадии имаго и куколки (в первую очередь бициклические). Они появляются уже в первые теплые дни в мае и продолжают встречаться до конца июня. Самым богатым по числу видов является летний аспект. Сюда входят, преимущественно, чешуекрылые, зимующие на личиночной стадии. Позднелетний аспект знаменует вылетом бабочек нового поколения бициклических видов и тех, что останутся зимовать на стадии имаго и войдут на следующий год в состав раннелетнего комплекса (табл. 27).

На болотах таежной зоны можно выделить два фенологических аспекта имаго булавоусых чешуекрылых: раннелетний и позднелетний. Собственно болотные виды во взрослом состоянии появляются очень рано. Причины этого, на наш взгляд, исторического плана – реликтовые формы сохранили тундровый характер вылета в первые дни безморозного периода. Со второй половины июля болота оказываются «пустыми». Из настоящих болотных видов в это время летает только один – перламутровка *Boloria aquilonaris*. Остальные чешуекрылые – виды луговой ориентации, они избегают моховых и кустарниковых участков, предпочитая держаться на травянистых лаггах.

На Полярном Урале и в Большеземельской тундре отдельные фенологические аспекты имаго выделить трудно - настолько близки и непродолжительны сроки лёта бабочек у всех обитающих здесь видов. Мы склонны говорить только об одном летнем аспекте со второй половины июня до середины июля. Указанные сроки очень приблизительны, поскольку ежегодно в зависимости от погодных условий они способны изменяться в значи-

тельной степени. Чаще всего период лёта бабочек из-за холодов растягивается до начала августа (табл. 28).

Погодные особенности года могут существенно влиять на сроки лёта имаго. Так, в Северном Приуралье в 1992 г. из-за холодной дождливой погоды в июне и в первой половине июля смену фенологических аспектов имаго *Diurna* четко проследить было нельзя. Во второй половине июля-начале августа на лугах здесь одновременно летали малиница *Callophrys rubi*, *Anthocharis cardamines* и червонец *Lycaena virgaureae* с перламутровкой *Argynnis paphia*. В 2000 г. на Приполярном Урале (ЛФ 62) сухая и жаркая погода в июне-июле явилась причиной того, что лёт основной массы бабочек закончился уже в первой декаде июля. Например, с 30 июня перестали встречаться в имагинальной стадии многие тундровые виды: сатириды *Erebia discoidalis*, *E. disa*, *E. rossii*, *Oeneis bore* и некоторые другие. Подробные сведения о числе и видовом составе фенологических аспектов имаго приводятся при характеристике топических группировок в последующих разделах главы.

6.1 Структура и разнообразие топических группировок видов

По нашей оценке булавоусые чешуекрылые на ЕСВР постоянно или временно заселяют более 130 типов местообитаний. Уровень видового богатства, состав и соотношение обилий видов в разных местообитаниях сильно различаются. Например, на вершинах более 1000 м над ур. м. на Заполярном, Полярном и Приполярном Урале в каменистых лишайниковых тундрах у границы с поясом холодных гольцовых пустынь постоянно обитает лишь один-два вида дневных бабочек, а на одном участке нивяникового или смешанно-разнотравного луга в подзоне средней тайги Русской равнины и горно-лесного пояса Северного Урала течение летнего сезона можно встретить до 40 видов. Еще изменчивее состав и соотношение обилий видов *Papilionoidea* в различных природных сообществах. Естественно, допустимый объем рукописи диссертации не дает возможности подробно охарактеризовать все изученные топические группировки, поэтому будут представлены лишь наиболее характерные, формирующие обобщенный облик, своего рода «портрет» населения *Papilionoidea* природных сообществ региона. Это основа пространственно-типологической структуры населения булавоусых чешуекрылых ЕСВР. Ее образуют самые распространенные, типичные для региона группировки, объединяющие 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 ЕСВР.

Представляемые в работе 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 районах ЕСВР. Состав, обилие видов в исследованных топических группировках Papilionoidea, оценка уровня видового разнообразия представлены в табличной форме и из-за большого объема данных вынесены в приложение 8.

6.1.1 Видовые группировки лесных местообитаний

Хвойные и хвойно-мелколиственные леса. Большая часть плакорных пространств северо-востока Русской равнины, Северного и Приполярного Урала покрыты таежными лесами, преимущественно еловых и сосновых формаций. На Среднем и Северном Тимане, севере Приполярного Урала и Полярном Урале достаточно большие площади заняты лиственничными насаждениями. В них постоянно или временно обитает около 70 представителей булавоусых чешуекрылых, т.е. более 50 % состава региональной фауны. Тем не менее, топические группировки видов с устойчивой, поддающейся типологическому описанию структурой в зональных хвойных насаждениях практически не формируются. Как уже говорилось в разделе 5.2, в процессе естественной 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 подобных смешанных и подрастающих лесных сообществ 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.

Практически не заселены булавоусыми чешуекрылыми старовозрастные (малонарушенные, спелые, приспевающие) темнохвойные еловые сообщества (зеленомошные, долгомошные, сфагновые, травянистые) в подзонах южной и средней тайги, где значительна высота и сомкнутость крон деревьев, а также мало привлекательный для бабочек состав кустарничков и трав. Отдельные виды – белянки *Leptidea morsei*, *L. sinapis*, *Aporia*

crataegi, *Colias palaeno*, голубянка *Callophrys rubi*, нимфалиды *Nymphalis antiopa*, *Polygonia c-album*, *Clossiana titania*, *C. thore* (на Урале), чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*, *E. embla* и некоторые другие – могут обитать в «окнах» вывала деревьев, на антропогенных просеках (лесотаксационные ходы, ЛЭП), лесных дорогах и тропах, а также в приручьевых крупнотравных участках.

В подзонах северной и особенно крайнесеверной тайги, где древостой в лесах более разреженный, булавоусые чешуекрылые нередко заселяют травянистые ельники. В данной работе мы представим результаты исследований структуры видовых группировок *аконитово-вейниковых ельников*, которые обследовались нами в горно-лесном поясе Приполярного Урала (ЛФ 62) в 2000 и 2019 гг. Кроме ели сибирской, в состав этих фитоценозов входят березы пушистая и извилистая, лиственница сибирская. В подлеске встречаются рябина, шиповник, можжевельник сибирский, различные ивы. В травяно-кустарничковый покрове доминируют аконит северный, вейник, иван-чай узколистый, герань белоцветковая. На трех участках в общей сложности было зарегистрировано 28 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.1). Наиболее обильные и постоянные обитатели рассматриваемых ельников – чернушки *Erebia euryale*, *E. ligea*, на долю которых в сборах 2000 г. приходилось более 50 % особей всех видов, в 2019 г. относительное обилие данных видов в совокупности составило около 35 %. В состав фоновых видов почти на всех участках входила также голубянка *Plebeius optilete*, обычны в рассматриваемых местообитаниях желтушка *Colias palaeno*, голубянка сеница *Coenonympha tullia*. Их относительное обилие на учетных участках колебалось от 6 до 13 %. В целом, топические группировки булавоусых чешуекрылых исследованных ельников характеризуются большим числом низкообильных и единично встречающихся видов. Сходство группировок травянистых ельников по составу и обилию видов одного года довольно высокое – во всех случаях более 80 %, что объясняется, прежде всего, их принадлежностью к одной ЛФ.

Топические группировки *Papilionoidea* в светлохвойных сосновых лесах также небогаты видами, но в целом разнообразнее, чем в ельниках. Очень мало видов встречается в сухих лишайниковых (чистых лишайниковых, бруснично-лишайниковых, чернично-лишайниковых) борах. Древостой данных лесных сообществ состоит из сосны, с редкой примесью березы и ели. В напочвенном покрове преобладают лишайники рода *Cladina* («ягель»), травяно-кустарничковый ярус очень разреженный и бедный видами.

Таблица 27 – Календарь лёта булавоусых чешуекрылых на лугах средней тайги Русской равнины.

Название вида	Июнь						Июль						Август						
	1	5	10	15	20	25	1	5	10	15	20	25	1	5	10	15	20	25	30
<i>Carterocephalus palaemon</i>																			
<i>C. silvicola</i>																			
<i>Leptidea sinapis</i>																			
<i>Aporia crataegi</i>																			
<i>Pieris rapae</i>																			
<i>P. napi</i>																			
<i>Anthocharis cardamines</i>																			
<i>Gonepteryx rhamni</i>																			
<i>Limenitis populi</i>																			
<i>Nymphalis antiopa</i>																			
<i>Polygonia c-album</i>																			
<i>Vanessa cardui</i>																			
<i>Araschnia levana</i>																			
<i>Euphydryas maturna</i>																			
<i>Clossiana selene</i>																			
<i>C. euphrosyne</i>																			
<i>Brenthis ino</i>																			
<i>Argynnis aglaja</i>																			
<i>A. paphia</i>																			
<i>Lasiommata maera</i>																			
<i>L. petropolitana</i>																			
<i>Erebia ligea</i>																			
<i>E. euryale</i>																			
<i>Callophrys rubi</i>																			
<i>Lycaena helle</i>																			
<i>Celastrina argiolus</i>																			
<i>Cyaniris semiargus</i>																			
Аспекты лёта имаго	Весенне-раннелетний						Летний						Позднелетний						

Таблица 28 – Календарь лёта булавоусых чешуекрылых в мохово-кустарничковых тундрах Русской равнины.

Название вида	Июль						Август	
	1	5	10	15	20	25	1	5
<i>Pyrgus centaureae</i>								
<i>P. napi</i>								
<i>Anthocharis cardamines</i>								
<i>Colias palaeno</i>								
<i>C. hecla</i>								
<i>Proclissiana eunomia</i>								
<i>Clossiana freija</i>								
<i>C. frigga</i>								
<i>C. improba</i>								
<i>C. selene</i>								
<i>C. polaris</i>								
<i>C. chariclea</i>								
<i>Boloria aquilonaris</i>								
<i>Coenonympha tullia</i>								
<i>Erebia jeniseiensis</i>								
<i>E. rossii</i>								
<i>E. disa</i>								
<i>E. semo</i>								
<i>Oeneis bore</i>								
<i>O. norna</i>								
<i>Vacciniina optilete</i>								

В подзоне средней тайги Русской равнины и Северного Предуралья на речных песчаных террасах и бровках широко распространены *беломошные сосняки*. В отдельных районах (бассейны рек Вычегды, Сысолы, Выми, среднего течения Печоры) сосновые боры занимают значительные площади, но булавоусыми чешуекрылыми практически не заселяются. Спорадично и в очень незначительной численности можно встретить дендрофильных белянок *Aporia crataegi*, *Gonepteryx rhamni*, нимфалид *Nymphalis antiopa*, *Argynnis paphia*, а также эвритопные виды, обильные в прилегающих опушечных и луговых местообитаниях: белянок *Leptidea sinapis*, *L. morsei*, *Pieris napi*, *P. rapae*, *Anthocharis cardamines*, *Colias palaeno*, голубянок *Callophrys rubi*, *Plebeius optilete*, нимфалид *Polygonia c-album*, *Clossiana selene*, чернушек *Erebia ligea*, *E. euryale*.

Сосняки-зеленомошники характеризуются преобладанием в древесном ярусе сосны с частой примесью ели, реже березы, осины или лиственницы. Напочвенный покров состоит из зеленых мхов и кукушкина льна. Довольно хорошо развит травяно-кустарничковый

покров из брусники, черники, голубики, водяники, багульника, различных злаков и осок, линией северной, золотой розги, некоторых видов фиалок, хвощей и плаунов.

На десяти участках зеленомошных сосняков в подзонах средней и северной тайги Русской равнины (ЛФ 65, 103, 146, 152) за период исследований было зарегистрировано 23 вида булавоусых чешуекрылых (прил. 8.2). В среднетаежных сосняках численность почти всех булавоусых чешуекрылых незначительна, поэтому говорить о каких-то фоновых видах трудно. В группировках нет очень многочисленных и мало единично встречающихся видов (рис. 31). Обильнее относительно других видов чаще всего бывают широко лесные чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*, нимфалида *Nymphalis antiopa*. Их доля в населении может достигать 10 % и более. Обычны в составе всех ЛФ белянки *Pieris napi*, *Colias palaeno*, голубянки *Callophrys rubi*, *Plebeius optilete*. В период весенне-раннелетнего аспекта имаго на большинстве исследованных участков среднетаежных сосняков-зеленомошников весьма обычными являются беляночка *Leptidea sinapis* и голубянка *Celastrina argiolus*. В подзоне северной тайги на участках, разреженных выборочными рубками зеленомошных сосняков, были обнаружены в относительно большой численности гипоарктические перламутровка *Clossiana freija*, чернушка *Erebia embla*. В сборах на их долю приходилось 8 до 14 %. В среднетаежной подзоне данные виды редки (ЛФ 134) или вообще не встречены в рассматриваемых местообитаниях. Это стало одной из основных причин обособления северотаежных группировок при сравнении состава и относительно-го обилия видов на учетных участках (рис. 32).

Другим типом сосновых лесов на ЕСВР, заселяемых булавоусыми чешуекрылыми, являются *сфагновые сосняки*. Чаще всего они располагаются на заболоченных плакорных участках, чередуясь с болотами и нередко окружая последние широким кольцом. Древо-стой в данных насаждениях достаточно редкий, состоит из угнетенной сосны, иногда березы и ели, обычно много сухостоя. Подлесок почти не развит, если имеется, то это ерник и различные виды ив. Почву покрывает сфагновый ковер с редкими куртинками зеленых мхов. Травяно-кустарничковый ярус состоит из багульника, подбела, брусники, черники, голубики, морошки, осок и некоторых злаков.

Булавоусые чешуекрылые рассматриваемых местообитаний подробно изучались на девяти участках в равнинной части средней тайги и Северном Приуралье (ЛФ 103, 135, 152, 153). В общей сложности в сфагновых сосняках за период исследований зарегистрировано 25 видов (прил. 8.3). Сходство топических группировок достаточно высокое, изменения в структуре видовых комплексов более заметны и наблюдаются в основном на уровне исследованных ЛФ (рис. 32). Почти повсеместно в состав фоновых видов входят

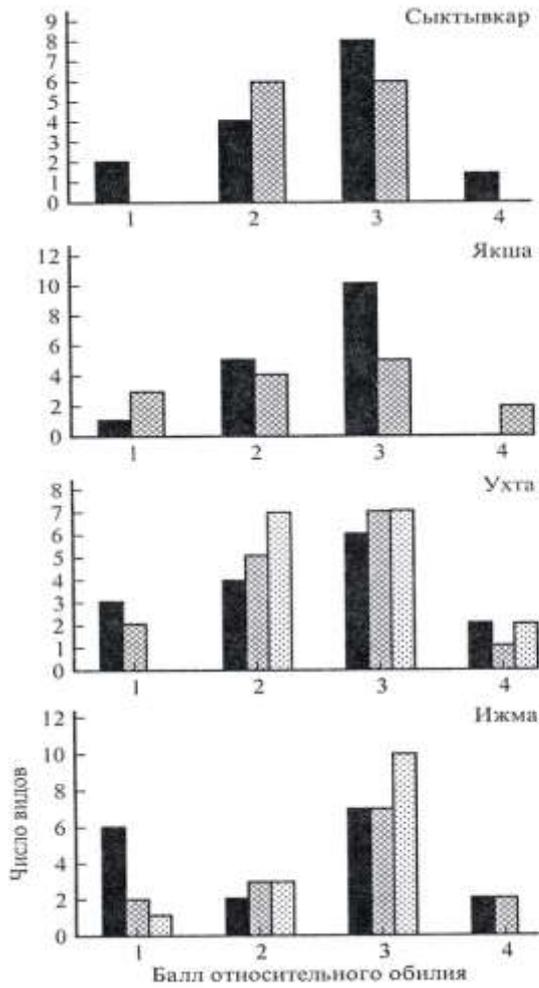


Рисунок 31 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых зеленомошных сосняков северной и средней тайги Русской равнины.

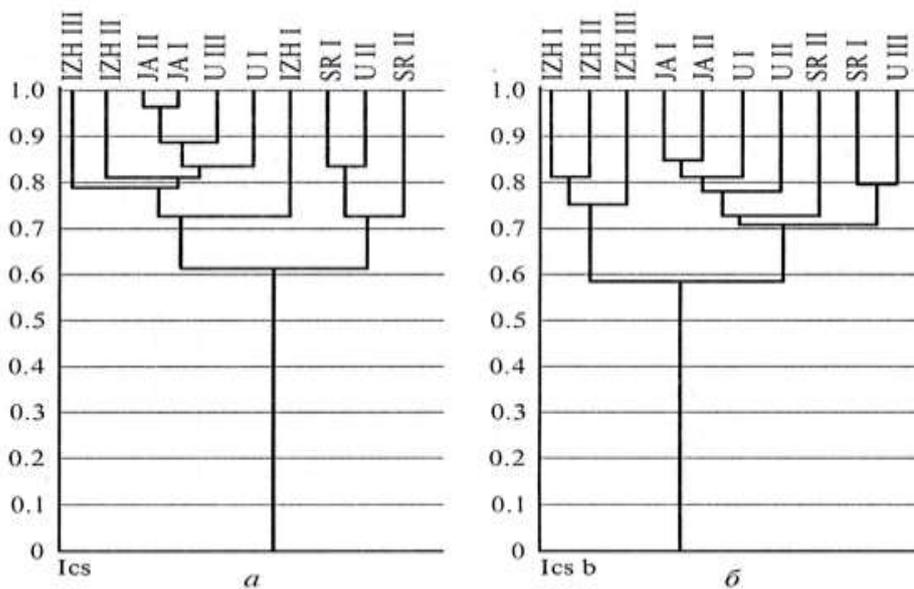


Рисунок 32 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в зеленомошных сосняках средней и северной тайги Русской равнины.

желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Callophrys rubi*, перламутровка *Boloria aquilonaris*, сатирида *Oeneis jutta*. Их доля в составе топических группировок в период исследований составляла от 6,5 до 12 %. Варьирует в разных ЛФ обилие перламутровки *Clossiana freija* и голубянки *Plebejus argus*. Первый вид был многочисленным во время сбора материала в сфагновых сосняках в окрестностях д. Усть-Унья (ЛФ 153) – здесь доля вида в группировках достигала 13 %. Возле г. Ухты (ЛФ 103) гипоаркто-бореальная перламутровка *Clossiana freija* в сфагновых сосняках менее обильна (3–5,5 %), тем не менее встречается на всех учетных участках в течение всего периода наблюдений. На биостанции СыктГУ (ЛФ 135) данный вид не отмечен вообще. Голубянка *Plebeius argus*, наоборот, является обычным видом в сфагновых сосняках биостанции СыктГУ (здесь ее доля в группировках достигала 10 %), совсем не обнаружена в рассматриваемых типах местообитаний под г. Ухтой и лишь единичные особи зарегистрированы вблизи пос. Якши и д. Усть-Унья. Севернорбореальная *Erebia embla*, имеющая в подзоне средней тайги прерывистое распространение, не обнаружена на биостанции СыктГУ, но достаточно обычна в соседней ЛФ 134, а также в ухтинских и уньинских сосняках. Подвержена изменениям и численность широко лесных перламутровок *Clossiana selene*, *C. euphrosyne*, гипоаркто-бореальных голубянки *Plebeius optilete* и сенницы *Coenonympha tullia*. Эти виды встречены повсеместно, но фоновыми являются не на всех участках. В целом уровень видового разнообразия булавоусых чешуекрылых сфагновых сосняков на всех учетных участках оказался сходным. Об этом наглядно свидетельствуют значения индексов разнообразия. Повсеместно в рассматриваемых местообитаниях наблюдается большое число среднеобильных видов и очень немного единично встречающихся (рис. 33, 34). Объяснить это можно тем, что в сфагновых сосняках северной и на большей части средней тайги весьма обычны представители гипоарктического комплекса, перемещающиеся с таежных болот, где они образуют фоновое ядро топических группировок Papilionoidea. Случайные залеты бабочек из других местообитаний, что чаще всего и служит объяснением большого количества единично встречающихся видов, здесь происходят редко.

Смена фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых в сфагновых сосняках отчетливо не выражена. Основная часть видов летает с первой половины июня до середины июля, когда цветут багульник, вересковые, брусничные растения и морошка, нектар которых привлекает многих бабочек. Во второй половине летнего сезона можно встретить желтушку *Colias palaeno*, перламутровок *Boloria aquilonaris*, *Brenthis ino*, чернушек *Erebia ligea*, *E. euryale*, особей нового поколения нимфалид *Nymphalis antiopa*, *Polygonia c-album*.

Сведения о булавоусых чешуекрылых лесных биотопах лесотундровой полосы представлены на примере изученных группировок трех островных редколесий, расположенных в термокарстовых западинах в нескольких десятках километров к юго-востоку от ст. Сейда (ЛФ 42). Данные местообитания относятся к типу елово-березовых криволесий. Древесный ярус в них разрежен и образован сильно угнетенными деревьями ели сибирской, которая имеет здесь северную границу своего распространения, березы пушистой и извилистой, кустарниковый покров представлен карликовой березкой (ерником).

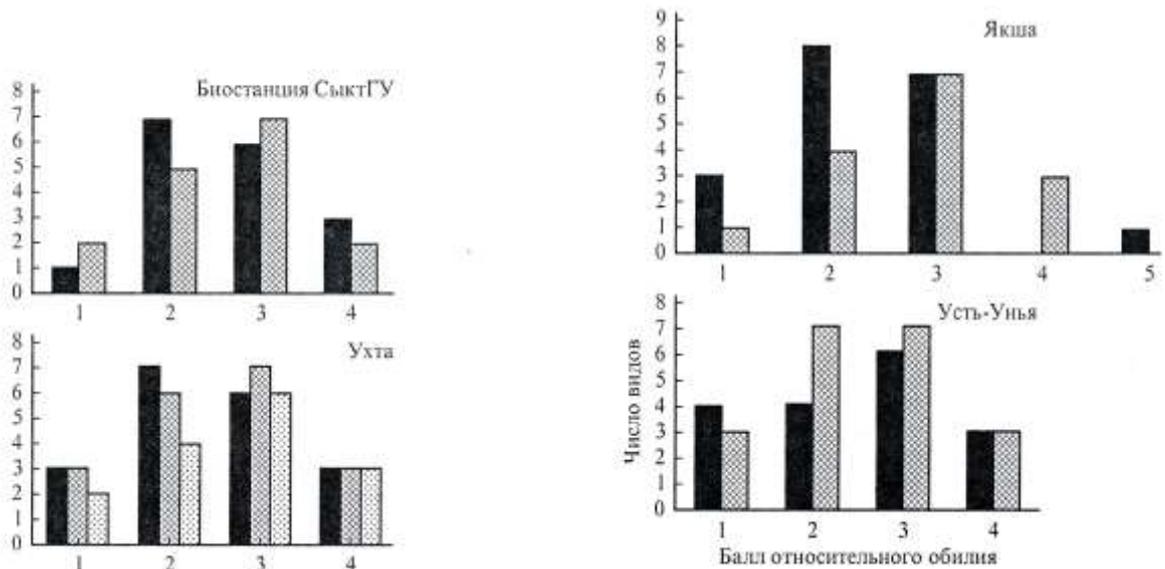


Рисунок 33 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых сфагновых сосняков северной и средней тайги Русской равнины.

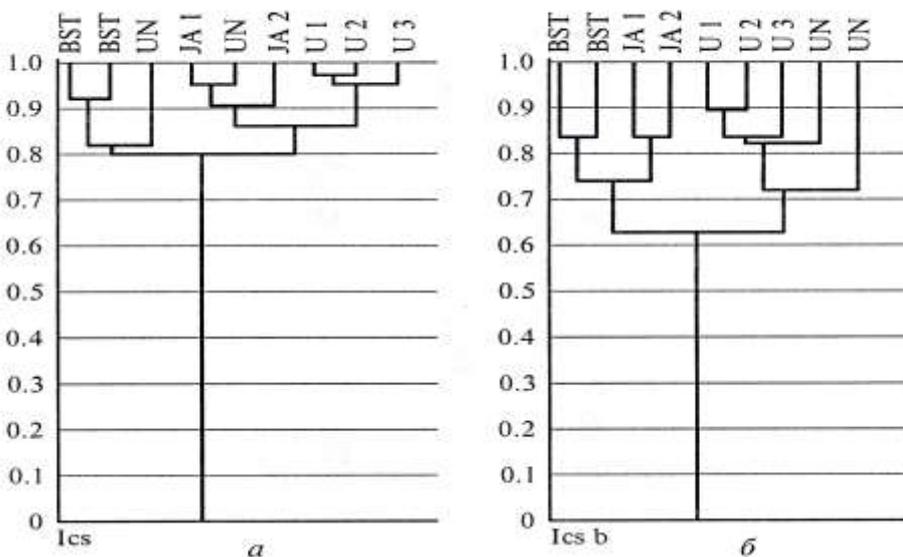


Рисунок 34 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в сфагновых сосняках средней и северной тайги Русской равнины.

В рассматриваемых местообитаниях обнаружено 18 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.4). Наиболее обильные чешуекрылые – гипоарктические желтушка *Colias palaeno*, перламутровка *Clossiana freija*, чернушка *Erebia disa*. На всех участках их доля в сборах превышала 12 %. Обычны перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. selene*. На двух участках оказалась весьма обильной сатирида *Oeneis bore*, были отмечены немногочисленные особи сатириды *Oe. jutta*, которые встречались и на близлежащих участках ерниковой тундры. Более многочисленным здесь оказался другой севернобореальный вид – чернушка *Erebia embla*. В соседних тундровых сообществах она обнаружена не была, как и чернушка *Erebia discoidalis*, предпочитающая держаться возле деревьев.

Топические группировки булавоусых чешуекрылых хвойных лесов горно-лесного пояса Северного и южной части Приполярного Урала, как и видовые комплексы сходных местообитаний на северо-востоке Русской равнины, характеризуются бедным составом и неустойчивой структурой, поэтому в работе подробно рассматриваться не будут. Отметим лишь, что в еловых лесах Урала можно встретить перламутровку *Clossiana thore*, которая держится не только на опушках, прогалинах и в «окнах» вывала, но нередко и на сильно затененных участках, которые, обычно, избегают остальные представители надсемейства.

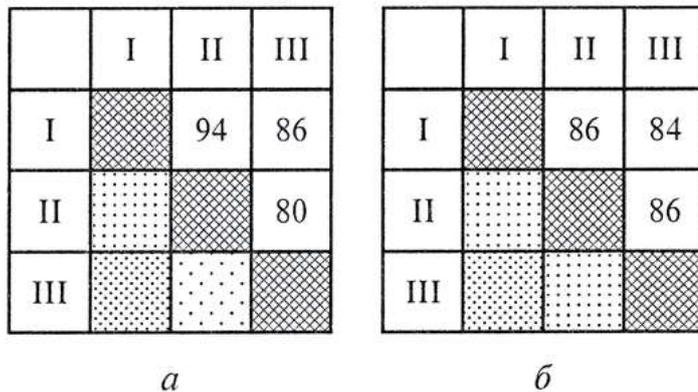


Рисунок 35 – Матрицы сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в елово-березовых криволесьях Полярного Приуралья.

В целом, сходство состава и структуры видовых комплексов булавоусых чешуекрылых на всех трех участках достаточно высокое – более 80 % (рис. 35), что очевидно обусловлено их принадлежностью к одной ЛФ. Общее представление о видовом разнообразии Papilionoidea данных редколесий дает график частотного распределения видовых обилий (рис. 36). Число обычных, среднеобильных и малочисленных видов в целом примерно одинаковое. Состав фоновых видов формируется в основном за счет чешуекрылых тундровой преференции, которые весьма многочисленны в прилегающих к лесным участкам

ерниковых тундрах. Характер лёта имаго в елово-березовых криволесьях не отличается от лёта бабочек в тундровых биогеоценозах. Все виды появляются на участках примерно в одни и те же сроки. На один-два дня раньше вылетают особи белянки *Pieris napi*, перламутровки *Clossiana freija*, чернушек *Erebia discoidalis* и *E. disa*. Заканчивается лёт булавоусых чешуекрылых в рассматриваемых местообитаниях появлением в августе особей нового поколения нимфалиды *Nymphalis antiopa*, которая здесь, возможно, успешно перезимовывает.

Сведения о булавоусых чешуекрылых лесных биотопов лесотундровой полосы представлены на примере изученных группировок трех островных редколесий, расположенных в термокарстовых западинах в нескольких десятках километров к юго-востоку от ст. Сейда (ЛФ 42). Данные местообитания относятся к типу елово-березовых криволесий. Древесный ярус в них разрежен и образован сильно угнетенными деревьями ели сибирской, которая имеет здесь северную границу своего распространения, березы пушистой и извилистой, кустарниковый покров представлен карликовой березкой (ерником). Заслуживают специального обсуждения топические группировки булавоусых чешуекрылых лиственничных лесов северной части Приполярного Урала (крайнесеверотаежная ландшафтная провинция Приполярного Урала).

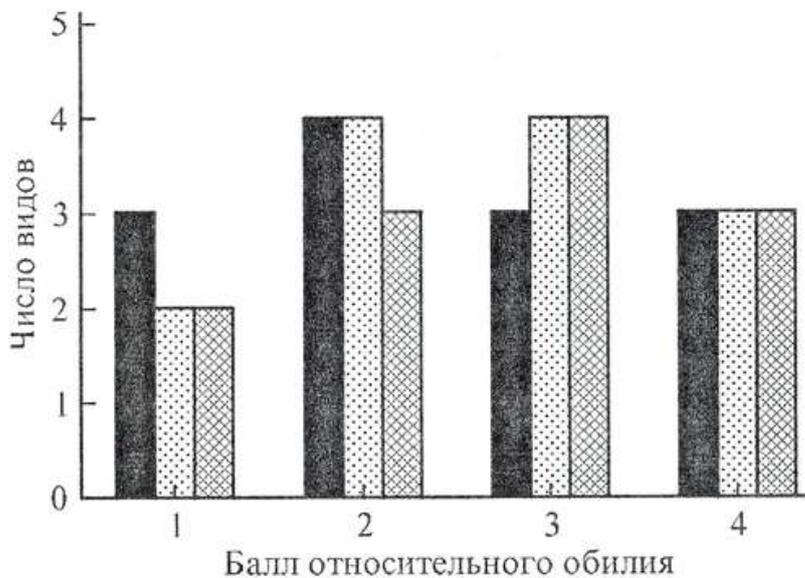


Рисунок 36 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых в елово-березовых криволесьях Полярного Приуралья.

Они изучались нами в среднем течении р. Кожим у северных отрогов хребта Малды-Нырды (ЛФ 62). Наиболее распространенными в данной местности являются травянистые лиственничники. Древесный ярус этих фитоценозов составлен лиственницей сибирской с

незначительной примесью берез пушистой и извилистой, ели сибирской. Древостой разреженный, высота деревьев не более 10–12 м, в подлеске присутствует рябина, кустарниковый покров слагают различные ивы, ерник, можжевельник, редко жимолость. Как правило, хорошо развит травянистый покров из крупных злаков, осок, горца большого, аконита северного, живокости, чемерицы Лобеля, валерианы волжской, различных сложноцветных и других трав.

На пяти участках лиственничников за период исследований обнаружено 35 видов дневных бабочек (прил. 8.5). На отдельном участке можно было встретить от 19 до 25 видов. Сходство топических группировок по составу и обилию в рамках одной локальной фауны достаточно высокое (рис. 37). Наиболее обильны в рассматриваемых местообитаниях чернушка *Erebia euryale*, перламутровка *Clossiana angarensis* и сатирида *Oeneis magna*. Большая численность двух последних «сибирских» видов – явление для ЕСВР необычное. Перламутровка *Clossiana angarensis*, как уже говорилось, локально встречается в северных подзонах равнинной тайги, однако, ни в одной из исследованных ЛФ она не была обильной.

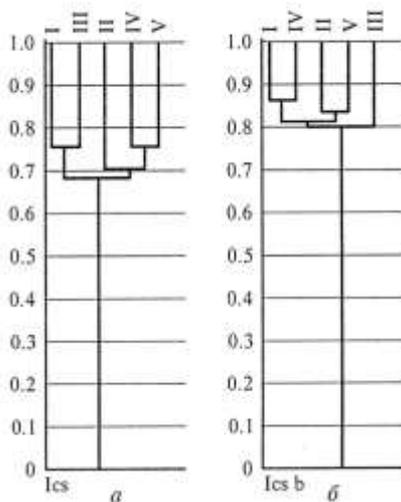


Рисунок 37 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в травянистых лиственничниках Приполярного Урала.

Сатирида *Oeneis magna* до последнего времени регистрировалась вообще лишь на восточном макросклоне Полярного Урала (см. ниже) и в очень незначительном количестве.

Повсеместно в состав фоновых видов лиственничных лесов Приполярного Урала входят сатириды *Oeneis norna*, *Erebia ligea*, *E. embla*, *Coenonympha tullia*, голубянка *Plebeius optilete*. Их доля на разных участках в период исследований колебалась от 5 до 9,5 %. Заметим, что обилие сатириды *Oeneis norna* в лиственничных лесах рассматриваемой ЛФ значительно выше, чем в прилежащих ерниковых и мохово-кустарничковых горных тундрах.

Чернушка *Erebia ligea* хоть и является здесь одним из фоновых видов, однако уже значительно уступает в численности *E. euryale*. В северотаежной провинции Приполярного Урала относительное обилие этих двух таксономически близких видов в топических группировках, как правило, сильно не отличается. В небольшой численности в травянистых лиственничниках встречаются перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana frigga*, чер-

нушка *Erebia discoidalis*. Весьма обычными, но немногочисленными обитателями лиственничных лесов Приполярного Урала являются виды тундровой преференции: сатириды *Erebia rossii*, *E. disa*, *Oeneis bore*, *Oe. patrushevae*, перламутровка *Boloria alaskensis*. Необычно выглядит присутствие в лесных биотопах петрофильной сатириды *Oeneis melissa*, которая в данном районе спускается в облесенные речные долины из лишайниковых и мохово-кустарничковых тундр по каменистым руслам ручьев, а также по автомобильным дорогам.

У границы с горно-тундровым поясом на многих плосковершинных хребтах Северного и Приполярного Урала располагаются редкостойные лесные участки из ели, с примесью пихты, березы. Кустарниковый ярус данных сообществ состоит из ерника, можжевельника сибирского, различных ив. В травяно-кустарничковом покрове присутствуют осоки, злаки, золотая розга, княженика, черника, ветреница пермская, родиола розовая.

На Северном Урале на хребте Яны-Пупу-Ньер (ЛФ 141) в данных местообитаниях было отмечено 16 видов булавоусых чешуекрылых. Наиболее обильные виды – желтушка *Colias palaeno* (17 %), перламутровка *Boloria alaskensis* (16 %), а также сатирида *Oeneis norina*, относительное обилие которой достигало 10 %. Другие фоновые виды – белянка *Aporia crataegi* (7 %), перламутровка *Clossiana selene* (5 %), сатирида *Oeneis jutta* (5,5 %). Остальные виды немногочисленны. Встречены единичные особи парусников *Papilio machaon*, *Parnassius phoebus*, белянок *Pieris napi*, *Anthocharis cardamines*, нимфалид *Nymphalis antiopa*, *Clossiana eunomia*, сатирид *Erebia euryale*, *Coenonympha tullia*, голубянок *Callophrys rubi*, *Lycaena helle*, *Plebeius optilete*. Все они поднимается сюда, очевидно из с подгольцового и горно-лесного поясов.

На Приполярном Урале сходные лесные местообитания заселены булавоусыми чешуекрылыми в меньшей степени. На четырех участках еловых редколесий хребтов Шохтар-Орнарт, Ууты, Сумахнер в бассейне р. Щугер (ЛФ 98) были обнаружены лишь единичные особи голубянок *Plebeius optilete*, *Lycaena hippothoe*, перламутровок *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. selene*, сатирид *Erebia rossii*, *Coenonympha tullia*.

Хвойные леса Полярного Урала располагаются на его восточном макросклоне, в долинах крупных и средних рек. Здесь распространены преимущественно лиственничные насаждения. Для долины р. Сось, кроме того, характерны сравнительно небольшие участки еловых и елово-лиственничных лесов, о которых упоминал еще в своей работе Б.Н. Городков (1926). Нами были исследованы группировки булавоусых чешуекрылых лишайниковых и сфагновых лиственничников в долине р. Сось (ЛФ 44).

Лишайниковые лиственничники располагаются на каменистых склонах горных хребтов, иногда на террасовидных площадках в долинах рек. Древостой данных лесов очень

разрежен и обычно сильно угнетен. Кроме лиственницы встречаются отдельные деревья березы извилистой и ели. Кустарниковый ярус состоит из карликовой березки, ив, шиповника. Травяно-кустарничковый покров разреженный, состоит из водяники, толокнянки

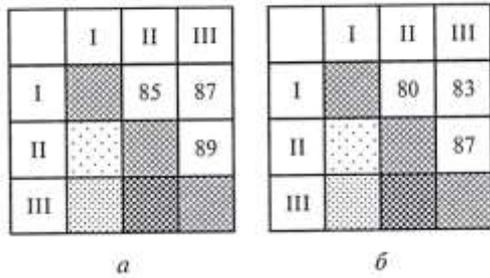


Рисунок 38 – Матрицы сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в лишайниковых лиственничниках Полярного Урала.

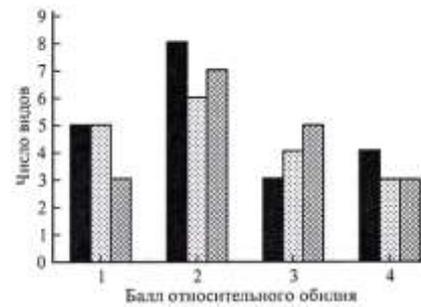


Рисунок 39 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых лишайниковых лиственничников Полярного Урала.

альпийской, брусники, багульника, горца, дриады, различных злаков, осок, копеечника и астрагалов. Почву покрывают лишайники родов *Cladina* и *Cetraria*. На трех участках лишайниковых лиственничников в общей сложности было зарегистрировано 24 вида булавоусых чешуекрылых (прил. 8.6). Состав и структура топических группировок на всех участках оказались сходными – значения коэффициентов I_{CS} превышали 80 % (рис. 38). Относительное обилие всех видов с двухлетней генерацией в четный и нечетный годы здесь примерно одинаково, поэтому какого-то существенного изменения облика видовых комплексов на учетных участках в смежные (четные/нечетные) годы не наблюдалось.

Три самых обильных вида рассматриваемых местообитаний – чернушки *Erebia dabanensis*, *E. disa*, перламутровка *Clossiana freija*. Доля каждого в структуре топических группировок колеблется от 12 до 17 %. Повсеместно обычны перламутровка *Clossiana eunomia*, сатириды *Erebia rossii*, *Coenonympha tullia*. На одном из участков весьма была многочисленной голубянка *Polyommatus eros taumirensis*, на другом – *Plebeius optilete*. В целом топические группировки булавоусых чешуекрылых лишайниковых лиственничников Полярного Урала характеризует значительная доля единично встречающихся и малочисленных видов (рис. 39), которые залетают в рассматриваемые местообитания из соседних плоскобугристых болот и горнотундровых сообществ.

В ходе полевых наблюдений было замечено, что многие бабочки в лишайниковых лиственничниках придерживаются определенных участков (микростообитаний). Так перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. selene*, *C. frigga*, голубянка *Plebeius optilete* встречаются чаще всего среди зарослей ерника.

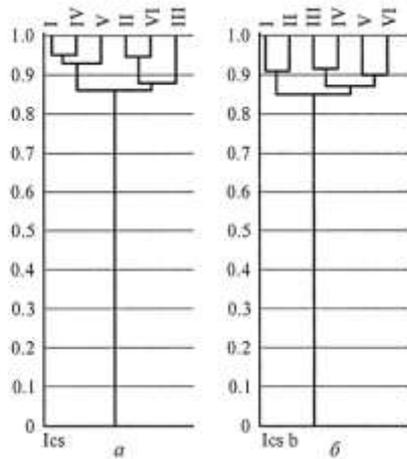


Рисунок 40 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в сфагновых лиственничниках Полярного Урала.

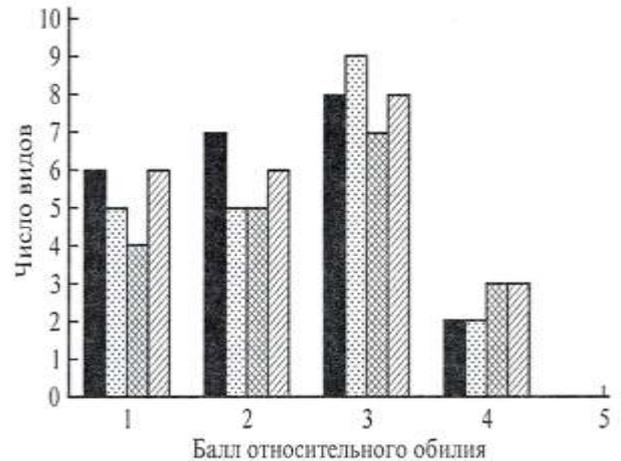


Рисунок 41 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых сфагновых лиственничников Полярного Урала.

Возле травянистых куртинок из астрагалов, копеечника, иван-чая стараются держаться белянки *Pieris napi*, *Colias hecla*, голубянки *Polyommatus eros taimyrensis*, *Cupido minimus*. Возле стволов деревьев держатся сатириды *Erebia discoidalis*, *Oeneis jutta*, *Oe. magna*. Все виды обитающих в лишайниковых лиственничниках булавоусых чешуекрылых летают примерно в одни и те же сроки, поэтому смену фенологических аспектов имаго проследить трудно, что характерно для всей гипоарктической фауны Papilionoidea. Сроки вылета бабочек сильно зависят от погодных условий года и могут колебаться от второй половины июня до середины июля.

Другим типом лиственничных лесов на Полярном Урале, заселяемых дневными чешуекрылыми, являются *сфагновые лиственничники*. Они растут небольшими участками на очень пологих склонах хребтов или на речных террасах. Часто сфагновые лиственничники соседствуют с массивами мезотрофных болот, образуя участки сфагнового болота с лиственницей. Данные леса характеризуются угнетенным древостоем из лиственницы, с небольшой примесью ели, хорошо развитым кустарниковым покровом из различных ив, карликовой березки. Травяно-кустарничковый ярус состоит из морошки, клюквы, брусники, черники, вороники, багульника, пушицы влагалищной, осоки шаровидной. Моховой покров сплошной, составлен большей частью из сфагновых мхов, а также кукушкина льна (Городков, 1926; Производительные силы..., 1954; Тыртиков, 1995).

Нами изучались состав и структура видовых комплексов булавоусых чешуекрылых на шести участках сфагновых лиственничников. В общей сложности за период исследований в данных местообитаниях зарегистрировано более 25 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.7). Состав и структура группировок Papilionoidea на учетных участках отличаются

ся незначительно (рис. 40). Повсеместно наиболее обильны широко распространенные на Полярном и Заполярном Урале гипоарктические чернушка *Erebia disa* и перламутровка *Clossiana freija*. Древесная растительность обуславливает относительно высокую численность дендрофильных сатирид *Erebia discoidalis*, *E. embla*, *Oeneis jutta*. Доля каждого вида в структуре топических группировок обыкновенно превышает 10 %. В состав фоновых видов обычно входят белянки *Pieris napi*, *Colias palaeno* и сатирида *Oeneis bore*.

Большая часть видов булавоусых, зарегистрированных в сфагновых лиственничниках Полярного Урала, встречается в небольшой и умеренной численности (рис. 41), обыкновенно мигрируя с прилежащих болотных массивов и тундровых участков. Отметим низкое обилие «сибирских» *Clossiana angarensis*, *Oeneis magna*, являвшихся фоновыми в травянистых лиственничниках Приполярного Урала.

В долине р. Сось (ЛФ 44) у подножия многих хребтов существуют, казалось бы, несвойственные для широты Северного Полярного круга еловые леса с деревьями до 15–18 м высотой, которые при поднятии вверх по склонам гор постепенно сменяются на елово-лиственничные и лиственничные леса. Состав топических группировок Papilionoidea данных местообитаний достаточно беден. В нижней части склонов, где высота деревьев и сомкнутость крон в ельниках еще значительны, дневные бабочки почти не встречаются. Зарегистрированы лишь единичные особи белянки *Pieris napi*, чернушек *Erebia disa*, *E. embla*, перламутровки *Clossiana freija*. В прогалах, окнах вывала, вдоль ручьев, где обильно растут травы, обитают перламутровки *Clossiana selene*, *C. angarensis*, *Clossiana eunomia*, нередко встречаются единичные особи парусника *Papilio machaon*. У верхней границы лесов появляются немногочисленные желтушка *Colias palaeno*, перламутровка *Clossiana frigga*, сатириды *Oeneis magna*, *Coenonympha tullia*, толстоголовка *Pyrgus centaureae*, а также некоторые сатириды тундровой преференции, спускающиеся в лес с вершин хребтов: *Oeneis bore*, *Erebia rossii*, *E. fasciata*. Изменение видового состава и обилия булавоусых чешуекрылых на данном участке вдоль гипсометрического профиля описан в разделе 5.4.

Мелколиственные леса. Более подходящими для обитания булавоусых чешуекрылых на ЕСВР являются мелколиственные леса – осинники и березняки, а также ивняковые сообщества. Они характеризуются лучшей, чем в хвойных лесах, освещенностью, особенно в первой половине летнего периода, более богатой почвой, что увеличивает разнообразие травянистого покрова (Дегтева, 1998). А это в свою очередь создает более благоприятные условия для существования булавоусых чешуекрылых в данных местообитаниях.

Осиновые леса на ЕСВР занимают около 2 % лесопокрытой площади и распространены, преимущественно, в подзонах южной, средней тайги и в меньшей степени в северной тайге. Большинство осинников в регионе вторичного происхождения. Они сформировались на материковых участках в результате сукцессий на вырубках и гарях (Ларин, 1987). Первичные осиновые леса иногда могут встречаться в поймах рек и по берегам озер. Булавоусыми чешуекрылыми, как правило, заселяются травянистые (аконитовые, таволговые, разнотравно-костяничные и другие) осинники младших классов возраста. Они характеризуются хорошо развитым травянистым покровом из аконита северного, скерды сибирской, бодяков, чертополоха курчавого, лабазника вязолистного, сочевичника весеннего, герани лесной, костяники, иван-чая, различных осок и злаков и других лесных и луговых трав (Дегтева, 1998, 1999).

В общей сложности на восьми участках среднетаежных *травянистых осиновых лесов* (ЛФ 103, 146, 157, 174) за период исследований обнаружено около 30 видов булавоусых чешуекрылых. Число видов на учетных участках может изменяться очень сильно – от 4–5 до 20 и более. Значения обилий видов также подвержены значительным колебаниям. Чаще других в травянистых осиновых лесах встречаются белянки *Leptidea sinapis*, *Pieris napi*, в конце летнего периода – *Gonepteryx rhamni*, нимфалида *Nymphalis antiopa*. В целом уровень сходства по составу и численности видов между группировками Papilionoidea осинников невелик – в наших исследованиях даже в одной ЛФ он не превышал 60 %.

Обычно в осиновых лесах прослеживается смена трех фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых. Весенне-раннелетний представлен перезимовавшими особями белянки *Gonepteryx rhamni*, нимфалид *Nymphalis antiopa*, *N. urticae*), вышедшими из куколки бабочками *Callophrys rubi*, *Leptidea sinapis*, *Pieris napi*, *Pieris rapae*, *Anthocharis cardamines*. С середины июня в осиновых лесах можно встретить голубянок *Celastrina argiolus*, *Polyommatus semiargus*, нимфалид *Arashnia levana*, *Euphydryas maturna*, малых перламутровок *Clossiana selene*, *C. euphrosyne*, сатирид *Pararge aegeria*, *Lasiommata maera*, *L. petropolitana*. В первой половине июня, когда летают данные виды, условия в осинниках наиболее благоприятны для дневных чешуекрылых – затененность лесных участков еще незначительная, обильно цветут травянистые растения. Поэтому их виды встречаются не только по периферии лесных массивов, но и в глубине последних. Со второй половины июня до середины июля в травянистых осинниках чаще всего можно обнаружить немногочисленных чернушек *Erebia ligea*, *E. euryale*, перламутровки *Brenthis ino*, крепкоголовок *Carterocephalus palaemon*, *C. silvicola*. Как правило, они не проникают глубоко в лесной

массив, держась вдоль лесных просек, дорог и троп. В кронах деревьев и кустарников держатся дендрофильные нимфалиды *Limenitis populi*, *Neptis rivularis*, *Argynnis paphia*.

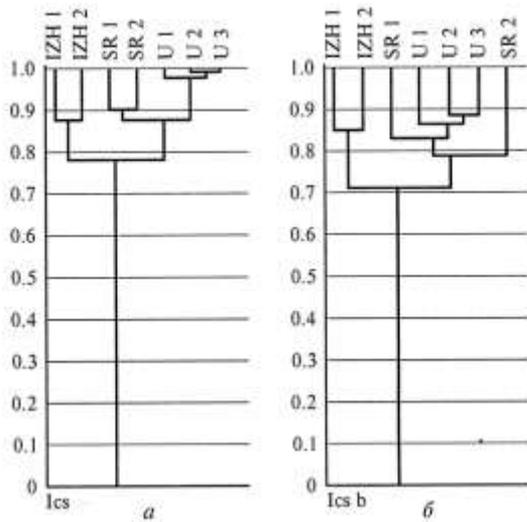


Рисунок 42 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в травянистых березняках северной и средней тайги Русской равнины.

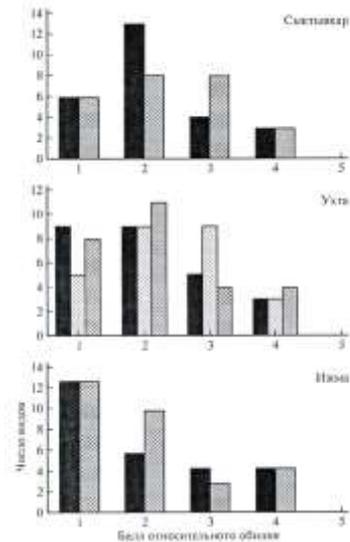


Рисунок 43 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых травянистых березняков северной и средней тайги Русской равнины.

В окрестностях г. Сыктывкара (ЛФ 146) в осиновом лесу в начале июля обнаружен зефир *Thecla betulae*. В других типах осинников булавоусые встречаются еще реже и спорадичнее. Исключение составляют, пожалуй, лишь нимфалиды *Limenitis populi*, *Nymphalis antiopa*, жизненный цикл которых протекает большей частью в кронах деревьев. Так ленточник на территории южной и средней тайги иногда встречается даже в мертвопокровных перестойных осинниках.

Мелколиственными лесными насаждениями, которые плотнее заселяются булавоусыми чешуекрылыми, являются березняки. На ЕСВР большинство этих лесов вторичного происхождения – береза вместе с осиной является пионерной породой на месте вырубок хвойных лесов и на гарях (Ларин, 1987), формируя чистые или смешанные лиственные насаждения. Коренные березняки характерны, преимущественно, для подзон северной и крайне северной тайги, лесотундры, а также для подгольцового пояса Урала (Дегтева, 1999).

Как и в осиновых лесах, видовые комплексы булавоусых чешуекрылых наиболее разнообразны в травянистых березняках младших классов возраста. Видовой состав дневных бабочек равнинных березняков весьма сходен с таковым в травянистых осинниках, что можно объяснить значительным флористическим сходством таежных осиновых и березовых лесов. Лиственные породы-эдификаторы одинаково трансформируют условия

местообитаний – под их пологом создаются благоприятные условия для поселения одних и тех же луговых и опушечно-полянских видов травянистых растений (Дегтева, 1998). Это в свою очередь создает условия для заселения данных лесных биотопов сходными видами дневных бабочек.

В травянистых березняках средней и северной тайги можно встретить до 30 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.8). Семь исследованных участков в среднем течении р. Ижмы и окрестностях городов Сыктывкара, Ухты (ЛФ 92, 103, 146) оказались сходны по составу и структуре топических группировок (рис. 42). Тем не менее, четко обособились группировки разных ЛФ. Различия связаны с общей тенденцией к снижению видового богатства Papilionoidea в ЛФ с увеличением широты местности. Наиболее обильны в травянистых березняках белянки *Pieris napi*, *Leptidea sinapis*, чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*. Доля каждого из них в структуре топических группировок может составлять от 11 до 25 %. Фоновым видом является дендрофильная нимфалида *Nymphalis antiopa*, а в среднетаежных березняках еще и шашечница *Euphydryas maturna*.

Помимо снижения числа видов в направлении с юга на север в рассматриваемых топических группировках наблюдается уменьшение среднеобильных и увеличение доли единично встречающихся видов булавоусых чешуекрылых. Число фоновых видов, составленных в рассматриваемых местообитаниях из полизональных и эвритопных дневных бабочек, остается неизменным (рис. 43).

В травянистых березняках обычно хорошо выражена смена трех фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых. Относительно слабая затененность, невысокий травянистый покров и обилие цветущих растений (чина весенняя, герань лесная, жимолость голубая, рябина, роза коричная, одуванчик лекарственный) в березняках с конца мая до второй половины июня привлекают сюда достаточно большое число бабочек – весенне-раннелетний аспект самый богатый видами. Наиболее обильны в это время белянки *Pieris napi*, *P. rapae*, *P. brassicae*, *Leptidea sinapis*. Для последнего вида травянистые березняки являются основными местообитаниями в регионе. Замечено, что под пологом деревьев часто держится до 80 % бабочек и только лишь немногие встречаются на открытых участках, прилегающих к березнякам лугов. К началу июля возрастает затененность лесных участков, увеличивается высота травянистого покрова, в его верхние ярусы выходят такие мало привлекательные для чешуекрылых растения, как аконит северный, василистник, крупные злаки и некоторые другие, поэтому дневные бабочки в данный период в рассматриваемых местообитаниях немногочисленны. Достаточно часто можно встретить лишь чернушек *Erebia ligea* и *E. euryale*. Они питаются нектаром скерды сибирской, чертополоха курчавого, бодяков, лабазника, иван-чая. С середины августа в травянистых бе-

резняках летают зимующие на стадии имаго *Gonepteryx rhamni*, *Nymphalis antiopa*, *Polygonia c-album*, а также представители второго поколения огородных белянок *Pieris napi*, *P. rapae*.

Разнотравные и крупнотравные березняки младших классов возраста можно взять за основу характеристики видового разнообразия Papilionoidea равнинных березовых лесов, так как в данных местообитания встречается наибольшее число их видов. В качестве примера биогеоценоза с обедненной фауной булавоусых чешуекрылых можно привести лабазниковые березняки, развивающиеся в результате естественного заболачивания и уменьшения проточности в крупнотравных березовых лесах и травянистых ельниках (Приозводительные силы ..., 1954; Дегтева, 1999). Повышенная увлажненность, значительная сомкнутость крон древесного яруса, травянистый покров из лабазника вязолистного, вейника, аконита северного, иван-чая узколистного являются главной причиной низкого уровня разнообразия булавоусых чешуекрылых в данных природных сообществах. Здесь зарегистрировано немногим более десятка представителей надсемейства. Фоновые виды выделить трудно, обильнее других, пожалуй, лишь перламутровка *Brenthis ino*. Отмечены немногочисленные и спорадично встречающиеся белянки *Pieris napi*, *Colias palaeno*, нимфалиды *Clossiana selene*, *C. titania*, *Nymphalis antiopa*, *Polygonia c-album*, *Euphydryas maturna*, чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*.

В других типах березовых лесов (лишайниковых, долгомошных, зеленомошных, сфагновых), а также в травянистых березняках старших классов возраста дневные бабочки почти не встречаются, хотя иногда и бывают исключения. Интересным примером последнего может служить 30–40 летний зеленомошный березняк, выросший на месте вырубленного ельника-зеленомошника вблизи г. Ухты (ЛФ 103). На данном участке за период наблюдений было зарегистрировано 16 видов булавоусых чешуекрылых, обильными видами являются сатирида *Oeneis jutta*, беляночка *Leptidea sinapis* и перламутровка *Clossiana euphrosyne*, на долю которых приходится от 12 до 20 % особей топической группировки. Эти виды летают в березняке в течение июня, когда цветут герань лесная, жимолость, рябина, брусника, черника, голубика, багульник. Обилие цветущих трав и кустарничков, относительно слабая затененность привлекают из других местообитаний белянки *Pieris napi*, *P. rapae*, *Anthocharis cardamines*. В это же время в зеленомошном березняке можно встретить голубянку *Callophrys rubi*, нимфалид *Nymphalis antiopa*, *Polygonia c-album*, *Euphydryas maturna*, *Clossiana eunomia*, *C. freija*, чернушку *Erebia embla*.

В июле-начале августа здесь летают сравнительно обильные желтушка *Colias palaeno*, чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*, а также голубянка *Plebeius optilete*, которые кормятся на иван-чае и золотой розге, лабазнике вязолистном. В кронах деревьев можно

заметить бабочек нового поколения нимфалиды *Nymphalis antiopa*. За весь период наблюдений мы ни разу не регистрировали в рассматриваемом лесном участке особей второй генерации у огородных белянок *Pieris napi*, *P. rapae*, хотя на соседних лугах они обычны в течение всего августа. Это лишний раз доказывает временный характер их пребывания в данном березняке в начале лета.

Обращает на себя внимание тот факт, что в составе видовых комплексов булавоусых чешуекрылых зеленомошного березняка много видов болотной преференции: желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, перламутровка *Boloria aquilonaris*, сатириды *Oeneis jutta*, *Erebia embla*. Объясняется это тем, что бывшая делянка находится недалеко от сфагнового болота, откуда и расселились виды болотного комплекса. Редкий на начальных этапах сукцессии древостой, некоторое сходство с болотными местообитаниями травянистого и кустарничкового покрова способствовали их закреплению в зеленомошном березняке.

Приведенный пример наглядно свидетельствует о том, что производные березняки младших классов возраста достаточно активно заселяются булавоусых чешуекрылыми. С течением времени их разнообразие в березняках снижается, и к тому моменту, когда хвойные породы начинают замещать мелколиственные, в составе топической группировки остаются немногочисленные и спорадично встречающиеся дендрофильные и эвритопные виды (см. раздел 7.1).

На Приполярном Урале в долинах рек Малый Паток и Щугер (ЛФ 88, 98) наибольшее распространение имеют травянистые (вейниково-разнотравные, крупнотравные, вейниково-крупнотравные, папоротниково-разнотравные) березняки. Состав булавоусых чешуекрылых на пяти исследованных участках данного типа местообитаний оказался довольно бедным и в целом очень сходным (рис. 44). В общей сложности за период исследований двух локальных фаун было зарегистрировано 13 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.9). Структура видовых комплексов булавоусых чешуекрылых в приполярно-уральских травянистых березняках достаточно устойчива. Наиболее обильными видами на всех учетных участках являются широко лесные чернушки *Erebia ligea*, *Erebia euryale*, интраполизональная белянка *Pieris napi*. Довольно обычна перламутровка *Clossiana thore*, которая избегает открытых участков, предпочитая держаться вблизи древесной растительности, по значениям относительного обилия на некоторых участках к ней близка перламутровка *Clossiana titania*.

Смена фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых в приполярнораль-

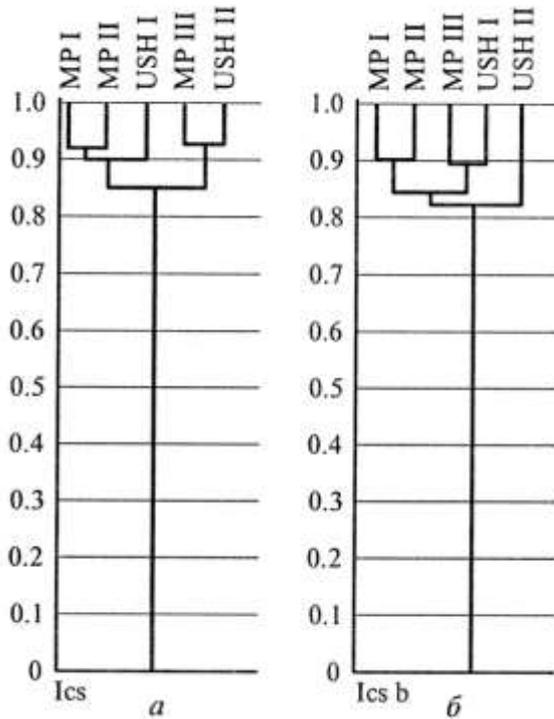


Рисунок 44 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в травянистых березняках горно-лесного пояса Приполярного Урала.

ских березняках четко не выражена. В июне и в августе можно встретить немногочисленных зимующих в имагинальной стадии особей нимфалид *Nymphalis antiopa*, *N. urticae*. В самом конце июня появляются белянки *Pieris napi*, *Leptidea sinapis*, *Anthocharis cardamines*. Основная же масса обитающих здесь видов летает в июле – начале августа. Травянистые березняки в долине р. Кожим (ЛФ 62) отличаются от выше описанных по составу и структуре видовых комплексов булавоусых чешуекрылых. Они характеризуются сравнительно высоким значением видового богатства, что объясняется разреженностью древостоя, относительно слабой

затененностью и разнообразием цветущих трав в данных местообитаниях.

У северных отрогов хребта Малды-Нырды (ЛФ 62) на трех участках вейниковых-крупнотравных и крупнотравно-аконитовых березняков нами было зарегистрировано более 20 видов. Наиболее обильные виды данных местообитаний – чернушка *Erebia euryale*. На долю этого вида в сборах приходилось до 50 % от всех видов. Кроме нее фоновыми являются сатириды *Erebia ligea*, *Coenonympha tullia*, перламутровка *Clossiana angarensis*. Остальные виды встречаются в небольшом количестве и спорадично. Это крепкоголовка *Carterocephalus palaemon*, белянки *Aporia crataegi*, *Pieris napi*, *Colias palaeno*, голубянки *Lycaena helle*, *L. hippothoe*, *Plebeius optilete*, *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*, нимфалиды *Nymphalis antiopa*, *Clossiana thore*, *C. selene*, *C. euphrosyne*, *Argynnis aglaja*, *Euphydryas maturna*, сатириды *Erebia embla*, *Oeneis jutta*, *Oe. norna*.

Резкое преобладание по относительному обилию (супердоминирование) чернушки *Erebia euryale* над другими видами в кожимских березовых, а также в лиственничных лесах, объясняется малочисленностью или полным отсутствием на данной широте местности многих чешуекрылых, составляющих костяк топичеких группировок лесного и лугового крупнотравья и таким образом выравнивающих обилие видов в группировках. Осо-

бенно чувствительна малочисленность таксономически и экологически близкой чернушки *Erebia ligea*, а также белянки *Pieris napi* и ряда малых перламутровок рода *Clossiana*.

Основной породой подгольцовых североуральских березняков является береза извилистая, поэтому лесные участки здесь имеют вид редкостойных (парковых) криволесий. В качестве примеси присутствует ель, реже пихта и сосна сибирская. Мелколесья часто прерываются луговыми полянами, площадь которых иногда превосходит площадь лесов. Наиболее распространенными и заселяемыми булавоусыми являются травянистые (разнотравные и вейниково-аконитовые) березняки. Древетой данных лесов очень разреженный, высота деревьев, в среднем, составляет 7–12 м. Травянистый ярус густой, высота более 1 м. Ядро группировок составляют пять-шесть и более растений. Обильны аконит северный, скерда сибирская, василистник малый, герани лесная и белоцветковая, ветреница пермская, чемерица Лобеля, бодяк разнолистный, иван-чай узколистный, вейник пурпурный, бор развесистый, ястребинки, манжетки, горец большой, купальница европейская (Производительные силы ..., 1954; Дегтева, 1999; Дегтева и др., 1997).

На семи участках травянистых березовых криволесий Северного Урала (ЛФ 144) зарегистрировано более 25 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.10). Максимальное число отмеченных видов на одном учетном участке в период исследований составило 22, минимальное – 19. В целом состав и структура топических в рамках одной ЛФ очень сходны (рис. 45). Повсеместно наиболее обильными видами являются чернушки *Erebia ligea*, *Erebia euryale*, голубянка *Celastrina argiolus*. Фоновыми являются беляночка *Leptidea sinapis*, червонец *Lycaena helle*, малые перламутровки *Clossiana thore*, *C. titania*, *C. selene*, *C. euphrosyne*. Нередки в подгольцовых березовых редколесьях дендрофильные виды: белянки *Aporia crataegi*, *Gonepteryx rhamni*, нимфалиды *Nymphalis antiopa*, *Polygonia c-album*, редко можно встретить бабочек *N. xanthomelas*.

Таким образом, почти половина видов булавоусых чешуекрылых в подгольцовых березняках имеет значения относительного обилия более 5 %. Достаточно большое число малочисленных и единично встречающихся видов (рис. 46) объясняется миграцией бабочек с лугов, постоянно перемежающихся с криволесьями и являющихся местообитаниями большей части булавоусых чешуекрылых подгольцового пояса. Из местообитаний горно-тундрового пояса в березняки проникают немногочисленные особи перламутровки *Boloria alaskensis* и сатириды *Oeneis norna*.

Смена фенологических аспектов имаго в подгольцовых березняках выражена достаточно четко. В июне-начале июля здесь летают виды, перезимовавшие во взрослом состоянии и на стадии куколки. Наиболее обильны в данный период беляночка *Leptidea sinapis*, голубянки *Celastrina argiolus*, *Lycaena helle*. Летний аспект объединяет более десятка ви-

дов. Помимо многочисленных чернушек *Erebia ligea*, *E. euryale* в июле в здесь очень обычны перламутровки рода *Clossiana*. Наконец, позднелетний аспект состоит из представителей нового поколения бициклических чешуекрылых и видов зимующих на стадии имаго.

В отличие от подгольцовых североуральских березняков березовые криволеся подгольцового пояса Приполярного Урала заселены булавоусыми чешуекрылыми значительно слабее. В 1996 г. на четырех участках на хребтах Шохтар-Орнарт, Ууты (ЛФ 98) нами было отмечено лишь восемь видов. Структура топических группировок и смена фенологических аспектов имаго в данных местообитаниях почти не выражены. Первые бабочки появляются в июле. Относительно других видов обильны белянка *Pieris napi*, перламутровка *Clossiana thore*, чернушки *Erebia ligea* и *E. euryale*. Редко можно встретить перламутровок *Clossiana titania*, *C. selene*. В конце июля – начале августа в подгольцовые березняки проникают особи нового поколения нимфалид *Nymphalis antiopa*, *N. xanthomelas*. Обильные на Северном Урале голубянка *Celastrina argiolus* и нимфалида *Araschnia levana* севернее 64° с.ш. в подгольцовом поясе пока не отмечены.

На Полярном Урале в долине р. Сось широко распространены березовые леса, в которых преобладает береза извилистая с примесью ели и лиственницы. Данные леса обычно вторичного происхождения, они растут на месте вырубленных ранее лиственничных и елово-лиственничных лесов.

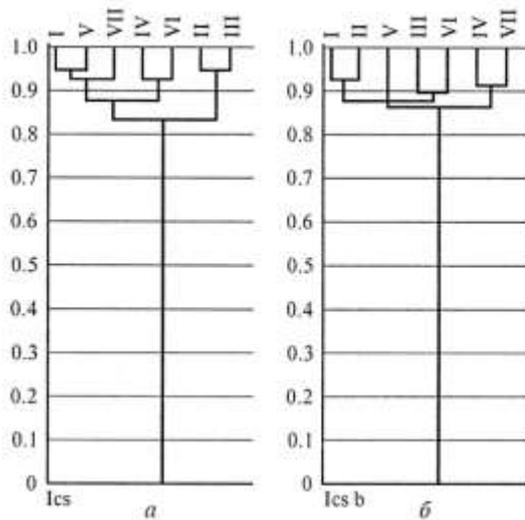


Рисунок 45 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в травянистых березняках подгольцового пояса Северного Урала.

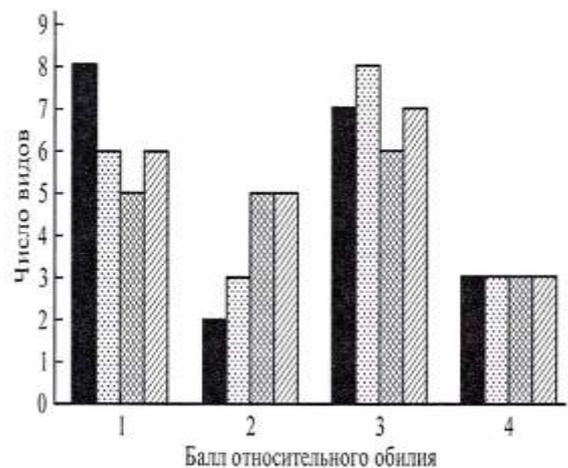


Рисунок 46 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых травянистых березняков подгольцового пояса Северного Урала.

В кустарниковом ярусе этих растительных сообществ присутствуют ивы, рябина, ерник, смородина, шиповник. Хорошо развит травянистый покров из различных злаков, осок, горца большого, княженики, золотой розги, фиалок, иван-чая (Городков, 1926).

По нашим наблюдениям, проводившимися на четырех участках данного типа местообитаний (ЛФ 44) встречается более 40 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.11). Состав и структура топических группировок на всех участках довольно сходны (рис. 47). Наиболее обильными видами повсеместно являются белянка *Pieris napi*, чернушка *Erebia euryale*, *Clossiana freija*. Доля каждого вида в структуре топических группировок превышает 12 %. В состав фоновых видов входят также голубянка *Polyommatus eros* и сатириды *Coenonympha tullia*, *Erebia disa*.

С другой стороны, именно во вторичных березняках долины р. Сосье чаще всего встречаются нехарактерные для полярноуральской фауны. Так, в 1994 г. нами здесь была отмечена пеструшка суббореальная лесная пеструшка *Neptis rivularis*. Другие исследователи (Седых, 1974; Богачева, Ольшванг, 1978; Коршунов и др., 1985; Горбунов, Ольшванг, 1993) сообщают, что в данных местообитаниях встречаются желтушка *Colias hyale*, нимфалиды *Nymphalis urticae*, *Araschnia levana*, *Argynnis A. paphia*, *Speyeria aglaja*, сатирида *Lasiommata petropolitana*. Такое разнообразие булавоусых чешуекрылых в березовых лесах восточного макросклона Полярного Урала определяется несколькими факторами. В первую очередь – это более мягкие условия мезоклимата, характеризующие биотопы долины р. Сосье.

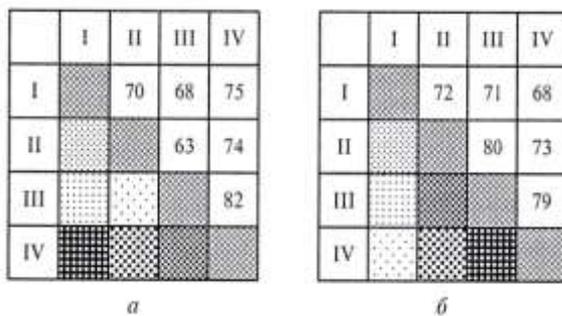


Рисунок 47 – Матрицы сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в травянистых березняках Полярного Урала.

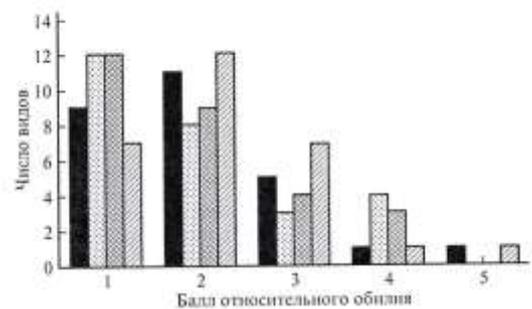


Рисунок 48 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых травянистых березняков Полярного Урала.

По облесенным речным «коридорам» со стороны Западно-Сибирской равнины на широту Северного Полярного круга проникают отдельные особи видов таежной зоны. Сами березняки достаточно разрежены, с хорошо развитым разнотравьем, что привлекает в данные местообитания многих северобореальных и гипоаркто-бореальных видов днев-

ных бабочек. Сильная пересеченность местности способствует частому появлению в березняках чешуекрылых с выраженной тундровой преференцией. но их численность здесь, конечно, гораздо ниже, чем в горно-тундровых биогеоценозах. В общем, рассматриваемые березняки характеризуются большим числом низкообильных и единично встречающихся видов булавоусых чешуекрылых (рис. 48).

Большинство видов булавоусых чешуекрылых в березовых редколесьях Полярного Урала летает с конца июня до второй половины июля. Поэтому можно выделить лишь один (летний) аспект имаго. Некоторое подобие позднелетнего фенологического аспекта формируют чернушка *Erebia euryale* и перламутровка *Issoria eugenia*, бабочки которых появляются в июле, несколько позже основной массы видов.

Широко распространенным типом лесных сообществ на ЕСВР являются ивняки. Они встречаются повсеместно, но самые крупные массивы приурочены к поймам рек, полосами различной ширины тянутся по берегам озер, окраинам болот. Ивняки проходят в своем развитии несколько стадий – от чистых и очень густых кустарниковых зарослей до древовидных ивняков, которые справедливо называть ивовыми лесами (Производительные силы..., 1954). Как местообитания булавоусых чешуекрылых имеют значение лишь крупнотравные и злаково-разнотравные ивняки с изреженным древостоем, прерываемым небольшими луговыми полянами, поэтому их еще называют «иво-лугами» (Самбук, 1930). В травянистом ярусе данных фитоценозов обычно присутствует лабазник, дудник лесной, аконит северный, василистник, крапива, скерда сибирская, различные злаки.

В подзоне средней и северной тайги в *травянистых ивняках* в общей сложности зарегистрировано более 20 видов булавоусых чешуекрылых. Состав и структура данных топических группировок очень неустойчивы – они во многом зависят от географической широты, сочетания биогеоценозов в данной местности и целого ряда случайных факторов. Постоянными обитателями ивняковых участков являются нимфалиды *Nymphalis antiopa*, *N. urticae*, *Polygonia c-album*, *Euphydryas maturna*, *Araschnia levana*, *Clossiana euphrosyne*, *C. selene*, *C. titania*, *C. thore* (на Урале), *Brenthis ino*, *Speyeria aglaja*, *Fabriciana adippe*, *Argynnis paphia*, белянка *Aporia crataegi*, *Pieris napi*, *P. rapae*, сатириды *Erebia ligea*, *E. euryale*, *Pararge aegeria*, *Lasiommata petropolitana*. В южных районах таежной зоны Русской равнины и в горно-лесном поясе Северного Урала в ивняковых зарослях нередко встречается хвостатка *Fixenia pruni*. В подгольцовом поясе Северного и Приполярного Урала в ивняках отмечена нимфалида *Nymphalis xanthomelas*. В южной части Республики Коми (ЛФ 174) на опушке елово-березового леса на иве узколистной собрана гусеницы *Nymphalis polychloros*.

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. Более мягкие, чем на плакорных тундровых участках, условия мезо- и микроклимата в ивняках, расположенных по берегам рек и озер, сопутствующее разнотравье обуславливают в рассматриваемых биогеоценозах сравнительно высокое видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых. Можно сказать, что именно за счет топических группировок булавоусых чешуекрылых травянистых ивняков разнообразие тундровых ЛФ значительно увеличивается.

В общей сложности в тундровых интразональных ивняках Большеземельской тундры обнаружено около 30 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.12). Состав и структура топических группировок оказались весьма сходными, но при этом четко обособились группировки, принадлежащие разным ЛФ (рис. 49). Это связано, в первую очередь, с некоторыми различиями в составе видовых комплексов. В ЛФ 32 не были отмечены червонцы *Lycaena phlaeas*, *L. hippothoe*, перламутровка *Issoria eugenia*, чернушки *Erebia euryale*, *E. discoidalis*, толстоголовка *Pyrgus centaureae*. В свою очередь в окрестностях пос. Харьягинска в ивняках не найдены желтушка *Colias hecla*, шашечница *Euphydryas iduna*, перламутровка *Clossiana thore*, чернушки *Erebia jeniseiensis*, *E. rossii*, *E. fasciata*. Повсеместно обильны в рассматриваемых местообитаниях перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. selene*.

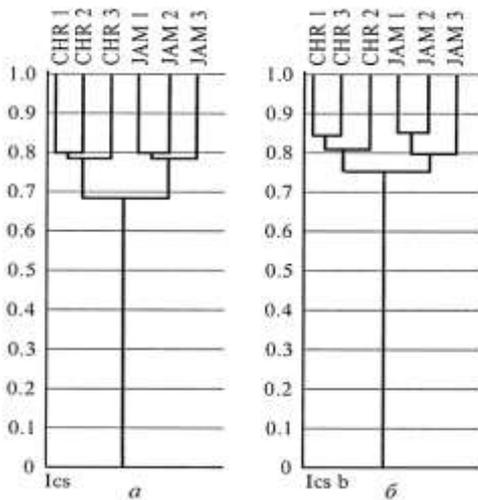


Рисунок 49 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в травянистых ивняках Большеземельской тундры.

Часто встречаются желтушка *Colias palaeno*, сенница *Coenonympha tullia*. В местечке Янгеч-Мыльк многочисленной были еще чернушка *Erebia jeniseiensis* и перламутровка *Clossiana thore*, а в окрестностях п. Харьягинск – голубянка *Plebeius optilete*.

В ивняках бабочки держатся, преимущественно, на небольших разнотравных лужайках, вкрапленных между кустарниковыми зарослями и по берегам водотоков. Редкие особи шашечницы *Euphydryas iduna* и перламутровки

Issoria eugenia в Большеземельской тундре в период исследований были встречены только здесь. На цветущих травах нередко кормятся виды плакорных тундровых сообществ: сатириды *Erebia disa*, *E. fasciata*, *E. rossii*, *Oeneis bore*, *Oe. norna*.

Травянистые пойменные ивняки наряду с рассмотренными выше елово-березовыми «островами» после позднеголоценового похолодания стали своеобразными рефугиумами для большинства отмеченных здесь видов голубянок, чернушки *Erebia euryale*, перламутровок *Clossiana thore*, *C. selene*. Эти виды, вероятно, были широко распространены по территории современных Большеземельской и Малоземельской тундр в период позднеатлантического термического оптимума, когда леса росли на побережье Баренцева моря. Крупные и хорошо летающие бабочки в настоящее время проникают далеко на север по поймам рек, где придерживаются, в основном, ивняковых местообитаний. Смена фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых в тундровых ивняках не выражена – бабочки здесь летают с начала июля до начала августа.

6.1.2 Видовые группировки луговых местообитаний

Основным типом местообитаний булавоусых чешуекрылых на ЕСВР являются луга. Их постоянно или временно заселяют более 90 видов из шести семейств, или 3/4 состава региональной фауны. Сами луга в регионе играют очень небольшую ландшафтнообразующую роль, занимая менее 1 % его территории. Среди сплошного моря лесов они выделяются узкими полосками, тяготеющими к долинам рек. Особенно это характерно для предгорий и горных районов Урала, где речные поймы выражены очень слабо (их ширина

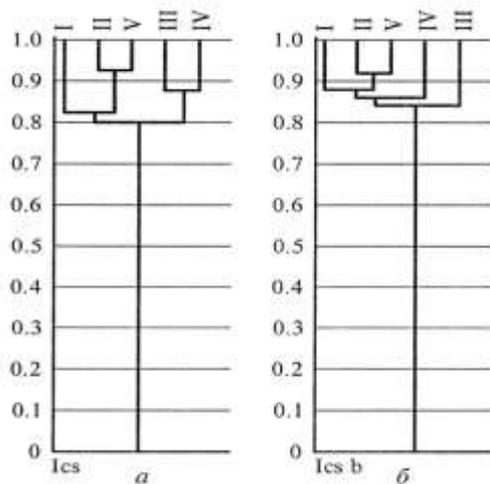


Рисунок 50 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов на мелкозлаковых лугах подгольцового пояса Северного Урала.

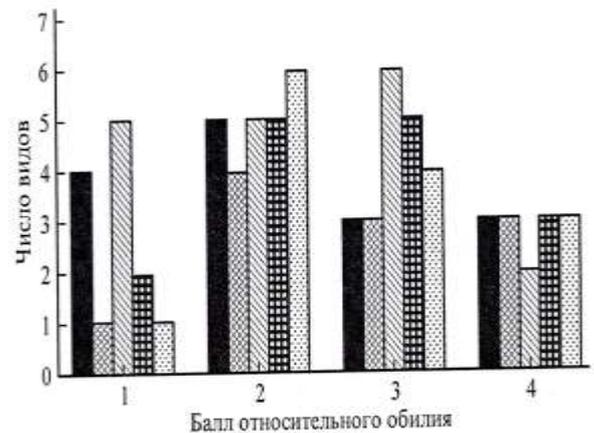


Рисунок 51 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых мелкозлаковых лугов подгольцового пояса Северного Урала.

всего несколько метров), луга постоянно прерываются выходами коренных пород, песками, галечниками и плакорными береговыми обрывами. В тундровой зоне лугов почти нет. Травянистые сообщества здесь встречаются в поймах рек, по берегам озер в тесной взаимосвязи с зарослями ив.

На ЕСВР выделяют четыре класса луговых формаций: злаковые, разнотравные, клеверные и осоковые. Разнотравные луга разделяют на крупнотравные и мелкотравные (Производительные силы ..., 1954). Осоковые луга фактически не заселены булавоусыми чешуекрылыми, поэтому в настоящей работе не рассматриваются. Плакорные травянистые сообщества тундровой зоны в данной работе отнесены к особому типу луговинных тундр (Городков, 1926, 1935), заселяющие их булавоусые чешуекрылые характеризуются в разделе 6.1.4.

Злаковые луга широко распространены по всей таежной зоне ЕСВР, однако в качестве местообитаний булавоусых чешуекрылых им принадлежит очень незначительная роль. Чаще всего заселяются крупнотравно-разнотравные луга, развивающиеся в речных поймах и имеющие в своем составе, кроме злаков, лабазник, веронику длиннолистную, подмаренник северный, герань луговую, различные лютики. В течение всего летнего сезона здесь можно встретить около десяти видов дневных чешуекрылых, обилие которых невысокое. Главная причина данного явления – однообразный растительный покров злаковых лугов. Со злаками в личиночной фазе трофически связаны лишь сатириды и некоторые толстоголовки. По нашим наблюдениям, постоянными и более обильными обитателями злаковых лугов в таежной зоне являются лишь широко лесные чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*, другие регулярно встречающиеся здесь виды – белянки *Pieris napi*, *P. rapae*, *Aporia crataegi*, нимфалиды *Vanessa cardui*, *Clossiana selene*, сатирида *Lasiommata petropolitana*, толстоголовка *Hesperia comma*.

В подгольцовом поясе Северного Урала (ЛФ 141) на каменистых склонах у границы с горными тундрами располагаются мелкотравные луговые сообщества, в которых преобладают душистый колосок и некоторые другие злаки. Из других трав встречаются ветреница пермская, чемерица Лобеля, герань белоцветковая, горец большой, фиалка двуцветная, ястребинки, манжетки. На пяти участках, принадлежащих к рассматриваемым растительным группировкам, в общей сложности было зарегистрировано более 20 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.13). Состав и структура топических группировок на всех исследованных участках оказались очень сходны (рис. 50). Наиболее обильные чешуекрылые рассматриваемых местообитаний – чернушки *Erebia ligea*, *Erebia euryale* и перламутровка *Boloria alaskensis*. Доля каждого из них в структуре топических группировок на разных участках колебалась от 11 до 15 %. Обычны белянка *Pieris napi* перламутровка *Clossiana euphrosyne*, сатирида *Lasiommata petropolitana*. На всех исследованных лугах довольно часто встречался парусник *Parnassius phoebus*.

В целом рассматриваемые топические группировки булавоусых чешуекрылых характеризует большое количество низкообильных и среднеобильных видов (рис. 51), ко-

торые поднимаются по склонам хребтов из других местообитаний подгольцового и горно-лесного поясов, реже спускаются с горных вершин.

Несмотря на то, что мелкозлаковые луга граничат с горными тундрами, здесь достаточно четко выражена смена трех фенологических аспектов имаго. Раннелетний представлен шестью-семью видами. В это время летают белянки, среди которых наиболее обильны *Pieris napi*, *Leptidea sinapis*, *Anthocharis cardamines*, пестрокрыльница *Araschnia levana*, развивающаяся в подгольцовом поясе только в одном поколении, и голубянка *Lycsaena helle*. Летний комплекс наиболее разнообразен, он насчитывает до 13 видов. В июле, кроме чернушек *Erebia ligea*, *E. euryale*, на мелкозлаковых лугах можно часто желтушку *Colias palaeno*, возле скал, останцев и каменистых осыпей у границы с горно-тундровым поясом предпочитает держаться сатирида *Lasiommata petropolitana*. Во второй половине июля на мелкозлаковых лугах появляется перламутровка *Boloria alaskensis*. Основная масса особей этого вида держится в верхней части хребтов на границе с горными тундрами. С конца июля до середины августа на мелкотравных подгольцовых лугах можно встретить всего три-четыре вида булавоусых чешуекрылых. Это второе поколение огородных белянок *Pieris napi*, *P. rapae*, заканчивающая лёт перламутровка *Boloria alaskensis*, а также парусник *Parnassius phoebus*.

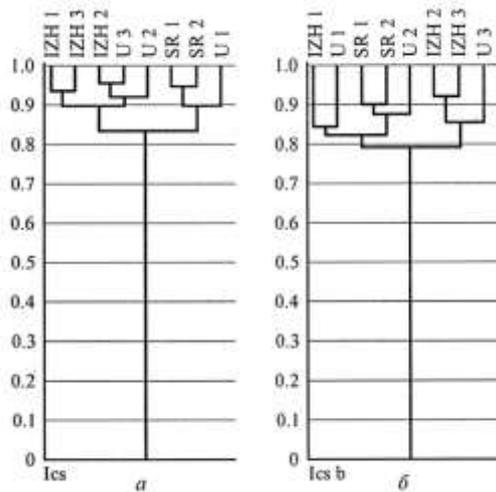


Рисунок 52 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов на лабазниково-разнотравных лугах северной и средней тайги Русской равнины.

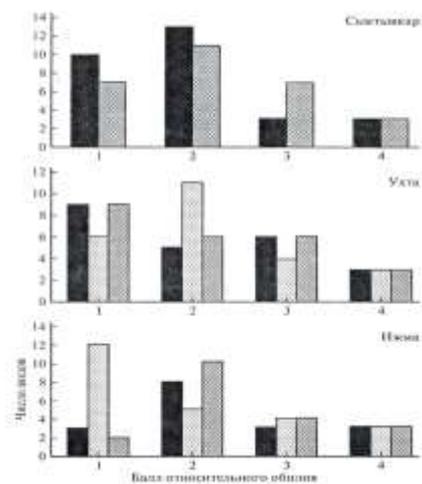


Рисунок 53 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых лабазниково-разнотравных лугов северной и средней тайги Русской равнины.

Крупнотравные луга образованы, главным образом, крупными травами, среди которых злаки играют подчиненную роль. Крупнотравье принадлежит к естественным лугам, встречающимся в долинах рек (особенно в их верховьях и в горах). В настоящей работе

будут охарактеризованы группировки булавоусых чешуекрылых лабазниково-разнотравных, лабазниково-горцовых и смешанно-крупнотравных лугов.

На восьми участках *лабазниково-разнотравных лугов*, расположенных в окрестностях городов Сыктывкара, Ухты и в долине р. Ижмы (ЛФ 93, 103, 146), было зарегистрировано более 30 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.14). Значительных различий по составу и структуре видовых комплексов учетных участков не обнаружено – коэффициенты сходства достаточно высоки (рис. 52). Лабазниково-разнотравные луга заселяются прежде всего широко распространенными в таежной зоне видами. В подзоне северной тайги не были отмечены лишь толстоголовки *Thymelicus lineola*, *Hesperia comma*, перламутровка *Argynnis paphia*. Наиболее обильными видами являются чернушки *Erebia ligea*, *Erebia euryale*, перламутровка *Brenthis ino* – их доля в составе топических группировок в ЛФ колебалась от 10 до 18 %. В состав фоновых видов входят обыкновенно белянка *Pieris napi*, перламутровки *Clossiana selene*, на окраинах лугов вблизи древесной растительности достаточно многочисленной бывает шашечница *Euphydryas maturna*. В целом группировки булавоусых чешуекрылых лабазниково-крупнотравных лугов можно считать достаточно разнообразными. Они характеризуются значительным числом единично встречающихся и низкобильных видов и небольшим, но стабильным по составу ядром фоновых видов (рис. 53).

На лабазниково-крупнотравных лугах средней и северной тайги хорошо выражена смена трех фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых. В весенне-раннелетний период (конец мая – середина июня) в данных фитоценозах можно встретить более десятка видов. Среди них наиболее обильны белянки *Pieris napi*, *Leptidea sinapis*, *Anthocharis cardamines*. Летний аспект самый богатый видами, с конца июня до конца июля на лугах встречается порядка 20 видов. Позднелетний аспект (август) насчитывает девять видов бабочек. Это второе поколение огородных белянок *Pieris napi*, *P. rapae*, зимующие в имагинальной стадии лимонница *Gonepteryx rhamni*, нимфалиды *Nymphalis antiopa*, *N. urticae*, *Polygonia c-album*. Нередко растягивается лёт чернушек *Erebia ligea*, *E. euryale*, перламутровок *Brenthis ino*, *Clossiana selene*, немногочисленных особей данных видов можно встретить до середины августа.

Лабазниково-горцовые луга встречаются в переувлажненных местах – в долинах лесных рек и ручьев, на окраинах олиготрофных и мезотрофных сфагновых болот. В их составе преобладают лабазник вязолистный и горец большой, травостой также формируют различные злаки, осоки, сабельник болотный. Были исследованы три среднетаежных лабазниково-горцовых лугов в окрестностях г. Ухты (ЛФ 103). В общей сложности здесь было отмечено более 20 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.15). Наиболее обиль-

ными видами на всех участках повсеместно оказались белянка *Pieris napi*, перламутровки *Brenthis ino*, *Clossiana selene*. На одном из участков очень многочисленной была голубянка *Lycaena helle*. На двух учетных участках была обычна перламутровка *Clossiana titania*. Довольно разнообразны на лабазниково-горцовых лугах представители семейства голубянок (семь видов). Эвритопные и почти повсеместно многочисленные в данном локалитете широко лесные чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale* здесь не были обильны. Сходство участков лабазниково-горцовых лугов по составу и соотношению обилий, заселяющих их булавоусых чешуекрылых, оказалось ниже, чем этого можно было бы ожидать (рис. 54). Очевидно, что данные топические группировки неустойчивы. Их облик во многом зависит от типа окружающих их сообществ и других случайных факторов.

По характеру лёта имаго в лабазниково-горцовых лугах четко можно выделить, лишь два фенологических аспекта. В июне, кроме белянок *Pieris napi*, *P. rapae*, *Anthocharis cardamines*, здесь летают голубянка *Lycaena helle*, *Celastrina argiolus*. Наиболее разнообразным является летний аспект. Со второй декады июля до середины августа доминирующими по численности видами являются перламутровка *Brenthis ino* и бабочек второго поколения белянки *Pieris napi*.

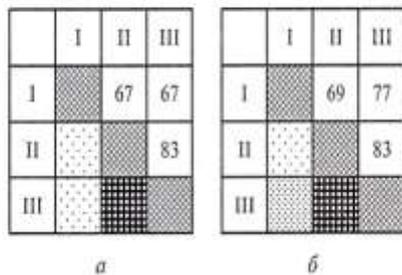


Рисунок 54 – Матрица сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов на лабазниково-горцовых лугах средней тайги Русской равнины.

Смешанно-крупнотравные луга характеризуются отсутствием ярко выраженных доминантов в травостое. В образовании верхнего яруса принимает участие сразу несколько равнообильных видов. Как правило, это лабазник вязолистный, скерда сибирская, василистник малый, купырь лесной, вероника длиннолистная, валериана волжская, аконит северный, крупные злаки. Второй ярус образуют герань лесная и белоцветковая (на Урале), купальница европейская, чемерица Лобеля и некоторые другие.

Нижний ярус бедный видами – шавель, горец, одуванчик лекарственный, некоторые фиалки (Производительные силы ..., 1954). Данные типы лугов распространены в регионе очень широко. Они занимают речные поймы, долины ручьев, горные ложбины и подгольцовый пояс Урала, занимая в некоторых районах до 85 % всей площади лугов. Богатая травянистая и цветущая растительность, умеренная влажность делают их одним из основных типов местообитаний булавоусых чешуекрылых в средней, северной и крайнесевер-

ной тайге Русской равнины, а также в горно-лесном и подгольцовом поясах Северного и Приполярного Урала.

Состав и структура видовых комплексов булавоусых чешуекрылых равнинных смешанно-разнотравных лугов исследовалась на 24 учетных участках в окрестностях городов Сыктывкара (ЛФ 146), Ухты (ЛФ 103), Печоры (ЛФ 57), Вуктыла (ЛФ 97), пос. Якша (ЛФ 152), с. Усть-Цильмы (ЛФ 59), на биостанции СыктГУ (ЛФ 135), в среднем и нижнем течении р. Ижмы (ЛФ 93). В общей сложности в биогеоценозах данного типа зарегистрировано более 60 видов (прил. 8.16, 8.17). Это один из самых высоких показателей видового разнообразия топических группировок Papilionodea на ЕСВР.

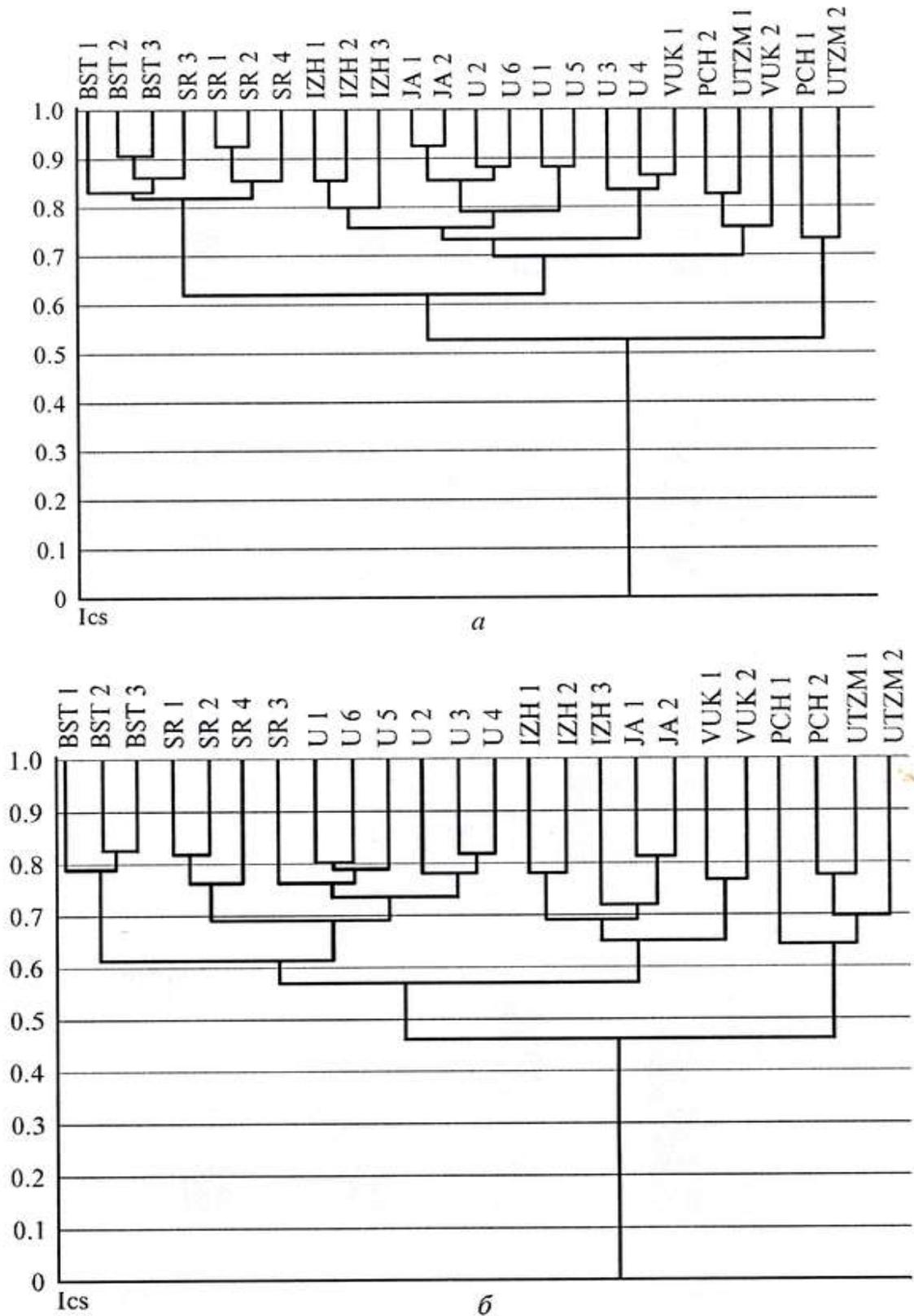
В ходе исследований выявились определенные отличия в составе топических группировок, принадлежащих к различным ЛФ (рис. 55). Это в первую очередь связано с постепенным уменьшением числа видов в равнинной тайге в направлении от юга к северу.

Самое большое число видов за весь период исследований было зарегистрировано в окрестностях г. Сыктывкара (40–45), самые бедные видами - крайнесеверотаежные луга возле с. Усть-Цильма, где было зарегистрировано в период исследований не многим более 20 представителей надсемейства. На лугах северной тайги не были отмечены толстоголовки *Hesperia comma*, *H. Sylvanus*, *Thymelicus lineola*, перламутровка *Argynnis paphia*. Не встречаются севернее 63° с.ш. сатириды *Maniola jurtina*, ликаон *Hyponephele lycaon*, *Coenonympha glycerion*. В окрестностях г. Сыктывкара на смешанно-крупнотравных лугах была отмечена сеница *Coenonympha pamphilus*. На биостанции СыктГУ и в устье р. Волосницы на цветущих луговых растениях нередко кормится хвостатка *Fixsenia pruni*. Короткохвостка *Cupido alcetas* была обнаружена лишь на двух участках в окрестностях городов Сыктывкара и Ухты. В окрестностях г. Ухты и на лугах поймы р. Ижмы локально обитает парусник *Driopa mnemosyne*. Различия в структуре топических группировок разных участков еще более заметны. Повсеместно наиболее обильной является, пожалуй, лишь белянка *Pieris napi*. Чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale* также являются лидерами по обилию почти на всех исследованных участках. Исключение составляют лишь смешанно-крупнотравные луга в окрестностях биостанции СыктГУ, где на двух из трех учетных участков эти виды вообще не были встречены. В средней тайге в состав фоновых видов обыкновенно входят перламутровки *Brenthis ino*, *Clossiana selene*. В подзонах северной и крайнесеверной тайги обилие данных видов снижается. Это же можно сказать и о беляночке *Leptidea sinapis*. В верхнем течении р. Печоры (ЛФ 152) очень обильны сатирида *Lasiommata petropolitana* и голубянка *Callophrys rubi*, на ухтинских лугах обычна шашечница *Euphydryas maturna*. В окрестностях г. Сыктывкара и биостанции СыктГУ весьма многочисленна перламутровка *Speyeria aglaja*.

На дендрограммах наблюдается обособление топических группировок булавоусых чешуекрылых из окрестностей биостанции СыктГУ. Причина данного явления заключается в относительно низком уровне видовой разнообразия в рассматриваемых комплексах, о чем свидетельствуют и значения соответствующих индексов. Число зарегистрированных видов, их численность на смешанно-крупнотравных лугах биостанции ближе к североатаежными группировкам, нежели к сыктывкарским или ухтинским. Снижение уровня видовой разнообразия здесь происходит в результате сильнейшей антропогенной нагрузки на природные сообщества, выражающейся, прежде всего, в ежегодных сенокосах в рассматриваемой местности, а также в форме студенческих энтомологических сборов.

В целом уровень видовой разнообразия булавоусых чешуекрылых на смешанно-крупнотравных лугах можно считать очень высоким. В тоже время наблюдается четко выраженная тенденция его снижения в направлении от юга к северу. Число среднеобильных видов постепенно уменьшается (рис. 56). На северных лугах сильно возрастает доля, например, таких чешуекрылых, как интраполизональная белянка *Pieris napi*, на фоне которых низкообильные виды «растворяются», и поэтому топические группировки выглядят более однообразными, чем в южных районах. Кривые рангового распределения видов булавоусых чешуекрылых на среднетаежных лугах можно интерпретировать как логнормальные, характеризующие самые разнообразные, зрелые сообщества. Распределение видов на смешанно-крупнотравных лугах подзоны крайнесеверной тайги более соответствует логряду (рис. 57).

На смешанно-крупнотравных лугах равнинной тайги хорошо выражена смена трех фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых. В июне в данных местообитаниях можно встретить до 15 видов. Раньше всех появляются перезимовавшие имаго лимонницы *Gonepteryx rhamni*, нимфалид *Nymphalis antiopa*, *N. urticae*, *Polygonia c-album*. Наиболее обильны в данный период белянки *Pieris napi*, *Leptidea sinapis*, на некоторых участках многочисленны *Anthocharis cardamines* и шашечница *Euphydryas maturna*. В более южных районах (г. Сыктывкар, биостанция СыктГУ) в июне обильна белянка *Pieris rapae*, но к северу ее численность снижается. Заметим, что второе поколение этого вида повсеместно немногочисленно, а в крайнесеверной тайге появляется не каждый год. Летний аспект самый богатый видами. В июле на смешанно-крупнотравных лугах можно встретить до 30 видов булавоусых чешуекрылых. В это время наиболее обильны чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*, перламутровки *Clossiana selene*, *Brenthis ino*. Позденелетний



Ри
Рисунок 55 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов на смешанно-крупнотравных лугах средней и северной тайги Русской равнины.

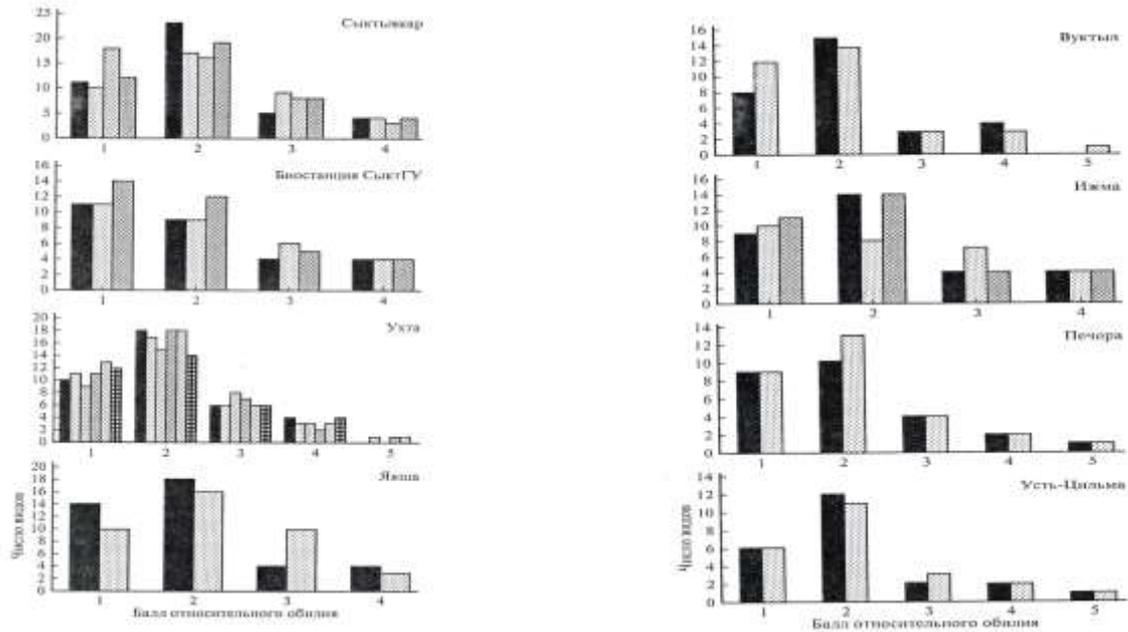


Рисунок 56 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых смешанно-крупнотравных лугов северной и средней тайги Русской равнины.

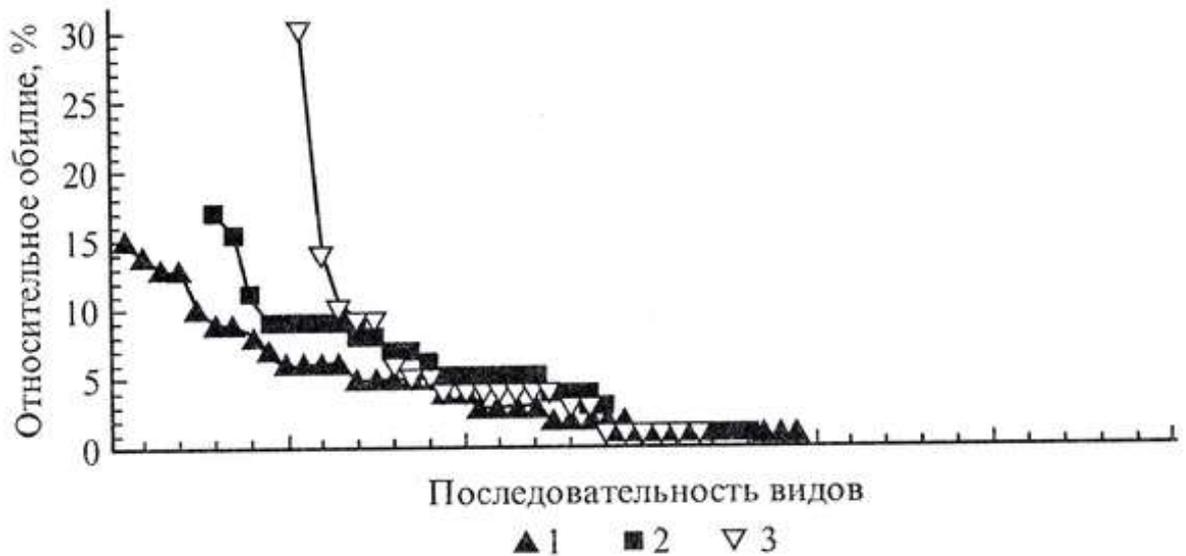


Рисунок 57 – Графики рангового распределения видов булавоусых чешуекрылых. Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых смешанно-крупнотравных лугов северной и средней тайги Русской равнины.

аспект формируют виды, дающие второе поколение и остающиеся зимовать на имагинальной стадии развития.

В горно-лесном поясе Урала поймы рек выражены слабо, берега окаймлены выходами коренных пород, поэтому луга тянутся узкими полосками вдоль русла, несколько рас-

ширяясь в излучинах и устьях притоков, где и получают распространение смешанно-крупнотравные луговые сообщества.

Топические группировки булавоусых чешуекрылых смешанно-крупнотравных лугов горно-лесного пояса Северного Урала подробно изучались в Печоро-Илычском заповеднике (ЛФ 139, 140), где на четырех участках было зарегистрировано 44 вида (прил. 8. 18). Состав и структура топических группировок булавоусых чешуекрылых на всех учетных участках оказались сходными (рис. 58). Повсеместно наиболее обильными видами являются белянка *Pieris napi*, чернушки *Erebia ligea*, *Erebia euryale*, перламутровка *Brenthis ino*. В состав фоновых видов также входят малые перламутровки: *Clossiana euphrosyne*, *C. thore*, *C. selene*, *C. titania*.

На смешанно-крупнотравных крупнотравных лугах горно-лесного пояса Северного Урала хорошо выражена смена трех фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых. Весенне-раннелетний аспект традиционно объединяет перезимовавших во взрослом состоянии и на стадии куколки виды. Самыми многочисленными в июне являются белянки *Pieris napi*, *Leptidea sinapis*, *Anthocharis cardamines*. Наиболее богат бабочками июль. В данный период на предгорном крупнотравье встречается свыше 20 видов, в том числе и самые обильные в этих местообитаниях чернушки *Erebia ligea*, *Erebia euryale*, перламутровка *Brenthis ino*.

Смешанно-крупнотравные луга горно-лесного пояса Приполярного Урала являются местообитаниями для 40 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.19). Значительных различий по составу и структуре топических группировок между исследованными 11 участками, расположенными в долинах рек Щугер и Малый Паток (ЛФ 88, 98), обнаружено не было (рис. 59). В обеих фаунах наиболее обильными видами рассматриваемых местообитаний являются чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*. На долю каждого вида в сборах приходилось от 17 до 23 % всех видов. В состав фоновых видов входят также белянка *Pieris napi*, малые перламутровки *Clossiana thore*, *C. selene*, *C. titania*. Довольно обычна на приполярноуральском крупнотравье беляночка *Leptidea sinapis*. На лугах поймы р. Малый Паток многочисленна толстоголовка *Carterocephalus palaemon* – здесь данный вид входит в состав фоновых чешуекрылых. В более сухой и каменистой долине Щугера эта толстоголовка менее обильна. На приполярном крупнотравье в сравнении с Северным Уралом редко перламутровки *Clossiana euphrosyne* *Brenthis ino*, белянка *Pieris rapae*. Одной из характерных особенностей группировок булавоусых чешуекрылых смешанно-крупнотравных лугов горно-лесного пояса Приполярного Урала является присутствие на многих участках гипоаркто-боеральных и севернобореальных видов, в таежной зоне заселяющих, преимущественно, болотные местообитания: желтушки *Colias palaeno*, перла-

мутровок *Boloria aquilonaris*, *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*, сатирид *Erebia embla*, *Oeneis jutta*. Некоторые из них – *Colias palaeno*, *Boloria aquilonaris*, *Erebia embla* – встречаются на лугах регулярно и бывают довольно обильны. Очевидно, именно высокая численность данных видов на трех участках щугерских крупнотравных лугов стала причиной их некоторого обособления на дендрограмме сходства состава.

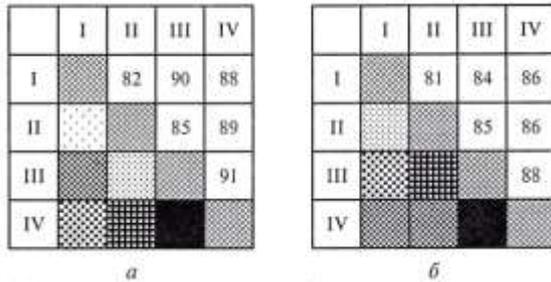


Рисунок 58 – Матрица сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов на смешанно-крупнотравных лугах горно-лесного пояса Северного Урала.

июля до начала августа.

В бассейне р. Кожим (ЛФ 62) среди редкостойных лиственничников и березовых криволесий встречаются разнотравные луговые сообщества, в составе которых присутствует горец большой, щавель, аконит северный, живокость, чемерица Лобеля, скерда сибирская, зонтичные растения, крупные злаки, осоки. В данных местообитаниях обильны чернушки *Erebia euryale*, *E. ligea* – на их долю приходилось до 50 % сборов. Обычны желтушка *Colias palaeno*, перламутровка *Clossiana angarensis*, сатириды *Oeneis norna*, *Coenonympha tullia*. Встречаются толстоголовка *Pyrgus centaureae*, белянка *Pieris napi*, перламутровки *Clossiana thore*, *C. euphrosyne*, *C. selene*, *Boloria aquilonaris*, *Issoria eugenia*, червонец *Lycaena hopphoe*. Из соседних лиственничников на луговые участки залетают дендрофильные гипоарктические сатириды *Oeneis magna*, *Oe. jutta*, *Erebia embla*.

Смешанно-крупнотравные луга являются наиболее распространенными луговыми сообществами и в подгольцовом поясе Северного Урала. Здесь они обыкновенно занимают большие площади, чередуясь с березовыми парковыми криволесьями. По долинам небольших водотоков они поднимаются высоко в горы, где смыкаются с тундровыми участками, каменистыми россыпями и скалами. В подгольцовом крупнотравье также нет какого-либо одного господствующего вида растений, а можно выделить не менее 8–10 обильно встречающихся видов, соотношение между которыми варьирует на разных участках. Состав трав почти не отличается от предгорных и равнинных лугов (Горчаковский, 1975),

На крупнотравных лугах горно-лесного пояса Приполярного Урала смена фенологических аспектов имаго дневных бабочек четко не выражена. В начале летнего периода цветут лишь такие виды как ветреницы пермская и лесная, купальница, гусиный лук. В ложбинах долго сохраняется снег. Поэтому бабочки в данных местообитаниях в течении всего июня фактически не встречаются. Основная масса видов летает здесь с начала

поэтому подгольцовые луга вряд ли справедливо именовать субальпийскими, как это часто делается.

Состав и структура видовых комплексов булавоусых чешуекрылых подгольцового крупнотравья исследовались на шести участках, расположенных на склонах хребтов Яны-Пупу-Ньер и Медвежий Камень (ЛФ 141). В общей сложности здесь было зарегистрировано более 30 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.20). Сходство участков по составу и относительному обилию видов оказалось ниже, чем это можно было бы ожидать (рис. 60). Обширные участки крупнотравья, перемежающиеся с березовыми криволесьями, заселены бабочками очень слабо. На трех подобных участках было отмечено порядка 10 видов булавоусых чешуекрылых. В июне были отмечены лишь единичные особи белянок *Leptidea sinapis*, *Pieris napi*, *P. rapae*, *Anthocharis cardamines*, голубянок *Lycaena helle*, *Celastrina argiolus*. В данный период травостой еще невысокий и цветут только купальница, ветреница пермская, кортуза матиолля и некоторые другие растения, которые почти не посещаются бабочками. В июле на смешанно-крупнотравных лугах наиболее обильны чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*. Обычны перламутровки *Clossiana selene*, *C. euphrosyne*,

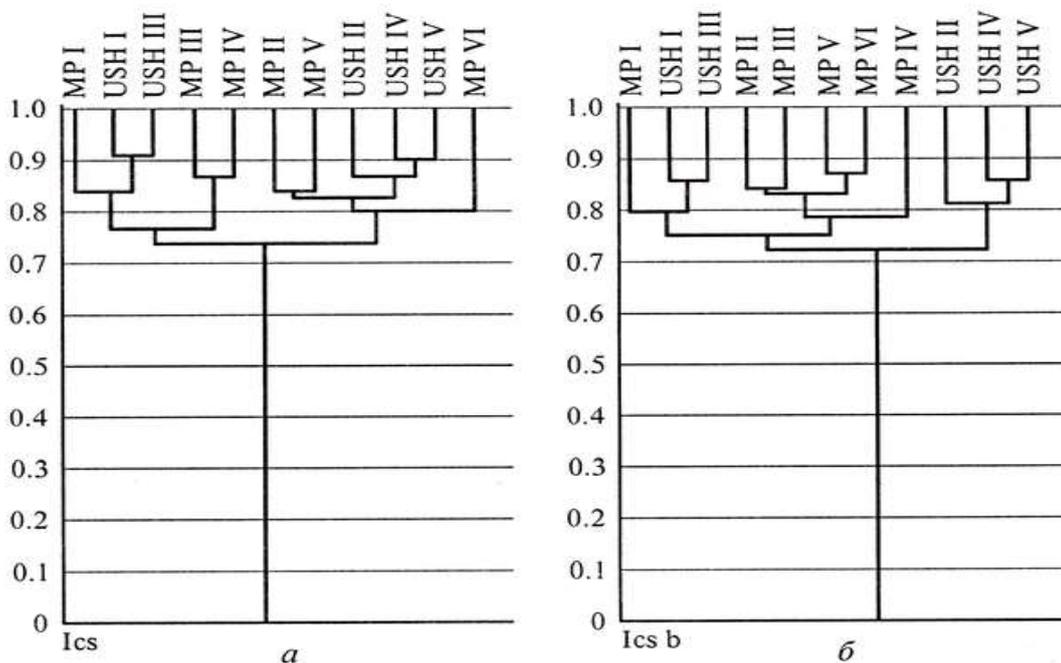


Рисунок 59 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов на смешанно-крупнотравных лугах горно-лесного пояса Приполярного Урала.

C. thore, *C. titania*, *Brenthis ino*. Число низкообильных видов на рассматриваемых участках невелико и вполне сопоставимо с количеством фоновых чешуекрылых (рис. 61). Вдоль водотоков и выше уровня подгольцовых криволесий характер растительности разнотрав-

ных лугов несколько изменяется. Становится более низким травостой, преобладают такие виды, как лабазник, манжетки, ветреница пермская, фиалки, горец большой, появляются камнеломки, родиола розовая, княженика, различные злаки и осоки, кустарнички (черника, голубика и водяника). Соответственно и видовой состав булавоусых чешуекрылых на таких участках более разнообразен, однако состав фоновых видов практически не изменяется. Наиболее обильны здесь те же чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*. Кроме того, на двух участках в период исследований была обильна голубянка *Celastrina argiolus*, в состав фоновых входят белянка *Pieris napi*, перламутровки *Clossiana thore*, *C. euphrosyne*, *C. titania*, *C. selene* и голубянка *Lycaena helle*. Перламутровка *Brenthis ino* – один из самых обильных видов равнинного и предгорного крупнотравья – в подгольцовом поясе встречается в малом количестве. В период исследований на подгольцовых крупнотравных лугах не были обнаружены такие виды, как толстоголовка *Carterocephalus palaemon*, шашечницы *Melitaea diamina*, *M. athalia*, червонец *Lycaena hippothoe*. Характер распространения и биотопической приуроченности этих видов на Урале и в сопредельных районах позволяет пред-

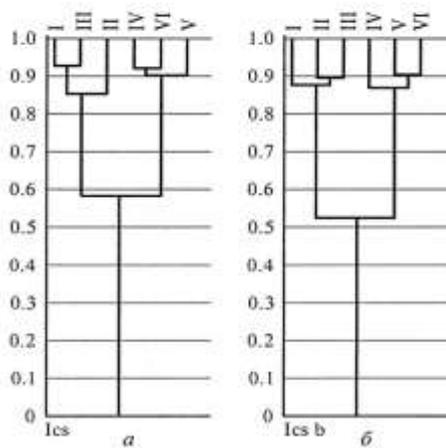


Рисунок 60 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов на смешанно-крупнотравных лугах подгольцового пояса Северного Урала.

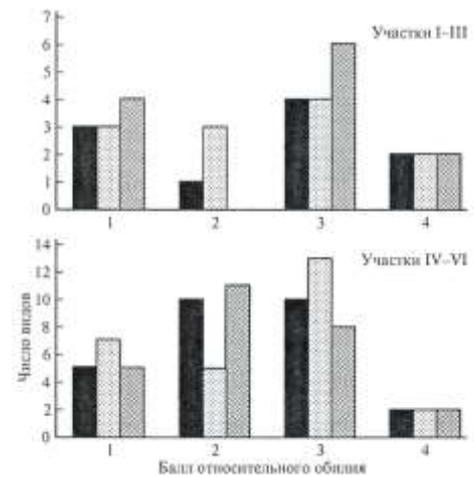


Рисунок 61 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых смешанно-крупнотравных лугов подгольцового пояса Северного Урала.

положить, что они все же могут встречаться на лугах и выше пояса горных лесов. На подгольцовых смешанно-крупнотравных лугах в течение летнего периода прослеживается смена трех фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых. С начала июня до начала июля здесь летает около 10 видов, среди которых наиболее обильны голубянки *Celastrina argiolus*, *Lycaena helle*, белянка *Pieris napi*, *Anthocharis cardamines*, *Leptidea sinapis*. Период лёта большинства видов приходится на июль. Тогда можно встретить около

20 видов. В августе на данных участках летает не более семи видов: второе поколение белянок *Pieris napi* и *Pieris rapae*, зимующие в имагинальной стадии нимфалиды *Nymphalis antiopa*, *N. urticae*, *Polygonia c-album*, мигрант *Vanessa cardui*, а также парусник *Parnassius phoebus*, бабочек которого можно иногда встретить до начала сентября.

Смешанно-крупнотравные луга подгольцового пояса Приполярного Урала заселены булавоусыми чешуекрылыми в сравнении с Северным Уралом и горно-лесным поясом слабо. На четырех участках подгольцовых лугов хребтов Шохтар-Орнарт и Ууты (ЛФ 98) в было зарегистрировано всего 16 видов. Это белянки *Pieris napi*, *Aporia crataegi*, *Anthocharis cardamines*, *Colias palaeno*, перламутровки *Clossiana selene*, *C. titania*, *C. thore*, *C. frigga*, *C. freija*, *Boloria aquilonaris*, *B. alaskensis*, сатириды *Erebia ligea*, *E. euryale*, *E. embla*, *Lasiommata petropolitana*, *Oeneis jutta*. Структура топических группировок почти не выражена – все виды встречаются здесь спорадично и единичными особями, вероятно залетающими из других местообитаний.

Мелкотравные луга на ЕСВР распространены не менее широко, чем крупнотравные, и встречаются также во всех подзонах тайги. Среди них довольно обычны *нивяниковые луговые сообщества*. Эти фитоценозы довольно обычно распространены в долинах рек, где они располагаются в надпоймах и на слабо и редко заливаемых верхушках грив, сложенных песчаными и супесчаными почвами. Часто нивяниковые ассоциации возникают вдоль старых дорог, на опушках лесов, на окраинах сельскохозяйственных земель. Травостой данных лугов низкий и довольно разреженный. Кроме господствующего нивяника обыкновенного (поповника) присутствуют мелкие злаки, тысячелистник, золотая розга, зверобой, лютик едкий, погребок, щевели, манжетки, подорожники, клевера и некоторые другие травы (Производительные силы..., 1954).

Булавоусые чешуекрылые лугов, в травостое которых преобладает нивяник обыкновенный, исследовались на территории средней тайги в окрестностях городов Сыктывкара (ЛФ 146), Ухты (ЛФ 103), Вуктыла (ЛФ 97), на биостанции СыктГУ (ЛФ 135), в северной тайге – в нижнем течении р. Ижмы (ЛФ 93), а также в горно-лесном поясе Северного (ЛФ 140) и Приполярного Урала (ЛФ 98). В настоящей работе будут представлены материалы по составу и структуре группировок Papilionoidea для 24 учетных участков.

В общей сложности на нивяниковых лугах за период исследований зарегистрировано более 60 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8. 21, 8. 22). По данному показателю рассматриваемые топические группировки являются одними из самых разнообразных на ЕСВР. Наибольшее число видов ($S = 49$) обнаружено на одном из лугов в окрестностях

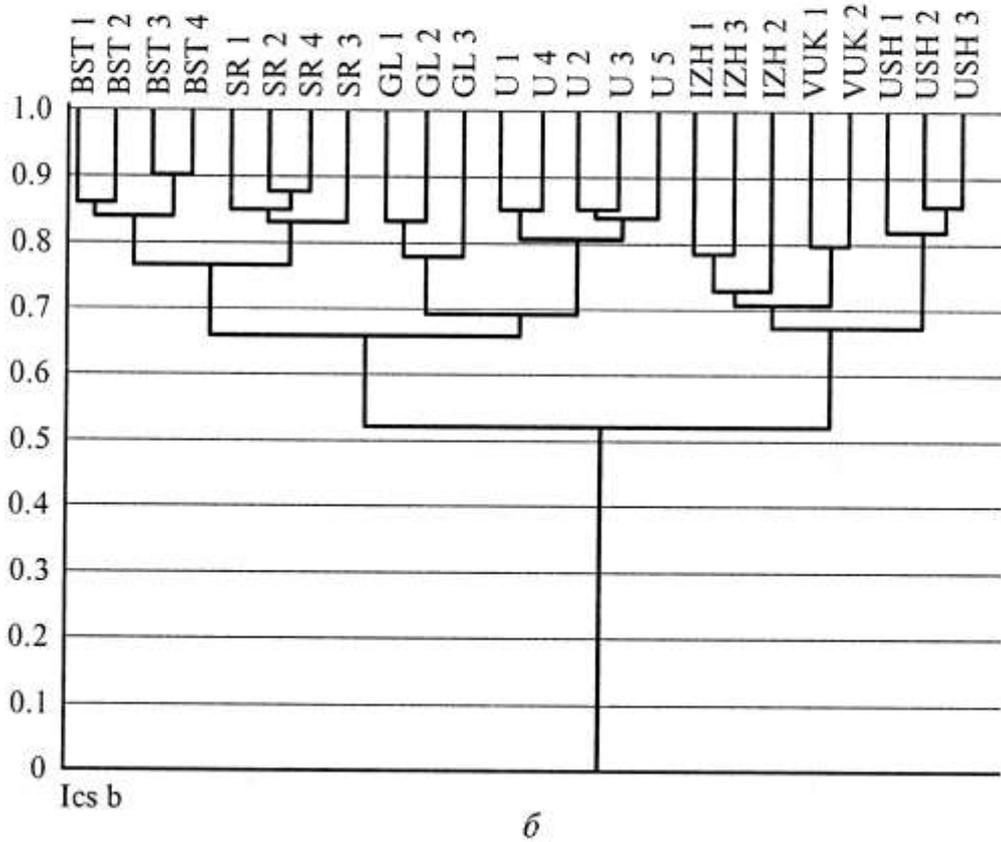
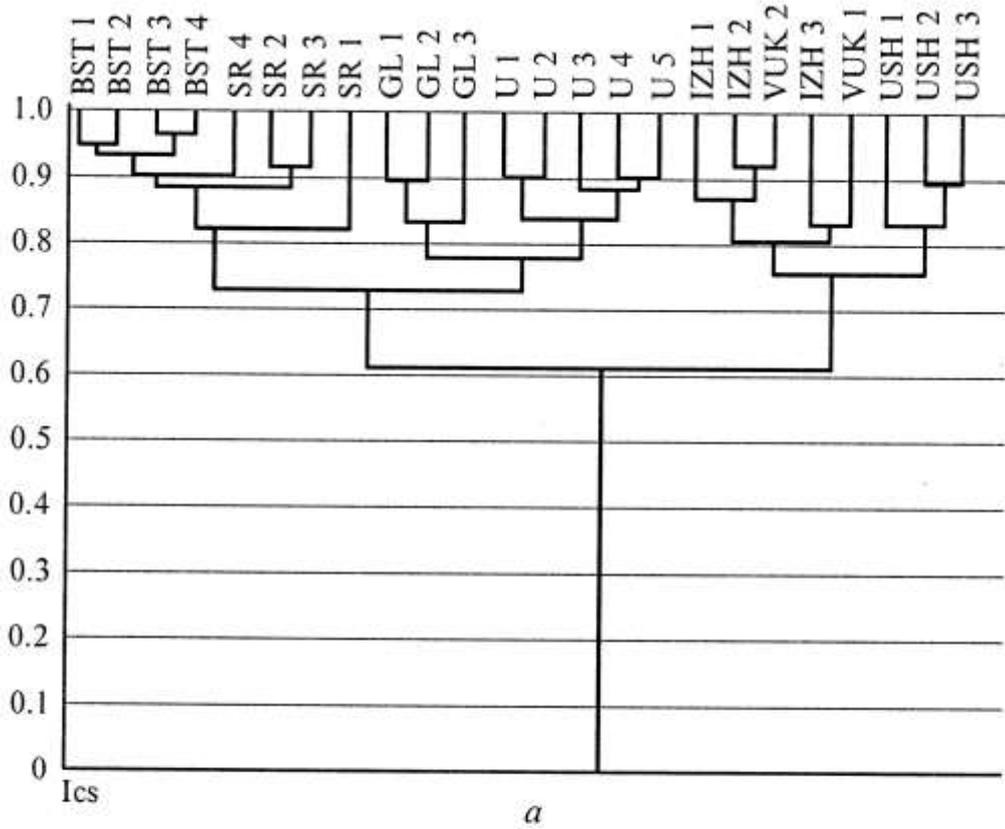


Рисунок 62 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов на нивяниковых лугах средней и северной тайги Русской равнины, Северного и Приполярного Урала.

биостанции СыктГУ, наименьшее ($S = 27$) – в долине р. Щугер на Приполярном Урале. Среди дневных бабочек-обитателей нивяниковых лугов много видов, северная граница ареала которых в регионе совпадает с широтным отрезком р. Вычегды (около 62° с. ш.). Например, это сатириды *Coenonympha glycerion*, *C. hero*, *Hyponephele lycaon*, перламутровка *Clossiana dia*. На уральских нивяниковых лугах обычна перламутровка *Clossiana thore*, отсутствующая на равнине. Около 20 видов булавоусых чешуекрылых (то есть менее 1/3) зарегистрировано практически на всех учетных участках, среди которых белянки *Pieris napi*, *P. rapae*, *P. brassicae*, малые перламутровки *Clossiana selene*, *Clossiana euphrosyne*, голубянки *Aricia artaxerxes*, *A. eumedon*, *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*. Постепенное уменьшение видового богатства булавоусых чешуекрылых нивяниковых лугов, в направлении юг-северо-восток, стало основной причиной четкого обособления топических группировок южных и северных ЛФ при их сравнении по составу видов (рис. 62). Повсеместно встречающиеся виды не везде являются обильными, в тоже время некоторые чешуекрылые, являясь фоновыми на одних нивяниковых лугах, могут быть редкими или совсем отсутствовать на других. Например, голубянка *Aricia nicias* на пяти участках нивяниковых лугов в окрестностях г. Ухты является самым обильным видом. В других точках региона этот вид встречается в меньшей численности и далеко не на всех участках. Обильные на мелкотравье биостанции СыктГУ голубянки *Plebeius argus*, *Lycaena hippothoe* сравнительно немногочисленны и локальны в окрестностях г. Ухты и в более северных районах. Повсеместно в состав фоновых видов таежных нивяниковых лугов входят лишь голубянка *Polyommatus semiargus* и белянка *Pieris napi*, на многих участках это еще голубянки *Polyommatus icarus*, *Lycaena virgaureae*. Чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale* – одни из самых многочисленных булавоусых чешуекрылых таежной зоны ЕСВР – на мелкотравье не столь обильны, чем в других типах луговых биотопов, но в большинстве рассматриваемых точек региона все же входят в состав фоновых видов нивяниковых лугов. В результате различия группировок Papilionoidea нивяниковых лугов по структуре, как и по составу видов, очень четко выявляются в рамках ЛФ. Объясняется это тем, что данные топические группировки характеризуются большим количеством низкообильных видов. Для многих из них данные местообитания являются лишь кормовой стацией имаго (рис. 63). Кривые рангового распределения видов видовых комплексов имеют длинные «хвосты» и относительно пологий наклон (рис. 64), поэтому их можно интерпретировать как лог-нормальные.

На нивяниковых лугах равнинной части тайги, как правило, наблюдается смена трех фенологических аспектов лёта имаго. Весенне-раннелетний объединяет около 10 видов. Наиболее обильными видами в первой половине июня являются белянки *Pieris napi*, *Lep-*

tidea sinapis, *Anthocharis cardamines*. Цветение основной массы растений начинается с середины июня, в это же время встречается большинство (более 30 видов) обитающих здесь дневных бабочек. В окрестностях биостанции СыктГУ в это время наиболее обильны голубянки *Plebeius idas*, *Polyommatus semiargus*, в окрестностях г. Ухты – голубянки *Aricia eumedon*, *P. semiargus*. Позднелетний аспект (середина июля – середина августа) объединяет от 15 до 20 видов. В окрестностях г. Ухты на многих нивяниковых лугах в конце лета преобладает по численности голубянка *Aricia nicias*. В окрестностях г. Сыктывкара наиболее обильны голубянки *Heodes virgaureae*, *Polyommatus icarus*. На нивяниковых лугах поймы р. Щугер четкой смены фенологических аспектов лета имаго не выражено – бабочки здесь встречаются в июле – начале августа.

На Приполярном Урале в речных долинах у скальных выходов и каменистых развалов и курумников достаточно распространены *смешанно-мелкотравные сообщества*, напоминающие луговинные тундры. Растущие здесь астрагалы, копеечник, камнеломки, мелкие злаки и осоки, ветреница пермская, родиола розовая сомкнутого покрова не образуют, а единично или небольшими группами разбросаны по всей площади между камнями.

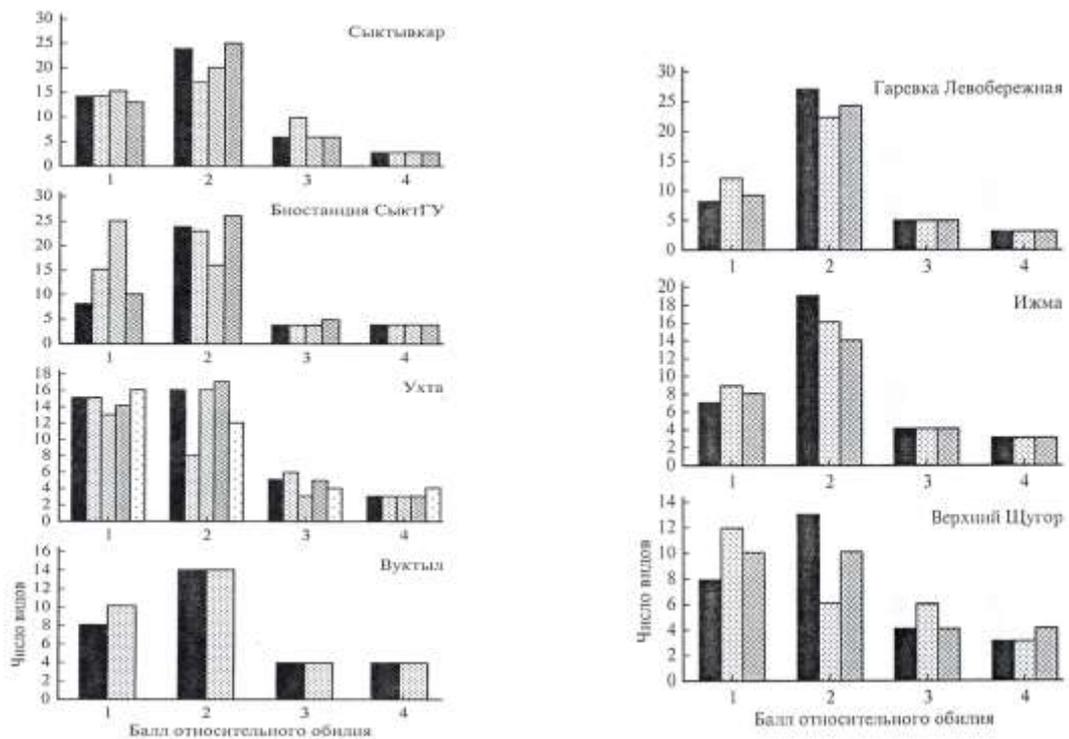


Рисунок 63 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых нивяниковых лугов средней и северной тайги Русской равнины, Северного и Приполярного Урала.

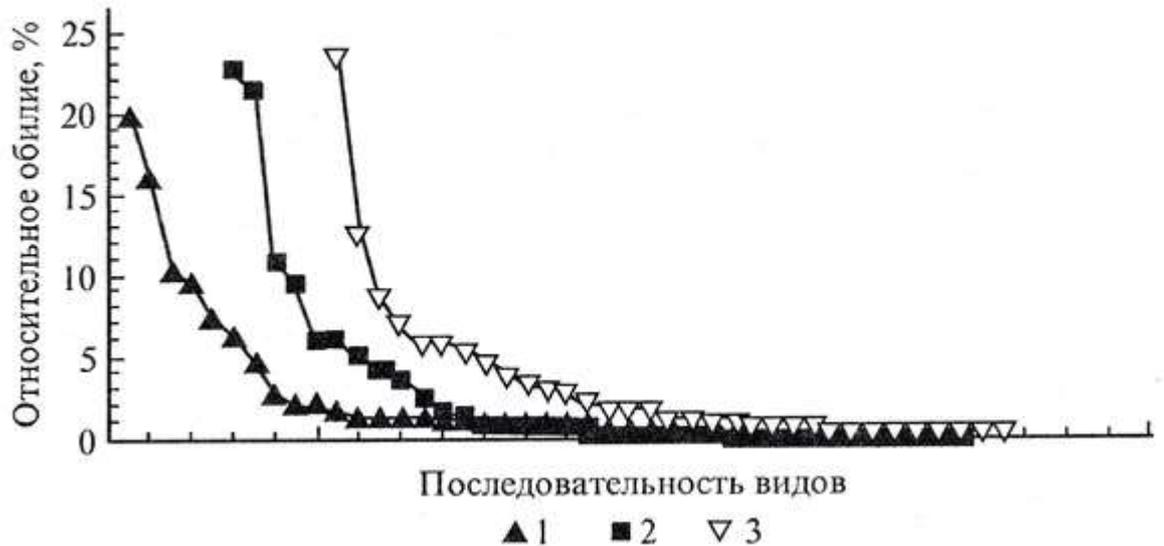


Рисунок 64 – Графики рангового распределения видов булавоусых чешуекрылых в топических группировках булавоусых чешуекрылых избранных участков нивяниковых лугов средней тайги Русской равнины и Приполярного Урала. 1 – Сыктывкар, 2 – Гаревка Левобережная, 3 – Верхний Щугер.

Состав заселяющих эти фитоценозы булавоусых чешуекрылых довольно разнообразен. За период исследований на четырех учетных участках в поймах рек Малый Паток и Щугер (ЛФ 88, 98) было зарегистрировано более 30 видов (прил. 8. 23). На трех участках наиболее обильными видами являлись белянки *Leptidea sinapis*, *Pieris napi*, *Anthocharis cardamines*. Кроме них весьма многочисленными были еще два-три вида. Это перламутровка *Clossiana thore*, чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*, желтушка *Colias palaeno*. Часто можно было встретить голубянок *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*. Интересное явление, связанное со смешанно-мелкотравными сообществами, наблюдалось нами в верхнем течении р. Щугер у подножия хребта Сумахнер. Тенденция к перемещению болотных видов на луговые местообитания, наблюдаемая на Урале, здесь нашла свое крайнее выражение. Помимо того, что болотный комплекс Papilionoidea был представлен в полном составе: голубянка *Plebeius optilete*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. frigga*, *C. freija*, сатирида *Oeneis jutta*, а чернушка *Erebia embla*, желтушка *Colias palaeno*, перламутровка *Boloria aquilonaris* еще и преобладали по численности над луговыми видами.

Клеверные луга широко распространены в регионе, но встречаются, обычно, небольшими пятнами на лесных опушках, материковых и пойменных лугах в комплексе с другими ассоциациями, а также на различных антропогенных землях. Нами были изучены топические группировки на 25 участках широко распространенных в регионе клеверно-нивяниковых, клеверно-погремковых и клеверно-злаковых лугов в подзонах средней тайги (окрестности гг. Сыктывкар, Ухта, Вуктыл, биостанция СыктГУ) и северной тайги

(нижнее течение р. Ижмы), в горно-лесном поясе Северного Урала (стационар Гаревка Левобережная) и Приполярного Урала (долина р. Щугер).

В общей сложности за период наблюдений на клеверных лугах было отмечено более 40 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.24, 8.25). Как и в случае с группировками нивяниковых лугов в данных местообитаниях наблюдается постепенное снижение видового богатства в направлении с юга на север, за счет «выпадения» из состава суббореальных и некоторых температурных видов. Это является основной причиной обособления северных и южных группировок на дендрограмме (рис. 65). Наибольшее число видов на одном учетном участке клеверного луга было обнаружено на биостанции СыктГУ (ЛФ 146); наименьшее – в окрестностях г. Вуктыла (ЛФ 97). Повсеместно наиболее обильными на клеверных лугах являются голубянки *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*. На многих участках на долю этих двух видов приходится до 80 % всех обитающих здесь дневных бабочек. В окрестностях биостанции СыктГУ в состав фоновых видов входят белянка *Pieris napi*, голубянка *Plebeius argus*, перламутровка *Clossiana selene*. В окрестностях г. Ухты на клеверных лугах весьма многочисленны голубянка *Aricia nicias*, чернушки *Erebia ligea*, *E. euryle*. Отношения сходства-различия топических группировок булавоусых чешуекрылых с учетом обилия видов в целом не меняются – южные группировки обособились от северных. Это связано, конечно, с уменьшением видового богатства на клеверных лугах северных ЛФ, а также с некоторыми различиями в составе и обилии фоновых видов. Преобладание немногих видов голубянок на клеверных лугах является основной причиной высоких значений индексов доминирования. Кривые рангового распределения видов соответствуют лог-модели, поэтому в общем, разнообразие Papilionoidea на клеверных лугах, несмотря на довольно большое число зарегистрированных на них видов, высоким назвать нельзя.

Смена фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых на клеверных лугах средней тайги выражена достаточно четко. Весенне-раннелетний комплекс представлен всего пятью видами. Связано это с тем, что цветущих растений в конце мая – первой половине июня в данных фитоценозах еще немного. Встречаются и относительно обильны в это время лишь огородные белянки *Pieris napi*, *P. rapae*, *P. brassicae*. Основная же масса видов летает с середины июня до конца июля, когда цветет клевер, нектаром которого преимущественно и питаются бабочки. В августе в данных местообитаниях можно встретить менее 10 видов. Это второе поколение бициклических чешуекрылых. Довольно часто растягивается лёт голубянок *Polyommatus semiargus*, *Aricia nicias*.

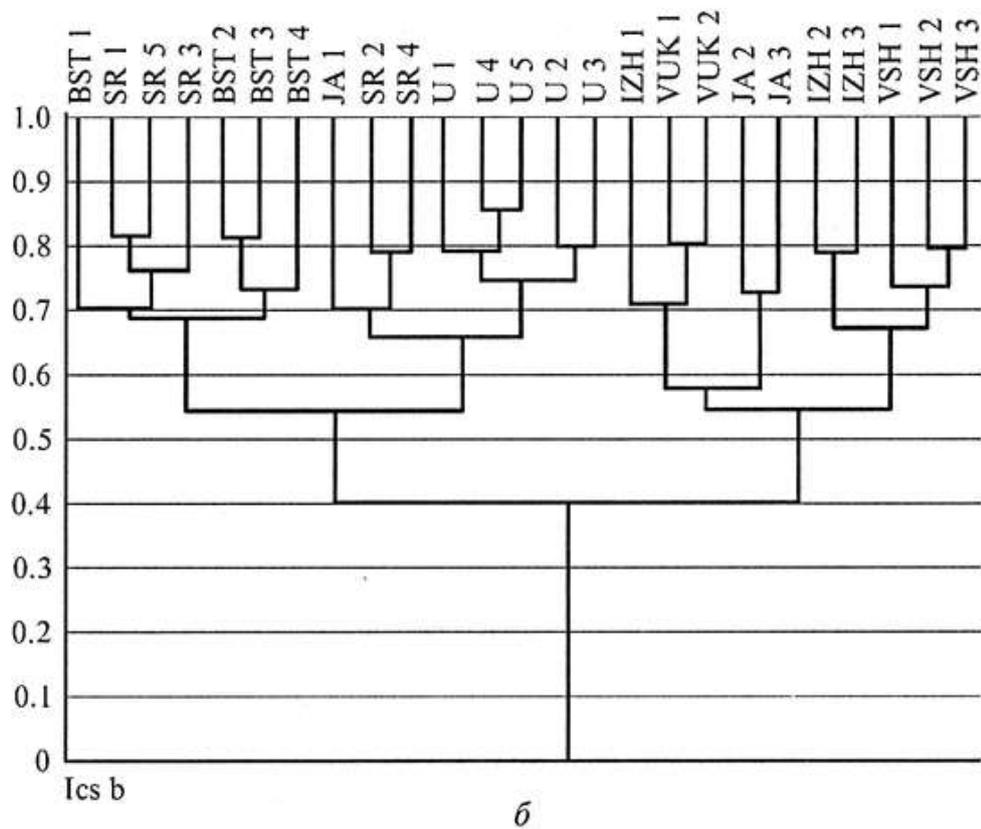
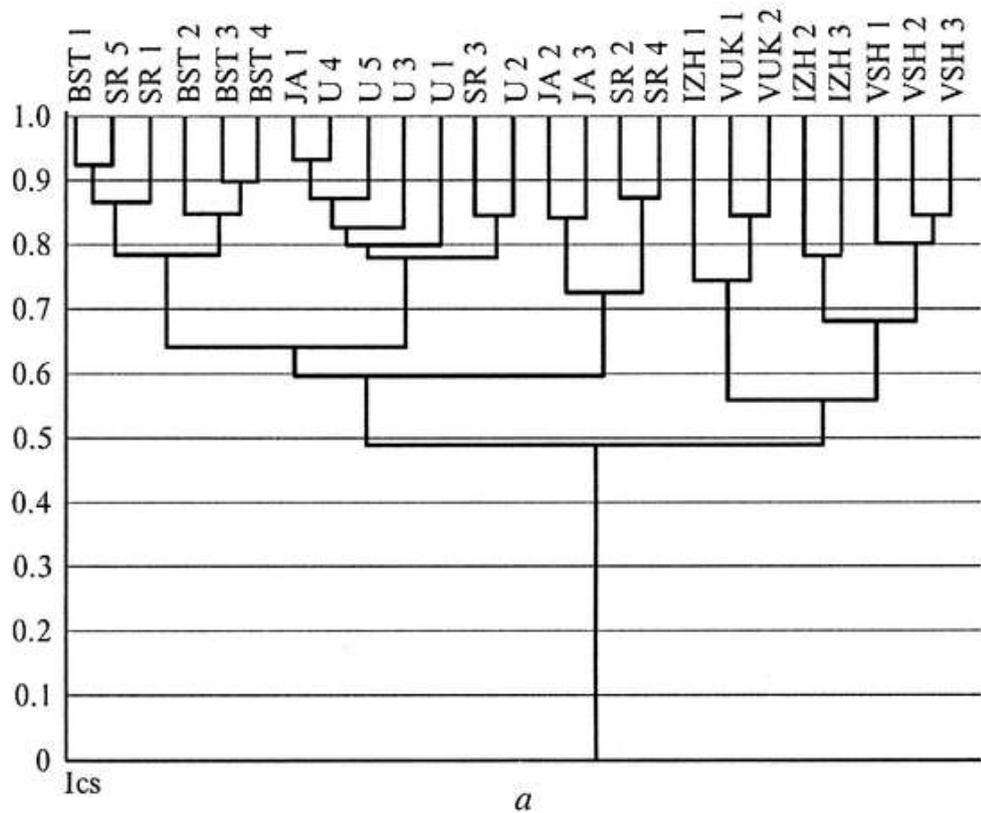


Рисунок 65 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов на клеверных лугах средней и северной тайги Русской равнины, Северного и Приполярного Урала.

6.1.3 Видовые группировки болотных местообитаний

Одним из характерных типов местообитаний булавоусых чешуекрылых на являются болота. Топически с ними связаны около 60 видов из шести семейств или почти половина видового состава фауны ЕСВР. По разным сведениям болотные биогеоценозы занимают от 8 до 12 % территории региона (Производительные силы ..., 1954; Алексеева, 2000). Наиболее крупные массивы характерны для северной и крайнесеверной тайги. Они неоднородны по микрорельефу, трофности, степени увлажнения, растительности, возрасту и способу образования. Все это прямо или косвенно влияет на разнообразие булавоусых чешуекрылых в данных местообитаниях. Состав и структура видовых комплексов *Papilioidea* разных типов болот и в разных частях региона может отличаться. Наибольшее разнообразие булавоусых чешуекрылых наблюдается на грядово-мочажинных олиготрофных (верховых) и мезотрофных (переходных) сфагновых болотах, которые очень широко распространены по всей таежной зоне ЕСВР. Поверхность таких болот представляет собой мозаичное сочетание небольших возвышений – бугров или гряд, между которыми находятся сырые, ниже расположенные участки – мочажины. В мочажинах растут различные пушицы, осоки, шейхцерия болотная, сабельник болотный, вахта трехлистная и некоторые другие растения топяных местообитаний. На грядах селятся морошка, водяника, подбел узколистный, багульник болотный, злаки, брусничные растения (голубика, брусника, клюква болотная и мелкоплодная, черника). Кустарниковый ярус состоит из карликовой березы и различных видов ив. Моховой покров образуют, преимущественно, сфагновые мхи. Участок верхового болота обыкновенно имеет более или менее выраженную выпуклую поверхность. Вершина такого бугра довольно сухая, сфагновые мхи здесь нередко уступают место политриховым. На краях массива поверхность болота относительно круто понижается и часто заканчивается топким участком – лаггом, где произрастают лабазник вязолистный, сабельник болотный, различные осоки, злаки и пушицы. Как правило, на грядово-мочажинных болотах растут редкие, сильно угнетенные деревья сосны обыкновенной, березы пушистой, реже ели сибирской. Часто болота с редкой сосной переходят в заболоченные сфагновые сосняки. В северных районах облесенность болот менее значительная (Цинзерлинг, 1929, 1938; Алексеева, 1977, 1988, 2000).

В общей сложности на 19 исследованных массивах грядово-мочажинных сфагновых болот равнинной тайги, Северного Приуралья и горно-лесного пояса Приполярного Урала зарегистрировано более 40 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.25, 8.26). Минимальное число (19) видов отмечено на болотах крайнесеверной тайги (ЛФ 52–54), максимальное (34) – в Северном Приуралье (ЛФ 152).

Ядро видового состава булавоусых чешуекрылых таежных сфагновых болот составляют гипоаркто-бореальные и севернобореальные виды: желтушка *Colias palaeno*, перламутровки *Boloria aquilonaris*, *Clossiana eunomia*, *C. frigga*, *C. freija*, сатириды *Erebia embla*, *Oeneis jutta*, *Coenonympha tullia*, голубянка *Plebeius optilete*. Вторую группу постоянно встречающихся на болотах дневных бабочек составляют эвритопные чешуекрылые и виды опушечно-лесной преференции. Они чаще всего заселяют травянистые лагги на периферии болотных массивов или прилетают на болота питаться нектаром цветущих растений в первой половине лета. Это белянка *Pieris napi*, перламутровки *Brenthis ino*, *Clossiana selene*, *C. titania*, *C. euphrosyne*, чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale* и некоторые другие. На уральских болотах обычна еще перламутровка *Clossiana thore*. Анализ сходства видового состава булавоусых чешуекрылых исследованных болотных массивов выявил довольно заметные отличия между топическими группировками среднетаежной зоны и группировками крайнесеверной тайги и Приполярного Урала (рис. 66). Северные болотные группировки характеризуются некоторой обедненностью состава. Многие лесные и интразональные виды в северных районах на болотах не встречаются. На болотах крайнесеверной тайги и лесотундры появляются севернобореальные чернушка *Erebia discoidalis* и перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana angarensis*.

Дифференциация южных и северных болотных группировок булавоусых чешуекрылых по численности видов более отчетлива, чем по видовому составу. На дендрограмме сохраняется группа болотных комплексов крайнесеверной тайги и Приполярного Урала. Кроме того, наблюдается некоторое обособление южных болот (биостанция СыктГУ). На наш взгляд, это следствие основной тенденции изменения в структуре болотных группировок булавоусых чешуекрылых – уменьшения относительного обилия вплоть до полного исчезновения на сфагновых массивах гипоарктических видов в направлении с севера на юг. Повсеместно на таежных болотах обильными являются перламутровка торфяниковая (*Boloria aquilonaris*) и желтушка торфяниковая (*Colias palaeno*). Их доля в видовых комплексах на разных участках изменяется от 6 до 19 %. На большинстве исследованных массивов в состав фоновых видов входят малиница (*Callophrys rubi*), перламутровка эвномия (*Clossiana eunomia*), сеница болотная (*Coenonympha tullia*), бархатница ютта (*Oeneis jutta*), голубянка торфяниковая (*Vacciniina optilete*). Колебания их численности могут быть значительны и на некоторых болотах эти виды даже редки, но четко выраженной тенденции уменьшения обилия и встречаемости от севера к югу нет. Очевидно это начинает проявляться южнее границ европейского Северо-Востока России.

Снижение численности и встречаемости других гипоаркто-бореальных видов более заметно. Например, в подзоне крайнесеверной тайги и в горно-лесном поясе Приполярно-

го Урала почти на всех болотах встречаются и довольно обычны чернушка *Erebia embla*, перламутровка *Clossiana freija*, перламутровка *C. frigga* здесь не является фоновым видом, однако обнаружена на всех исследованных болотных массивах. В Северном Приуралье чернушка *E. embla*, перламутровки *C. freija*, *C. frigga* найдены также на всех исследованных болотах. В окрестностях г. Ухты чернушка *Erebia embla* и перламутровка *C. freija* встречены на пяти из шести болотных массивов. Первый вид нигде не был очень обильным, второй – только на двух болотах и лишь в отдельные годы. Немногочисленные особи перламутровки *C. frigga* обнаружены здесь на двух массивах. На биостанции СыктГУ чернушка *E. embla* обнаружена в очень незначительном количестве на двух из четырех массивов; единичные особи перламутровки *C. frigga* – на одном, а перламутровка *C. freija* здесь пока не найдена вообще.

Основные причины снижения численности и спорадичность встречаемости гипоарктических видов булавоусых чешуекрылых на болотах южной части региона, очевидно, исторического плана. Поэтому имеет смысл подробнее остановиться на истории формирования гипоарктического комплекса таежных болот. Первые болотные массивы в регионе начали формироваться еще в бореальный период голоцена, когда на север в следствие глобального потепления стали распространяться леса. Гумидный климат, бедные питательными веществами и кислые почвы, многолетний мерзлотный грунт, рельеф местности препятствовали распространению лесной растительности на обширные участки местности, которые постепенно стали заболачиваться. Многие массивы возникли в процессе последующего заболачивания лесов, лугов, в результате зарастания озер (Цинзерлинг, 1929; Нейштадт, 1957, 1964, 1979; Алексеева, 1977, 1988, 2000). Мезоклимат болот во многом отличается от окружающих лесных местообитаний. В общем можно сказать, что он более континентальный. Из-за повышенной влажности болота меньше нагреваются днем, быстрее остывают в ночное время летом. Заморозки весной здесь длятся дольше, осенью наступают раньше. В результате на болотах существуют благоприятные условия для многих геми- и гипоарктических растений и животных, в том числе и дневных бабочек. Вероятно, желтушка *Colias palaeno*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*, *Boloria aquilonaris*, сатириды *Coenonympha tullia*, *Erebia embla*, *Oeneis jutta*, *Plebeius optilete* присутствовали в составе болотных биоценозов уже в раннем голоцене. Около 4 тыс. лет назад в раннесуббореальное время, когда на ЕСВР началось похолодание и широкое распространение тундровых ландшафтов по региону стали распространяться гипоарктические виды из зональной части их ареала. Можно предположить, что они соединились с интразональными популяциями своих видов и таким образом усилили последние.

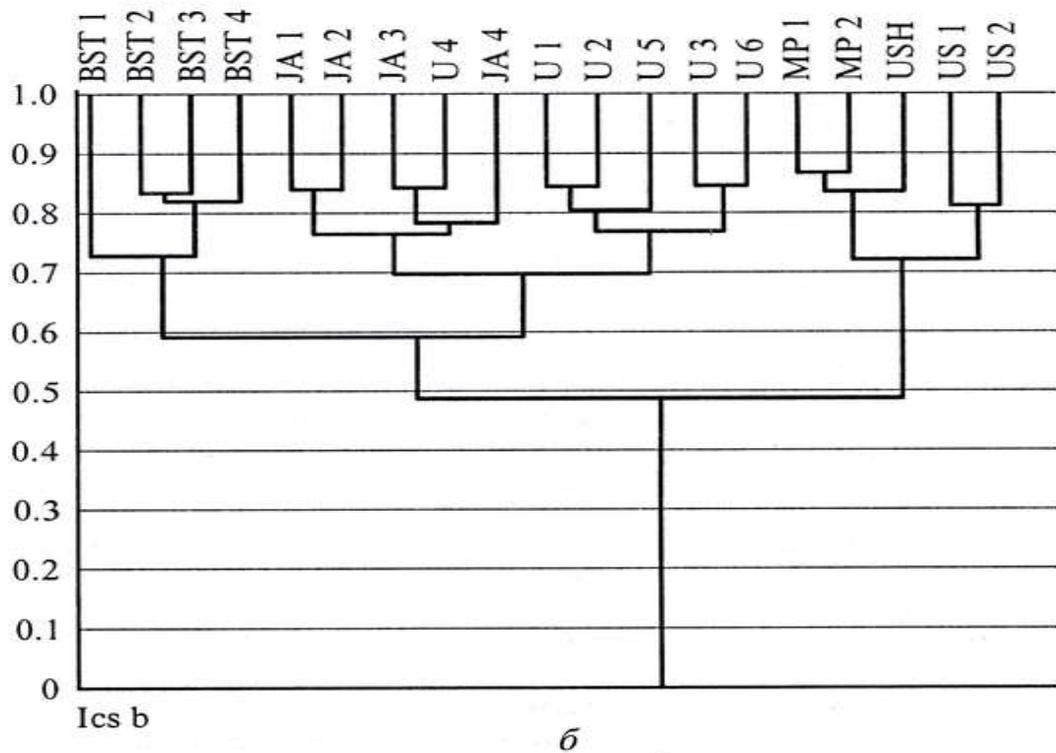
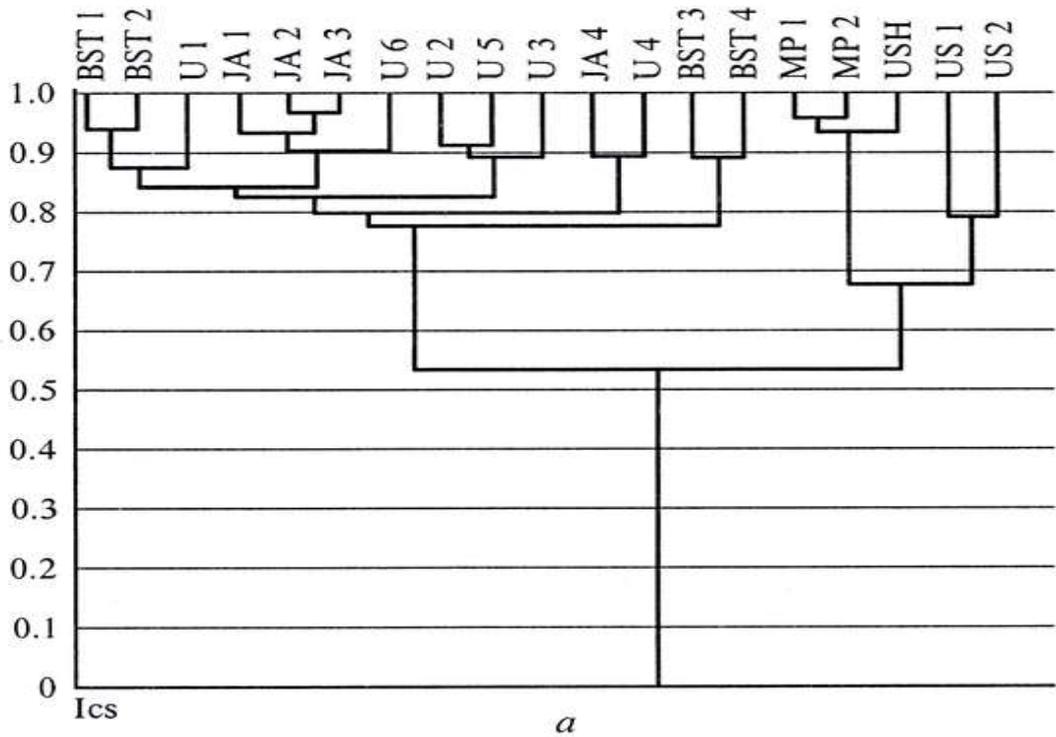


Рисунок 66 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (*a*) и относительному обилию (*б*) на сфагновых болотах Русской равнины и Приполярного Урала.

Локальные популяции из южной части средней тайги и южной тайги (относительно современных геоботанических границ), по-видимому, не испытали этого влияния, так как

бабочки гипоарктического комплекса в настоящее время встречаются здесь спорадичнее и в меньшей численности. Кроме того, болотные массивы на юге региона сейчас более изолированы друг от друга, чем в северных районах, и возможности проникновения бабочек по плакорным «коридорам» из заболоченных и редкостойных лесов почти нет. Это также может способствовать уменьшению обилия и исчезновению гипоарктических видов булавоусых чешуекрылых на отдельных массивах.

В целом болотные группировки булавоусых чешуекрылых характеризуются довольно большим числом среднеобильных и малообильных видов (рис. 67). Вероятно, они проникают на болота из близлежащих лесных и луговых местообитаний. Их присутствие в составе рассматриваемых топических группировок неспецифично и зависит, прежде всего, от сочетания биотопов на местности.

По характеру лёта дневных чешуекрылых на болотах таежной зоны можно выделить два фенологические аспекта имаго – раннелетний и позднелетний. Вылет бабочек в среднем по региону и по отдельным годам начинается во второй декаде июня. Первыми, как правило, появляются голубянка *Callophrys rubi*, чернушка *Erebia embla*, перламутровка *Clossiana freija*. Из окружающих болотные массивы лесов прилетают виды, зимовавшие на стадии имаго. Массовый вылет дневных бабочек обыкновенно совпадает с началом цветения болотных растений – морошки, багульника, брусничных растений, нектар которых служит основной пищей для болотных видов и привлекает сюда многих эвритопных и луговых бабочек, увеличивая таким образом разнообразие надсемейства в рассматриваемых местообитаниях. В общей сложности на сфагновых болотах таежной зоны с июня до середины июля можно встретить порядка 30 видов булавоусых чешуекрылых. Распределение видов по болоту в это время, обычно, равномерное – большинство чешуекрылых не имеет строгой приуроченности к отдельным участкам массива. Последнее характерно лишь для бабочек *Oeneis jutta*, которые избегают открытых пространств, предпочитая держаться возле живых и мертвых деревьев, на стволах и ветвях которых отдыхают. Позднелетний аспект (июль - август) чаще всего знаменует начало лёта перламутровки *Boloria aquilonaris*, хотя сроки ее появления зависят от погодных условий года и широты местности. В целом можно сказать, что на ЕСВР сроки вылета этого вида более поздние, а продолжительность лёта более короткая, чем в западных областях российского Севера, например в Карелии (Горбач, 1998). Другие виды дневных чешуекрылых, входящие в состав позднелетнего аспекта, предпочитают держаться по периферии болотных участков на травянистых лаггах. Это особи второго поколения огородных белянок *Pieris napi*, *P. rapae*, нимфалиды *Nymphalis antiopa*, *Clossiana selene*, *C. titania*, *Brenthis ino*, чернушки *Erebia*

ligea, *E. euryale*. Часто растягивается лёт желтушки *Colias palaeno*, которую можно встретить на болотах до начала августа.

Эвтрофные (низинные) болота в таежной зоне распространены несколько меньше и встречаются, преимущественно, мелкими участками, вкрапленными в общий фон лесов в долинах рек и на пологих склонах междуречий. Видовой состав булавоусых чешуекрылых низинных болот в целом можно считать обедненным по сравнению с олиготрофными и мезотрофными болотами, что объясняется, прежде всего, их сильной переувлажненностью.

По характеру растительности низинные болота делятся на безлесные и облесенные. Практически не заселены булавоусыми чешуекрылыми безлесные осоковые и осоково-гипновые болотные массивы. В средней, северной тайге равнинной части региона и в горно-лесном поясе Приполярного Урала (бассейн р. Малый Паток) в подобных топяных и полутопяных местообитаниях за весь период исследований были встречены лишь единичные особи перламутровок *Clossiana eunomia*, *C. euphrosyne*, *Boloria aquilonaris*, сенницы *Coenonympha tullia*, которые, вероятно, залетали на эти участки из соседних биотопов.

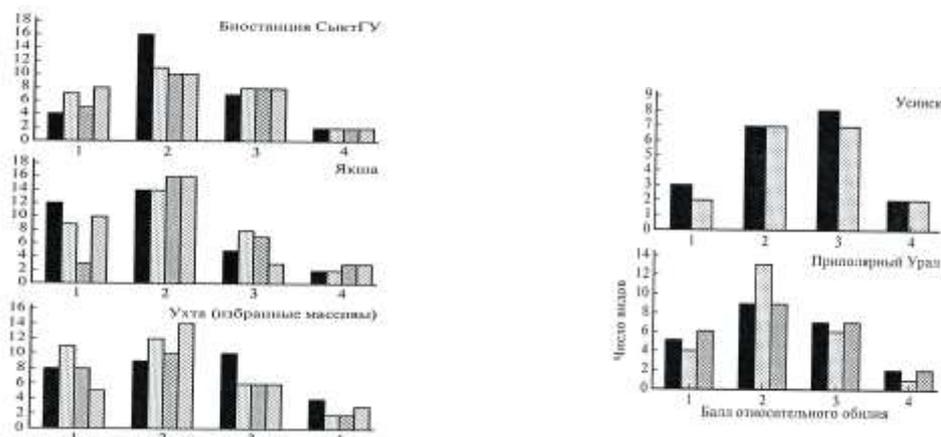


Рисунок 67 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых сфагновых болот Русской равнины и Приполярного Урала.

Своеобразные болотные местообитания булавоусых чешуекрылых были обнаружены нами в южной части средней тайги Русской равнины (ЛФ 167). Здесь среди хвойных и мелколиственных лесов на площади в несколько десятков гектар располагаются древесно-травяные болотные массивы, очевидно, с грунтовым типом питания. Древостой в данных фитоценозах развит очень хорошо и состоит из березы пушистой с примесью сосны. Встречаются также ива и сильно угнетенные ели. В состав травяного покрова входят различные осоки, злаки, пушицы, разнообразные орхидные, зонтичные, гречишные, камениломка болотная и другие виды, образующие пеструю картину разнотравья. Общий вид

этих сообществ напоминает парковый березовый лес. На лесоустроительных картах они обозначены как березняки. Булавоусые чешуекрылые, заселяющие рассматриваемые биогеоценозы, довольно разнообразны. Этому способствует большое число травянистых растений, цветущих в течение всего летнего периода, и разреженность древесного яруса. Наиболее обильны червонец *Lycaena virgaureae*, белянки *Pieris rapae*, *P. napi*. Из других видов были отмечены белянки *Colias palaeno*, *Aporia crataegi*, *Gonepteryx rhamni*, нимфалиды *Nymphalis antiopa*, *Clossiana selene*, *C. titania*, *Brenthis ino*, *Speyeria aglaja*, *Argynnis paphia*, чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*. Заселение булавоусыми чешуекрылыми данных местообитаний ограничивает высокая степень их обводненности. Деревья, кустарники и травы здесь фактически стоят в воде. Естественно, что для чешуекрылых, окукливающихся в почве или на ее поверхности, условий для существования на всем протяжении жизненного цикла тут нет.

Аапа-болота развиваются на слабо наклонных территориях, не пропускающих воду или многомерзлотных субстратах, поэтому они встречаются, преимущественно, в северных подзонах тайги и в горно-лесном поясе Приполярного Урала. Аапа-болота представляют собой чередование протянувшихся поперек склона длинных гряд с растительным покровом, напоминающим верховые болота, и топяных или полутопяных понижений («римпи», или «фларки»), нередко с озерками. Сверху они напоминают своеобразную систему террас.

Булавоусых чешуекрылых в данных местообитаниях очень мало. В горно-лесном поясе Приполярного Урала (бассейн р. Малый Паток, ЛФ 88) на грядах были обнаружены лишь единичные особи белянок *Pieris napi*, *Colias palaeno*, перламутровок *Clossiana euphrosyne*, *C. eunomia*, *Boloria aquilonaris*, чернушек *Erebia embla*, *E. euryale*, сенницы *Coenonympha tullia*, голубянок *Plebeius optilete*, *P. idas*. Мочажины аапа-болот совсем не заселены дневными бабочками.

Плоскобугристые болота распространены, преимущественно, в лесотундре и тундровой зоне. Они занимают слабо выраженные понижения рельефа на плакорах и в долинах рек, их поверхность пересечена ложбинами стока, поэтому здесь довольно многочисленны озера и небольшие озерки. Характерной особенностью, давшей название этому типу болот, является присутствие торфяных бугров высотой от 1 до 1,5 м. Последние покрыты ерником, ивами, багульником, морошкой, водяникой, брусничными растениями и сфагновыми мхами. Часто встречаются участки обнаженного торфа. Мочажины сильно обводнены, их растительность слагается из осок и пушиц.

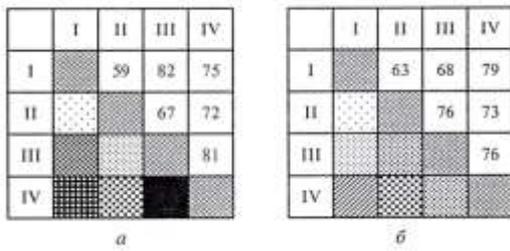


Рисунок 68 – Матрицы сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (*a*) и относительному обилию (*б*) видов на сфагновых болотах Полярного Урала.

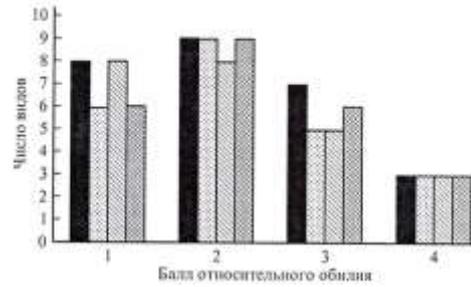


Рисунок 69 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых сфагновых болот Полярного Урала.

На плоскобугристых болотах в долине р. Собь на Полярном Урале (ЛФ 44). обнаружено 30 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.27). По составу и структуре топических группировок все четыре исследованных массива оказались очень сходными (рис. 68). Наиболее обильными видами рассматриваемых биогеоценозов являются сатириды *Erebia disa*, *E. embla*, *Oeneis bore*, перламутровка *Clossiana freija*. В состав фоновых видов входят сатириды *Oeneis jutta*, *Erebia discoidalis*, *E. rossii* белянки *Pieris napi*, *Colias palaeno*, перламутровка *Clossiana eunomia*.

В целом исследованные болотные группировки булавоусых чешуекрылых на Полярном Урале характеризуются сопоставимым количеством среднеобильных, малочисленных и даже многочисленных видов (рис. 69). Поэтому кривые рангового распределения видов надо интерпретировать, на наш взгляд, как логнормальные кривые (рис. 70), описывающие разнообразные и зрелые сообщества.

Смена фенологических аспектов булавоусых чешуекрылых на полярноуральских болотах не выражена. Сроки вылета имаго здесь зависят от погодных условий года и могут колебаться с 20-х чисел июня до середины июля.

6.1.4 Видовые группировки тундровых местообитаний

Тундры – одни из характерных типов местообитаний дневных бабочек на крайнем северо-востоке Русской равнины и в северных областях Уральской горной страны. Топически с ними связано около 55 видов (~ 45 % состава региональной фауны) из шести семейств.

Группировки булавоусых чешуекрылых тундровых местообитаний в настоящей работе будут описаны для ерниковых, мохово-кустарничковых, горно-луговинных и каменистых лишайниковых тундр Северного, Приполярного, Полярного, Заполярного Урала и Большеземельской тундры.

Ерниковые тундры – самые распространенные растительные сообщества в южной части Большеземельской тундры. На Урале ерниковые тундры занимают пологие, малокаменистые склоны и плоские вершины низковысотных гор и перевалов. Наиболее распространены моховые и мохово-лишайниковые ерники. Кроме зарослей карликовой березки в данных фитоценозах обычно хорошо развит травяно-кустарничковый покров из брусничных, водяники, ожики, злаков, осок, ястребинок, горца большого и живородящего и некоторых других видов (Городков, 1926; 1935; Производительные силы..., 1954; Горчаковский, 1975).

Состав и структура топических группировок булавоусых чешуекрылых в ерниках Большеземельской тундры подробно изучались в трех географических пунктах: м. Янгеч-Мыльк (ЛФ 32), пос. Харьягинский (ЛФ 41) и ст. Чум (ЛФ 42). В общей сложности в равнинных ерниковых тундрах зарегистрировано около 40 видов (прил. 8.28). В ходе исследований выявились некоторые отличия по видовому составу между группировками центральной и восточной частей тундровой зоны (рис. 70). Больше всего видов отмечено на трех участках в окрестностях ст. Чум. В небольшой численности их заселяют представители горной гипоарктической группы: белянка *Pontia callidice*, перламутровка *Boloria alaskensis*, голубянка *Polyommatus eros*, не найденные в западных локалитетах. Различия в структуре топических группировок в ЛФ также довольно отчетливы. Наиболее обильные виды в окрестностях ст. Чум – чернушка *Erebia disa*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*). Доля каждого из них в сборах на учетных участках составляла от 10 до 14 %. В состав фоновых видов входят сатириды *Oeneis bore*, *Oe. norna*, *Coenonympha tullia* белянки *Pieris napi*, *Colias palaeno* перламутровка *Clossiana selene*. В ерниковых тундрах вблизи пос. Харьягинск наиболее обильными видами являются сенница *Coenonympha tullia*, белянка *Pieris napi*, сатирида *Oeneis norna*. В структуре группировок доля каждого из этих видов составляла в период исследований от 11 до 17 %. Фоновыми можно считать также перламутровок *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. selene*. Сравнительно немногочисленными на исследованных участках оказались желтушка *Colias palaeno*, сатириды *Erebia disa*, *Oeneis bore*. Были обнаружены единичные особи севернореальных сатирид *Oeneis jutta*, *Erebia embla*, которые проникали в ерниковые тундровые сообщества из елово-березовых криволесий. Ерниковую тундру в м. Янгеч-Мыльк (ЛФ 32) можно охарактеризовать как наименее заселенную булавоусыми чешуекрылыми. Обильными относительно других видов являются желтушка *Colias palaeno*, сатириды *Oeneis norna*, *Coenonympha tullia*, достаточно обычны перламутровки *Clossiana eunomia*, *Boloria aquilonaris*. На всех четырех исследованных участках отмечены чернушки *Erebia disa*, *E. rossii*, *E. fasciata*, однако их

обилие повсеместно было невысоким. Из наиболее интересных находок в ерниках м. Янгеч-Мыльк отметим гемиарктическую перламутровку *Clossiana improba*.

Анализ частотного распределения видов показывает, что большинство дневных бабочек в равнинных ерниковых тундрах встречается в относительно низкой численности. Среднеобильных видов немного (рис. 71).

Смена фенологических аспектов имаго в равнинных ерниковых тундрах не выражена. Все виды летают примерно в одни и те же сроки в июле. Период их лёта может растягиваться из-за плохих условий погоды до начала августа.

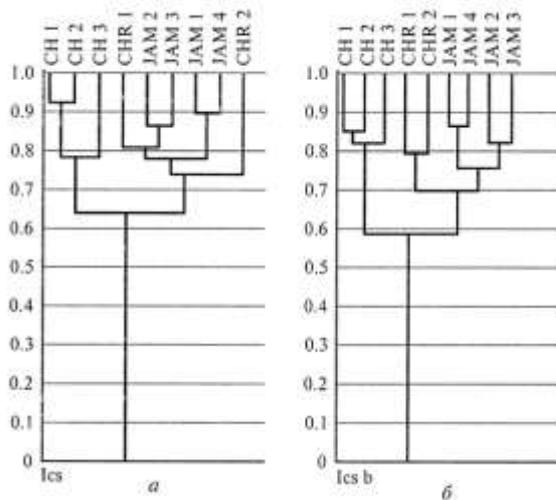


Рисунок 70 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в ерниковых тундрах Русской равнины.

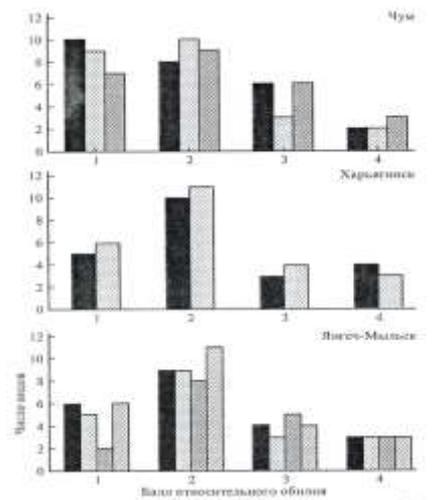


Рисунок 71 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых ерниковых тундр Русской равнины.

В ерниковых тундрах Полярного Урала (ЛФ 43, 44) обитает более 30 видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.29). Состав и структура видовых комплексов на семи участках зеленомошных и мохово-лишайниковых ерников довольно сходны (рис. 72). Повсеместно наиболее обильными видами являются сатириды *Erebia disa*, *Oeneis bore*, *Oe. nor-na* и перламутровка *Clossiana freija*. Обильны чернушки *Erebia fasciata*, *E. rossii*, *Clossiana eunomia*, однако колебания численности последнего вида на разных участках могут быть довольно значительны. На большинстве участков достаточно обычны белянки *Pieris napi*, *Colias palaeno*, перламутровки *Clossiana selene*, *C. frigga*. На склонах нескольких хребтов в моховых ерниках были относительно обильны сеница *Coenonympha tullia* и перламутровка *Boloria alaskensis*, однако на большинстве участков они не входят в состав фоновых видов. На восточном макросклоне хребта в ерниковых тундрах иногда можно встретить сатирид *Erebia dabanensis*, *Oeneis magna*. На западных склонах Полярного Урала данные виды пока не обнаружены. В целом группировки булавоусых чешуекрылых ерниковых тундр Полярного Урала можно оценить как достаточно разнообразные, так как в их соста-

ве много среднеобильных видов (рис. 73). Об этом же свидетельствуют и довольно низкие значения индексов доминирования.

Смена фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых в ерниковых тундрах как и в других биогеоценозах Полярного Урала почти не выражена. Лёт всех встречающихся здесь видов наблюдается, как правило, в июле. На несколько дней ранее остальных чешуекрылых, обычно в последней декаде июня, вылетают лишь чернушка *Erebia disa* и перламутровка *Clossiana freija*.

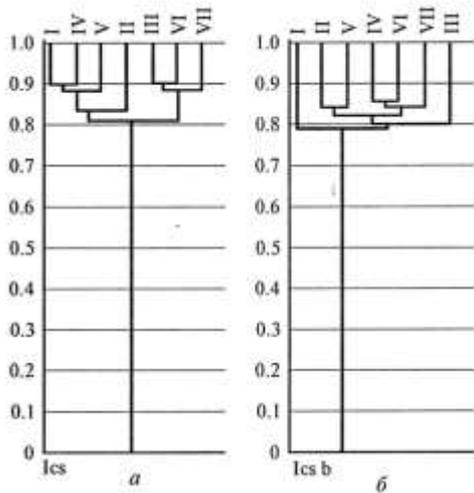


Рисунок 72 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов в ерниковых тундрах Полярного Урала.

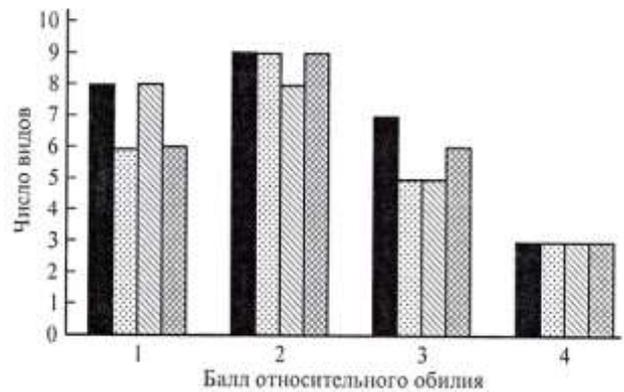


Рисунок 73 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых ерниковых тундр Полярного Урала.

Булавоусые чешуекрылые ерниковых тундр Приполярного Урала изучались на девяти участках, расположенных на склонах хребтов Шохтар-Орнарт, Ууты и Сумахнер (ЛФ 98), а также на четырех участках хребта Малды-Нырды (ЛФ 62). Разнообразие булавоусых в ерниковых тундрах хребтов Шохтар-Орнарт, Ууты и Сумахнер оказалось очень низким. На всех участках бабочки встречались спорадично и в крайне малой численности. В общей сложности было зарегистрировано 42 особи, принадлежащих к 13 видам (прил. 8.30). Большинство зарегистрированных чешуекрылых – это эвритопные или луговые виды, которые залетали в горную тундру из местообитаний подгольцового и горно-лесного поясов.

Более разнообразны видовые комплексы булавоусых чешуекрылых ерниковых тундр северных отрогов хребта Малды-Нырды, расположенного недалеко от границы с Полярным Уралом. За один полевой сезон здесь было обнаружено 23 вида (прил. 8.31). Безусловным лидером по обилию рассматриваемых топических группировок является чернушка *Erebia euryale* – на всех участках доля этого вида в сборах достигала 40 % и более. Именно это обусловило высокие значения индексов доминирования. В ерниковых тундрах хребта

Малды-Нырды часто встречается перламутровка *Boloria alaskensis*, нередко сатириды *Erebia rossii*, *E. disa*, *Oeneis norna*, *Oe. bore*, немногочисленны малые перламутровки: *Clossiana eunomia*, *C. selene*, *C. frigga*, *C. freija*, которые, как уже говорилось, довольно обычны в ерниковых тундрах Полярного Урала.

Топические группировки булавоусых чешуекрылых североуральских ерниковых тундр изучались нами на хребте Яны-Пупу-Ньер (ЛФ 141). На трех участках было зарегистрировано 16 видов (прил. 8.30). В целом состав и структура группировок на всех исследованных участках ерниковой тундры оказались достаточно сходными – коэффициент I_{CS} по видовому составу составил более 87 %; с учетом обилия видов – более 81 %. Наиболее обильны в данных местообитаниях три вида – это перламутровка *Boloria alaskensis*, сатириды *Oeneis norna*, *Oe. jutta*. Доля каждого из них в группировке, как правило, превышает 15 %, а на одном из участков почти треть всех отловленных бабочек пришлась на перламутровку *Boloria alaskensis*. Весьма обычны в североуральских ерниках белянки *Pieris napi*, *Colias palaeno*, *Anthocharis cardamines*.

Смена фенологических аспектов имаго в ерниковых тундрах Северного Урала почти не выражена. Первые бабочки – особи белянок *Pieris napi*, *Anthocharis cardamines*, голубянки *Lycaena helle* – здесь начинают встречаться в конце июня, когда в подгольцовых местообитаниях летают виды раннелетнего фенологического аспекта.

Мохово-кустарничковые тундры развиваются на песчаных, супесчаных почвах, суглинках и глинах с различной степенью увлажнения, располагаясь на пологих склонах, плоских вершинах хребтов и на небольших увалистых возвышениях – мусюрах. На участках мохово-кустарничковых тундр нередко наблюдается пятнообразование, площадь, занимаемая пятнами голой почвы, может достигать 30–50 %. Наиболее распространены сообщества с преобладанием вороники, в которых весьма обильны и другие кустарнички – брусника, голубика, черника, толокнянка, дриада. Травянистая растительность однообразна – встречается небольшое количество разбросанных среди кустарничков злаков, осок, мытников. Иногда присутствует очень слабый ярус ерника и некоторых видов ив (Производительные силы..., 1954).

Булавоусые чешуекрылые в мохово-кустарничковых равнинных тундрах сравнительно немногочисленны, но их видовой состав специфичен. В общей сложности на четырех участках мохово-кустарничковой тундры в местечке Янгеч-Мыльк (ЛФ 32) зарегистрирован 21 вид булавоусых чешуекрылых (прил. 8.31). Повсеместно обильны желтушка *Colias palaeno*, сатириды *Oeneis norna*, *Oe. bore*. На всех участках среднеобильными являлись сатириды *Coenonympha tullia*, *Erebia disa*, *Erebia rossii*, *E. fasciata*. Перламутровка *Clossiana eunomia*, голубянка *Plebeius optilete* могут быть весьма обычны на одних участ-

ках, но на других они единичны или вообще не отмечены. Остальные виды встречаются спорадично, как правило, в очень небольшой численности (рис. 74). Кроме того, именно в данных местообитаниях южной тундры обнаружены локальные популяционные группировки таких арктических видов как желтушка *Colias hecla*, перламутровки *Clossiana polaris*, *C. chariclea*, *C. improba*. Сходство группировок по составу и обилию видов оказалось несколько меньшим, чем этого можно было бы ожидать в рамках одной ЛФ (рис. 75).

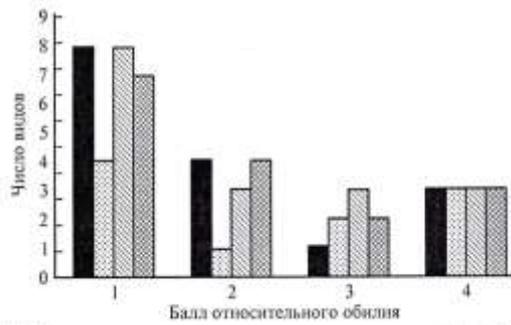


Рисунок 74 – Частотное распределение видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых мохово-кустарничковых тундр Русской равнины.

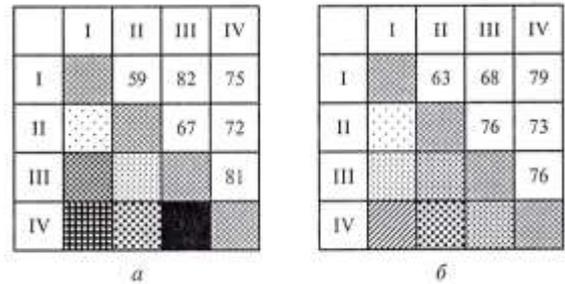


Рисунок 75 – Матрицы сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов мохово-кустарничковых тундрах Русской равнины.

Смена фенологических аспектов имаго булавоусых чешуекрылых в мохово-кустарничковых тундрах не выражена. Бабочки появляются во первой декаде июля и встречаются до начала августа.

Топические группировки булавоусых чешуекрылых мохово-кустарничковых тундр Полярного Урала, изучавшиеся нами на четырех участках восточного макросколлона хребта (ЛФ 44), насчитывают до 30 видов (прил. 8.32). Исследованные участки оказались достаточно сходными по составу и обилию заселяющих их булавоусых чешуекрылых (рис. 76). Наиболее обильны в данных местообитаниях чернушки *Erebia rossii*, *E. dabanensis*, перламутровка *Boloria alaskensis*, на одном из участков наблюдалась относительно высокая численность перламутровки *Clossiana polaris* – ее доля в составе группировки превышала 10 %. На других участках она была менее обильна, но доля в 5–7 % все-таки позволяет ее считать фоновым видом рассматриваемых местообитаний. Обычны в мохово-кустарничковых тундрах чернушки *Erebia fasciata*, *E. disa* и перламутровка *Clossiana freija*. Остальные виды встречаются здесь в меньшем количестве, некоторые единичными особями и спорадично.

Смена фенологических аспектов имаго мохово-кустарничковых тундрах не выражена. Первые бабочки перламутровки *Clossiana freija*, чернушки *Erebia disa* появляются в конце июня. Основная масса видов летает в июле. Позже других в данных местообитаниях

появляется перламутровка *Boloria alaskensis* – ее можно встретить с середины июля до августа.

Мохово-кустарничковые тундры на большей части Приполярного Урала заселены дневными бабочками очень слабо. В 1996 г. на хребте Сумахнер (ЛФ 97) в данном типе тундр за весь полевой сезон нами не было зарегистрировано ни одного вида. На других хребтах отмечено 18 представителей булавоусых чешуекрылых. Однако встречи бабочек происходили спорадично. Одновременно на участке можно было обнаружить не более двух-трех особей, принадлежащих к одному или двум видам. Многие чешуекрылые, принадлежали к видам луговой ориентации и, вероятно, поднимались в горно-тундровый пояс с подгольцовых местообитаний. Большинство их далеко в тундру не залетало. Это белянка *Pieris napi*, сатириды *Lasiommata petropolitana*, *Erebia ligea*, *E. euryale*, червонец *Heodes hippothoe*, голубянка *Plebeius optilete*.

В самой тундре зарегистрированы толстоголовка *Pyrgus centaureae*, парусники *Papilio machaon*, *Parnassius phoebus*, белянка *Parapieris callidice*, перламутровки *Clossiana freija*, *C. frigga*) и *Boloria alaskensis*, чернушки *Erebia disa*, *E. rossii*, бархатницы (*Oeneis norna*, *Oe. patrushevae*).

Мохово-кустарничковые тундры хребта Малды-Нырды (ЛФ 62) оказались более заселенными булавоусыми чешуекрылыми. В 2000 г. на трех учетных участках здесь было зарегистрировано более 20 видов (табл. 56). Сходство участков по составу и обилию видов дневных бабочек сравнительно высоко – значения индексов I_{CS} превышают 75 %. Наиболее обильными видами являются сатириды *Erebia rossii*, *E. disa*, *Oeneis norna*). Обычны чернушка *Erebia euryale*, сенница *Coenonympha tullia*, перламутровка *Boloria alaskensis*.

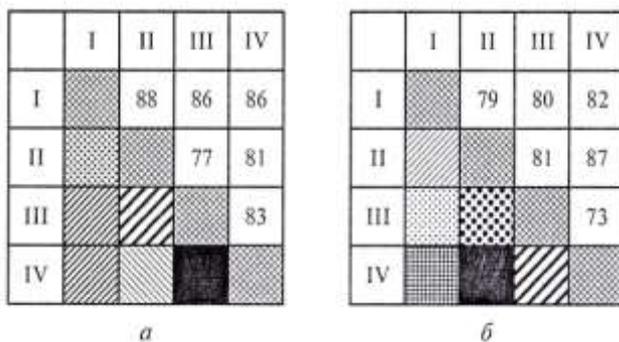


Рисунок 76 – Матрицы сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов мохово-кустарничковых тундрах Полярного Урала.

На Северном Урале (хребет Яны-Пупу-Ньер, ЛФ 141) в 1992 г. в мохово-кустарничковых тундрах зарегистрировано около десяти видов булавоусых чешуекрылых (прил. 8.34). Однако настоящим обитателем рассматриваемых местообитаний можно считать, пожалуй, лишь перламутровку *Boloria alaskensis*. Данный вид здесь встречается регулярно, но в умеренной численности.

Остальные бабочки, вероятно, залетают в мохово-кустарничковую тундру из других местообитаний подгольцового и горно-тундрового поясов.

На мелкоземистых склонах хребтов, где долгое время сохраняются талые воды, распространены *луговинные тундры*. В данных растительных сообществах отсутствует кустарниковая растительность и очень незначительную роль играют кустарнички. Моховый покров развит слабо, а лишайники почти полностью отсутствуют. Господствует разнотравье из горца, осок, ожик, злаков, камнеломок, ястребинок, астрагалов, мытников, золотой розги, герани белоцветковой и других.

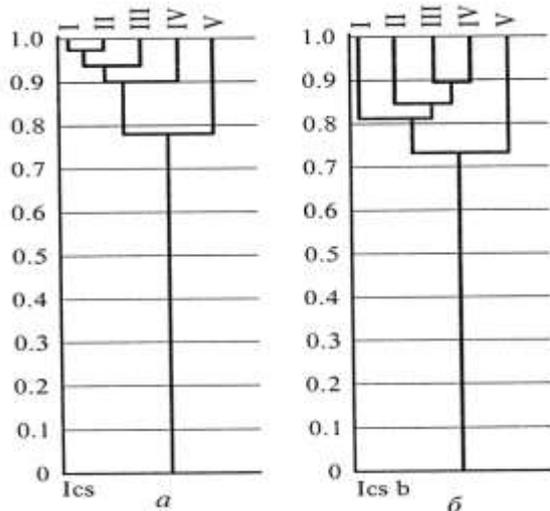


Рисунок 77 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов луговинных тундрах Полярного Урала.

Участки луговинных тундр обычно невелики по размерам и прерываются пятнами щебня и каменистыми россыпями. Хорошо развитый травянистый покров луговинных тундр обуславливает достаточно богатую фауну булавоусых чешуекрылых. На пяти участках рассматриваемых местообитаний в долине р. Сось (ЛФ 44), где горные луговины занимают около 10 % от общей горной площади (Городков, 1926, 1935), в общей сложности было зарегистрировано более 20 видов (прил. 8.35).

Сходство участков по составу и обилию заселяющих их видов чешуекрылых превышает 75 % (рис. 77). Наиболее обильны в рассматриваемых местообитаниях чернушка *Erebia rossii*, перламутровка *Boloria alaskensis*. В состав фоновых видов обычно входят чернушки *Erebia dabanensis*, *E. disa*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*. Регулярно в рассматриваемых биогеоценозах встречаются парусник *Parnassius phoebus*, желтушки *Colias palaeno*, *C. hecla*, перламутровка *Clossiana polaris*, сатириды *Erebia fasciata*, *Oeneis patrushevae*, *Oe. bore*. Локально в луговинных тундрах распространена голубянка *Agriades glandon aquilo*. Цветущие растения привлекают в луговинные тундры многих видов из других местообитаний. Нектаром астрагалов, ястребинок и других цветков кормятся сатирида *Oeneis melissa* и белянка *Pontia callidice*, прилетающие из близлежащих каменистых мохово-лишайниковых тундр. С облесенных участков речной долины поднимаются на вершины и склоны хребтов парусник *Papilio machaon*, белянки *Anthocharis cardamines*, *Pieris napi*.

Скудная растительность, жесткие условия мезоклимата, слабая зимняя оснеженность самых высоких вершин, приводящая к вымерзанию насекомых, являются причиной обедненности видового состава булавоусых чешуекрылых *каменистых лишайниковых тундр*.

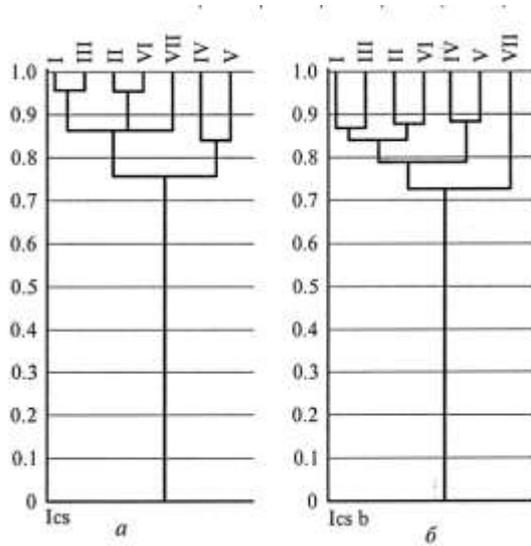


Рисунок 78 – Дендрограмма сходства группировок булавоусых чешуекрылых по составу (а) и относительному обилию (б) видов лишайниковых тундрах Полярного Урала.

Данные типы тундр занимают самые неблагоприятные в климатическом отношении верхние части крутых склонов хребтов и вершины гор. Основными чертами лишайниковых тундр являются значительная каменистость субстрата и господство лишайников в напочвенном покрове. Крайне разреженный травяно-кустарничковый покров состоит из дриады, осок, злаков, ожики, водяники, брусники, багульника (Городков, 1926, 1935; Производительные силы..., 1954; Горчаковский, 1975).

Более разнообразны группировки рассматриваемых местообитаний восточного макрослона Полярного Урала (ЛФ 44). На хребтах, тянущихся вдоль русла р. Сось, на семи участках каменистых лишайниковых тундр зарегистрировано около 15 видов дневных чешуекрылых (прил. 8.36). Сходство участков по составу и структуре видовых комплексов булавоусых чешуекрылых более 70 % (рис. 78). Повсеместно наиболее обилен, пожалуй, один вид – петрофильная сатирида *Oeneis melissa*. Ее можно считать типичным обитателем каменистых лишайниковых тундр. В других местообитаниях Полярного Урала она почти не встречается – лишь изредка залетает на соседние участки мохово-кустарничковых, ерниковых и луговинных тундр, где кормится нектаром багульника, астрагалов и горца.

Довольно обычны в каменистых лишайниковых тундрах Полярного Урала чернушки *Erebia dabanensis*, *E. rossii*, *E. fasciata*, перламутровки *Clossiana polaris*, *Boloria alaskenesis*. Остальные виды булавоусых чешуекрылых встречаются в рассматриваемых местообитаниях реже и спорадичнее.

Южнее горные каменистые лишайниковые тундры заселены булавоусыми чешуекрылыми еще в меньшей степени, чем на Полярном Урале. В данном случае говорить о сложившихся топических группировках даже не совсем корректно. Обыкновенно на одном участке можно встретить не более одного-двух видов дневных бабочек. Чаще всего

это немногочисленные особи белянки *Pontia callidice*, сатирид *Oeneis melissa*, *Oe. norna*, *Erebia rossii*, перламутровки *Boloria alaskensis*. Возле каменных останцев обычны крупные скопления *Papilio machaon*. На некоторых хребтах и вершинах Северного и Приполярного Урала в лишайниковых тундрах дневных бабочек не было найдено вообще.

На плоской вершине хребта Рай-Из (ЛФ 44) на высотах около 1000 м над ур. м. распространена высокогорная травянисто-моховая тундра, сходная с сообществами подзоны настоящих (арктических) тундр. Из-за непрерывного воздействия сильных морозов в зимний период и снеговой корразии здесь уничтожаются целые участки напочвенного покрова, особенно мхи, лишайники и кустарнички. Их сменяют травянистые растения, образующие сильно разреженный покров из отдельных экземпляров и небольших групп немногих видов – арктических злаков и осок, незабудки альпийской, гвоздики ползучей, камнеломок, горца. Мхи и лишайники встречаются редко, небольшими куртинками. На этих участках преобладает осока гиперборейская с примесью стланика ивы арктической (Городков, 1926, 1935; Производительные силы..., 1954).

Булавоусые чешуекрылые в этих суровых местообитаниях сравнительно немногочисленны. В общей сложности за весь период исследований зарегистрировано 16 видов. Среди них наиболее обильна чернушка *Erebia fasciata*, нередко встречаются перламутровка *Clossiana polaris*, чернушки *Erebia rossii*, *E. disa*. На склонах хребта можно обнаружить особей белянок *Pieris napi*, *Pontia callidice*, желтушки *Colias palaeno*, перламутровок *Clossiana freija*, *Boloria alaskensis*, сатирид *Erebia dabanensis*, *Oeneis melissa*, *Oe. norna*, *Oe. bore*. Кроме того, на хребте Рай-Из были обнаружены перламутровки *Clossiana improba*, *C. chariclea*, не найденные нами в других местообитаниях этой ЛФ.

Выше 1100–1200 м располагается пояс гольцовых холодных пустынь (Горчаковский, 1975). Он лишен связного растительного покрова. 90 % поверхности покрывают крупнокаменитые россыпи. Высшие растения встречаются здесь лишь на пятнах мелкозема между камнями и в трещинах скал. Это арктические злаки и осоки, толокнянка, дриада, филлодоце и некоторые другие (Производительные силы..., 1954). Бабочки на этих высотах фактически не встречаются. На Приполярном Урале (хребты и вершины Тельпозкряжа, бассейн р. Щугер) в поясе гольцовых пустынь мы обнаружили лишь единичные особи сатириды *Oeneis melissa* и нимфалиды *Vanessa cardui*.

6.2 Пространственная дифференциация топических группировок и типы населения булавоусых чешуекрылых

Проведенные исследования показали, что по уровню видового разнообразия булавоусых чешуекрылых наиболее разнообразными в регионе являются группировки видов смешанно-крупнотравных и нивяниковых лугов равнинной тайги и горно-лесного пояса

северного Урала. Данные фитоценозы заселяют более половины видов региональной фауны и почти 90 % таежной фауны Papilionoidea. В некоторых типах растительных сообществ можно встретить большое число булавоусых чешуекрылых, однако среди них резко выделяются по численности одни-два вида, что резко увеличивает показатели доминирования и понижает общий уровень видового разнообразия бабочек в данном сообществе. Характерным примером могут служить видовые комплексы булавоусых чешуекрылых клеверных лугов. В их составе может насчитываться до 30 видов, однако большинство их немногочисленно, от 40 до 75 % особей, встречающихся на клеверных лугах таежной зоны региона, принадлежит двум видам – голубянкам *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*. Самый низкий уровень видового разнообразия булавоусых чешуекрылых характеризует высокогорные лишайниковые тундры, особенно на Северном Урале. Постоянным обитателем данных биогеоценозов является сатирида *Oeneis melissa*. Естественно, что здесь она и наиболее обильна. Наконец, обширные массивы темнохвойных лесов, сосновых боров, низинные болота, чистые злаковые и осоковые луга, уральские местообитания гольцового пояса не имеют сложившихся по составу и структуре группировок булавоусых чешуекрылых.

Сходство топических группировок по уровню альфа-разнообразия на участках однотипных местообитаний, расположенных в одной географической точке, чаще всего бывает высоким. Разница между группировками по составу видов и с учетом обилия видов (дифференцирующее разнообразие) в однотипных растительных сообществах и в рамках одной ЛФ, как правило, тоже незначительна. Различия начинают проявляться более отчетливо при сравнении разных ЛФ расположенных в разных ландшафтных зонах и провинциях. В целом можно сказать, что состав и структура видовых комплексов булавоусых чешуекрылых однотипных местообитаний варьируют на локальном, зональном уровнях значительно, чем состав растительных сообществ. Очевидно, что изменяется облик топических группировок булавоусых чешуекрылых во временном континууме, в том числе и в связи с сукцессионными явлениями, имеющими место в биогеоценозах (см. раздел. 7.1).

Результаты проведенных многолетних исследований состава и структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых в разных природно-климатических условиях позволяют заключить, что 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.

Для обоснования вышесказанного с помощью несложных преобразований были составлены обобщенные видовые списки группировок булавоусых чешуекрылых однотипных местообитаний для разных подзон и ландшафтных провинций ЕВСР, которые справедливо именовать ценотическими фаунами. Это позволило исследовать дифференцирующий аспект их разнообразия – сравнить с помощью мер сходства и включения-сходства и таким образом получить общую картину их взаимоотношений в масштабе региона.

В настоящем работе представлены результаты сравнительного анализа 30 ценотических булавоусых чешуекрылых, которые можно считать наиболее характерными для ЕВСР. На дендрограмме (рис. 79) четко выделяются (уровень сходства 15 %) две их основные группы. В одну группу вошли специфичные и в целом обедненные фауны лишайниковых, луговинных и мохово-кустарничковых тундр Урала. Другую составляют наиболее разнообразные луговые, лесные, болотные, а также ряд тундровых фаун. На уровне сходства чуть более 30 % эта группа вполне ожидаемо распадается на два кластера. Один составлен фаунами болот, хвойных редколесий, некоторых тундровых местообитаний. Второй кластер образуют фауны равнинных и горных лугов и мелколиственных лесов. Заметим, что фауна полярноуральских березняков оказалась в первой группе, так как она наполовину состоит из чешуекрылых тундровой ориентации.

В первой группе естественно объединились фауны *Papilionoidea* сфагновых болот и сосняков. На наш взгляд, можно даже говорить о единой фауне верховых болот и сфагновых сосняков. Присоединение к ним фауны ерниковых тундр Северного Урала можно объяснить присутствием в их составе общих эвритопных видов, а также ряда арктобореальных чешуекрылых. Сгруппировались по географическому признаку ценотические фауны Большеземельской тундры.

Фауны булавоусых чешуекрылых уральских лиственничников объединились с фауной плоскобугристых болот Полярного Урала. Особенно высоким оказался уровень сходства фаун полярноуральских лишайниковых лиственничников и болот, хотя более ожидаемо было объединение последних с фауной сфагновых лиственничников.

Присоединение фауны мохово-кустарничковых тундр Приполярного Урала к фаунам ерниковых тундр Полярного и Приполярного Урала произошло за счет более разнообразных, чем в южных районах хребта, группировок дневных бабочек хр. Малды-Нырды.

Фауны булавоусых чешуекрылых лугов и березняков Приполярного Урала и подгольцового пояса Северного Урала характеризуются несколько обедненным составом, поэтому они отделились от более разнообразных фаун *Papilionoidea* лугов и мелколиственных лесов равнины и горно-лесного пояса Северного Урала. Мы склонны также объеди-

нить в одну ценотическую фауну группировки видов булавоусых чешуекрылых подгольцовых лугов и криволесий Северного Урала.

Население булавоусых чешуекрылых смешанно-крупнотравных лугов и горно-лесного пояса Северного Урала оказалось более сходно между собой, как и население нивяниковых и клеверных лугов. Не имеют значительных отличий по составу и структуре доминирования видов населения булавоусых чешуекрылых травянистых осинников и березняков равнинной тайги. Их состав формируется за счет видов лугового крупнотравья и немногих дендрофильных чешуекрылых.

Дополнительную информацию о внутререгиональных связях ценотических фаун булавоусых чешуекрылых может дать анализ несимметричных отношений включения-сходства. При пороге значимости в 80 % фауны разбиваются на две основные группы (рис. 80). Первую составляют луговые и лесные фауны, центром включения среди которых является наиболее разнообразная фауна смешанно-крупнотравных лугов равнины. Степень включения фаун смешанно-крупнотравных лугов Урала высока - более 85 %. Слабее связи луговых местообитаний с лесными, что объясняется присутствием в их составе дендрофильных чешуекрылых. Еще слабее связи топических группировок крупнотравных лугов и мелколиственных лесов с группировками видов нивяниковых и клеверных лугов, которые характеризуются достаточно высокой специфичностью своего состава. Наконец, очень слабы связи лугово-лесных группировок с группировками олиготрофных и мезотрофных болот, сфагновых сосняков, лиственничников и тундровыми фаунами *Papilionoidea*. Лишь при низком пороге, порядка 30 %, можно обнаружить между ними отношение включения-сходства. «Связующим мостиком» между двумя комплексами являются видовые группировки полярноуральских березняков, в составе которых сочетаются элементы фаун окружающих тундровых и лесных биогеоценозов. В самой же группе тундровых местообитаний центрами включения являются более разнообразные фауны ерниковых тундр Полярного Урала.

Таким образом, результаты сравнительного анализа и классификация ценотических фаун с помощью мер сходства и включения-сходства, подтверждают тезис о том, что пространственно-типологическая структура населения булавоусых чешуекрылых на зональном градиенте ЕСВР отражает общие закономерности сложения региональной фауны. На этой платформе нами были выделены элементарные синтаксономические единицы – типы населения – булавоусых чешуекрылых, которые формируют основу пространственно-типологической структуры населения *Papilionoidea* ЕСВР.

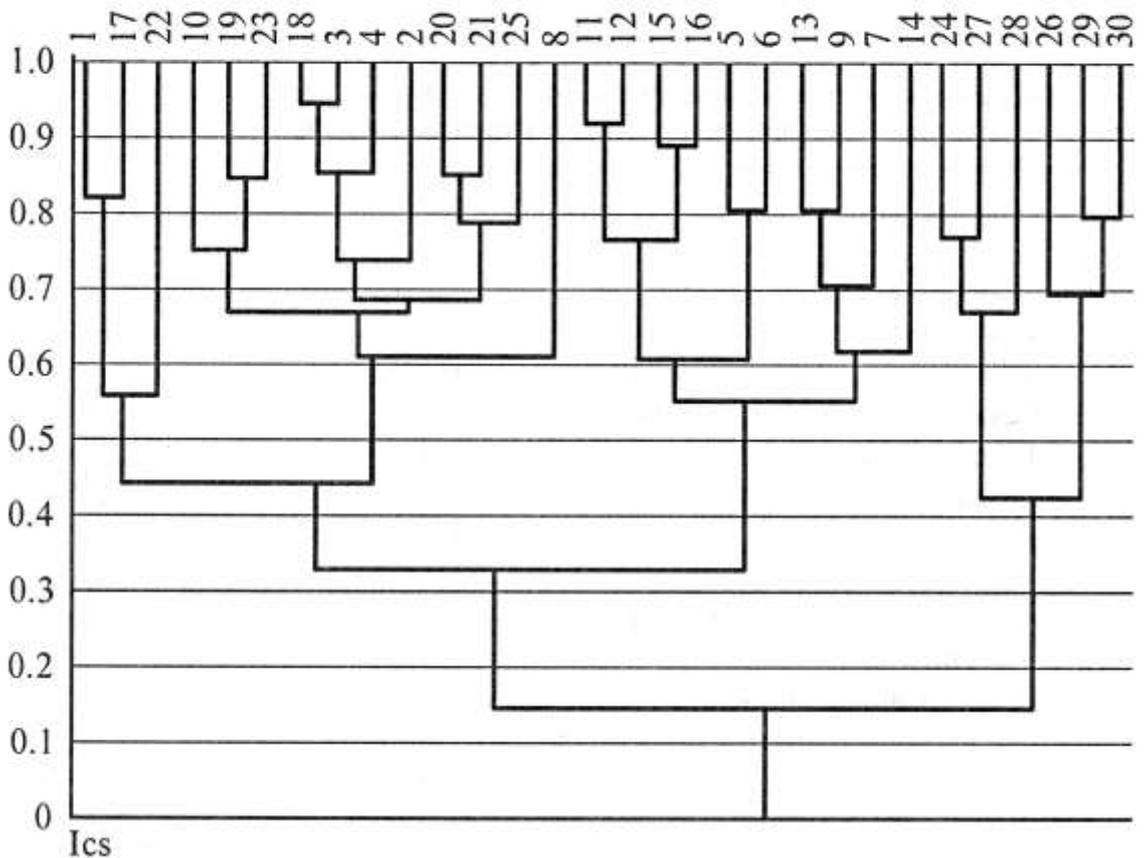


Рисунок 79 – Дендрограмма сходства ценотических фаун булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России. 1 – сфагновые сосняки равнинной тайги, 2 – травянистые лиственничники Приполярного Урала, 3 – лишайниковые лиственничники Полярного Урала, 4 – сфагновые лиственничники Полярного Урала, 5 – травянистые осинники равнинной тайги, 6 – травянистые березняки равнинной тайги, 7 – травянистые березняки Приполярного Урала, 8 – травянистые березняки Полярного Урала, 9 – подгольцовые березовые криволесья Северного Урала, 10 – разнотравные ивняки Большеземельской тундры, 11 – смешанно-крупнотравные луга равнинной тайги, 12 – смешанно-крупнотравные луга горно-лесного пояса Северного Урала, 13 – смешанно-крупнотравные луга подгольцового пояса Северного и Приполярного Урала, 14 – смешанно-крупнотравные луга горно-лесного пояса Приполярного Урала, 15 – нивяниковые луга таежной зоны, 16 – клеверных лугов таежной зоны, 17 – сфагновые грядово-мочажинные болота таежной зоны, 18 – травяные эвтрофные болота таежной зоны, 19 – плоскобугристые болота Полярного Урала, 20 – ерниковые тундры Большеземельской тундры, 21 – ерниковые тундры Полярного и Заполярного Урала, 22 – ерниковые тундры Приполярного Урала, 23 – ерниковые тундры Северного Урала, 23 – мохово-кустарничковые тундры Большеземельской тундры, 24 – мохово-кустарничковые тундры Полярного и Заполярного Урала, 25 – мохово-кустарничковые тундры Приполярного Урала, 26 – мохово-кустарничковые тундры Северного Урала, 27 – луговинные тундры Полярного Урала, 28 – мохово-лишайниковые каменистые тундры Полярного и Заполярного Урала, 29 – мохово-лишайниковые каменистые тундры Приполярного Урала, 30 – мохово-лишайниковые каменистые тундры Северного Урала.

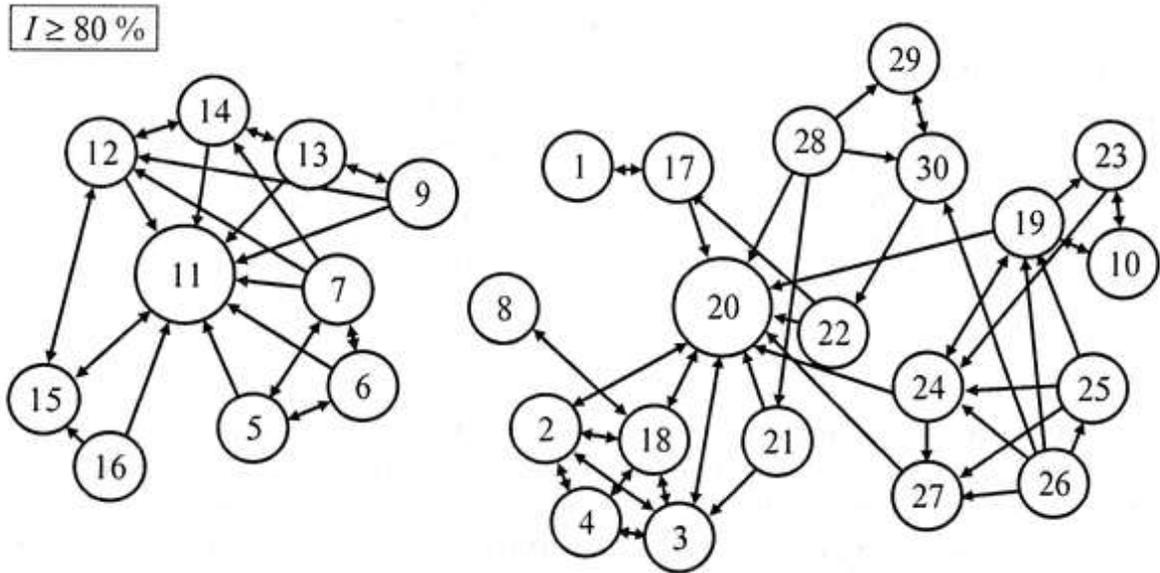


Рисунок 80 – Граф включения-сходства ценотических фаун булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России. 1–30 см. рис. 79.

Общий облик (портрет) населения булавоусых чешуекрылых ЕСВР представлен в таблице 29. 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 с использованием доминантного подхода. Развитие синтаксономического направления рассматривается нами одним из самых перспективных в дальнейших эколого-фаунистических исследованиях булавоусых чешуекрылых ЕСВР. Описанный синтаксономический подход может послужить моделью для описания пространственно-типологической структуры населения *Parilionoidea* в природно-климатических условиях других аркто-бореальных регионов Евразии и Северной Америки.

Таблица 29 – Основные типы населения булавоусых чешуекрылы 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. nor-na</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 29

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	тtn	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	тtn, 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, лtn – лесотундра, ютн – южная тундра, тtn – типичная тундра, г-л – горно-лесной пояс, пг – подгольцовый пояс.

ФАУНА И НАСЕЛЕНИЕ БУЛАВОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛАНДШАФТОВ И ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

7.1 Многолетняя динамика населения булавоусых чешуекрылых в природных сообществах

Многолетние изменения структуры населения и видового разнообразия насекомых в природных сообществах, в том числе в сукцессионных рядах – одна из наименее исследованных проблем современной энтомологии. Это связано с отсутствием достаточного объема накопленных материалов, проблемами методологического плана и сложностью интерпретации полученных данных, т.к. структура животного населения природных сообществ «отражает воздействие не только современных климатических условий и исторических причин, но и местных, биотопических и биоценотических условий» (Чернов, Пенев, 1993). Вопросы многолетней динамики сообществ гораздо лучше проработаны в фитоценологии, что дает «специалистам других областей знаний, интегрируемых экологией (зоологам, микологам, микробиологам, почвоведом и т.д.), канву, которая облегчает изучение динамики других по трофическому уровню и уровню организации компонентов экосистемы» (Миркин, Наумова, 1999).

За период исследований автором диссертационной работы были подробно исследованы многолетние изменения в структуре населения булавоусых чешуекрылых двух типов природных сообществ: смешанно-крупнотравных лугах и сфагновых болотах (Пестов и др., 2017; Татаринев, Кулакова, 2009а, 2018б). Как было показано в главе 6, данные топические группировки одни из самых богатых видами на ЕСВР, отличаются хорошо выраженной и устойчивой структурой доминирования видов и сменой фенологических аспектов, поэтому могут служить удобным модельным объектом наблюдений за динамикой населения *Parilionoidea* в природных сообществах.

Смешанно-крупнотравные луга. Изучение динамики населения булавоусых чешуекрылых луговых местообитаний проводилось в окрестностях г. Ухты (ЛФ 103) на границе подзон средней и северной тайги Русской равнины. Мониторинговые наблюдения осуществлялись в течение шести полевых сезонов в период с 2000 по 2013 гг. на двух избранных участках разнотравных (смешанно-крупнотравных) лугов. Первый луговой участок (I) располагался в пойме р. Ухты на 10 км удалении от ближайшего населенного пункта, п. Веселый Кут (63°26'52" с. ш., 52°55'23" в. д.). Осью участка II служила бывшая лесовозная дорога, проложенная вглубь елового массива к лесным деланкам 15–20 летней давности (63°35'28" с.ш., 53°34'51" в.д.). Работы проводились на расширенном отрезке до-

роги, предназначенном для разъезда встречного транспорта, в начале наблюдений он был густо покрыт разнотравьем, по составу и структуре сходным с участком I.

В 2000 г. на обоих луговых участках верхний ярус травостоя слагали несколько относительно равнообильных видов растений: лабазник вязолистный, иван-чай узколистный, скерда сибирская, бодяк разнолистный, василистник малый, купырь лесной, аконит высокий, валериана волжская, вероника длиннолистная, вейник красный и другие крупные злаки. Во втором ярусе были обычны герань лесная, чемерица Лобеля, купальница европейская, гравилат речной, зверобой пятнистый и др. Нижний ярус формировали звездчатки, фиалки, горцы, одуванчик лекарственный. В 2000 г. оба луговых участка не были закустарены и в течение всего периода работ не испытывали прямого антропогенного воздействия (загрязнение бытовыми и промышленными отходами, вытаптывание людьми и домашними животными, сенокошение и пр.). Расстояние между участками около 38 км, формально они находятся в принятых нами границах ЛФ 103, что исключает влияние географического фактора на структуру топических группировок булавоусых чешуекрылых.

Данные о плотности видов на луговых участках, полученные в результате визуальных учётов, пересчитаны и представлены в форме относительного обилия видов. Этот показатель более наглядно отражает структуру и многолетнюю динамику населения булавоусых чешуекрылых в растительных сообществах. В общей сложности за период исследований на обоих луговых участках было зарегистрировано 47 видов (46 на участке I и 40 на участке II) из шести семейств (табл. 30), что составляет более 60 % ЛФ 103 и в полной мере отражает особенности пространственно-типологической структуры населения булавоусых чешуекрылых смешанно-крупнотравных лугов на границе подзон средней и северной тайги северо-востока Русской равнины.

В первый год исследований на участке I было отмечено 38 видов булавоусых чешуекрылых. По результатам учётов, проводившихся в течение всего полевого сезона, доминирующими по численности являлись чернушки *Erebia ligea* и *E. euryale*. В состав фоновых видов входили белянка *Pieris napi*, голубянка *Callophrys rubi*, перламутровки *Brenthis ino*, *Clossiana selene*, *C. euphrosyne*, шашечница *Euphydryas maturna*. В 2005 г. из состава доминантов «выпали» чернушки *E. ligea*, *E. euryale*, что объясняется особенностями их жизненного цикла. Как известно, данные виды имеют двухгодичную генерацию, имаго которой летает только в чётный или нечётный год.

Численность подобных хронологических субпопуляций в рамках одной ЛФ и даже одного биотопа может существенно различаться. В окрестностях г. Ухты имаго обоих видов являются многочисленными в чётные годы, в нечётные – обилие *Erebia ligea* очень

низкое, а бабочки *E. euryale* не встречаются совсем. Данную особенность необходимо учитывать при характеристике структуры доминирования и оценке видового разнообразия местных топических группировок Papilionoidea.

Луговой участок I имеет первичное происхождение, располагается в пойме р. Ухты и за период наблюдений практически не подвергся закустариванию, что, как правило, постепенно происходит с таежными лугами, не включенными в хозяйственный оборот. К 2012–2013 гг. на нем поднялось лишь несколько рассеянных кустов ив (в основном ивы филиколистной, и. копьевидной) до 1,5 м высотой, состав и структура травостоя полностью сохранились. Структура населения и уровень инвентаризационного разнообразия дневных чешуекрылых за указанный отрезок времени здесь также существенных изменений не претерпели. Сходство видового состава в чётные 2000 и 2012 гг. составило – 91,4 %, а с учётом количественных показателей – 73,2 %, в нечётные 2005 и 2013 гг. – 90,9 % и 74,1 % соответственно.

На графике «ранг/обилие видов» (рис. 81) кривые 2000 и 2005 гг. по форме занимают промежуточное положение между кривыми, соответствующими моделям логарифмического и лог-нормального распределения. Привычный облик населения дневных чешуекрылых лугового участка I маскировался большим количеством бабочек боярышницы. Кривые доминирования видов на участке в 2012 и 2013 гг. четко соответствуют модели лог-распределения, которое наблюдается, если в сообществах определяющее значение имеет один фактор или немногие экологические факторы. Таким фактором можно считать большую численность в составе топических группировок белянки *Aporia crataegi*, массовый лёт которой тогда шел на всей территории Республики Коми. Данный фактор хоть и заметно повлиял на привычный облик населения и ранговое распределение видов в эти годы, несомненно, относится к категории случайных. Поэтому можно заключить, что рассматриваемая топическая группировка по всем показателям имеет вполне сложившуюся структуру доминирования видов, устойчивую в долговременной перспективе при условии сохранения состава и структуры лугового фитоценоза.

На луговом участке II в 2000 г. было выявлено 40 видов булавоусых чешуекрылых. Как и на первом участке, здесь по численности доминировали чернушки *Erebia ligea* и *E. euryale*. В состав фоновых видов также входили голубянка *Callophrys rubi*, перламутровки *Brenthis ino*, *Clossiana euphrosyne*, кроме того, весьма обильными были опушечно-лесные беляночка *Leptidea sinapis* и нимфалида *Nymphalis antiopa*. В нечётный 2005 г. при низкой численности имаго *E. ligea* и отсутствии *E. euryale* лидирующие позиции по обилию заняли перламутровка *B. ino*, белянки *P. napi*, *L. sinapis*. Состав субдоминантов практически не изменился.

Таблица 30 – Состав, относительное обилие (%) и показатели видового разнообразия булавоусых чешуекрылых смешанно-крупнотравных лугов в окрестностях г. Ухты.

Название вида	Участок, год наблюдений											
	I						II					
	2000	2002	2005	2006	2012	2013	2000	2002	2005	2006	2012	2013
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Papilio machaon</i> L.	0,47	0,17	0,71	0,81	0,25	0,97	0,65	–	–	–	–	–
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	2,39	3,76	3,21	2,56	1,43	3,44	5,29	4,99	8,09	4,37	4,58	5,34
<i>L. morsei</i> (Fent.)	0,64	–	0,89	0,58	0,25	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pieris napi</i> (L.)	6,21	4,62	7,47	4,19	5,64	2,99	3,78	4,02	8,81	3,61	3,56	3,12
<i>P. rapae</i> (L.)	1,75	0,68	1,59	1,51	0,76	0,88	0,43	0,42	0,54	–	–	–
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1,11	1,03	2,31	3,38	22,49	27,23	2,05	1,94	4,32	4,86	22,64	27,34
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	1,43	1,37	2,49	2,21	0,93	2,03	2,71	2,22	3,42	2,85	2,29	3,71
<i>Colias palaeno</i> (L.)	0,96	0,68	1,42	0,58	0,51	1,49	2,27	1,81	4,14	2,47	2,04	3,54
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	0,79	1,21	2,31	1,75	1,94	1,32	0,86	1,52	2,88	1,14	–	0,81
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	7,32	6,77	10,49	4,89	3,29	3,62	4,76	5,26	7,37	4,56	4,07	11,93
<i>Lycaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	2,71	1,88	1,96	2,44	1,68	2,21	1,19	2,22	0,54	–	–	–
<i>L. hippothoe</i> (L.)	–	0,85	1,07	1,39	0,42	2,47	–	–	–	–	–	–
<i>L. virgaureae</i> (L.)	1,91	1,37	2,49	1,86	1,43	1,94	1,62	1,25	0,89	–	–	–
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	1,27	0,68	0,53	1,05	0,93	0,53	1,41	1,52	1,26	0,76	1,53	–
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	–	0,51	1,96	0,81	2,02	1,68	3,57	3,59	5,76	3,42	3,82	6,98
<i>Aricia artaxerxes</i> (Fabr.)	1,11	1,21	0,53	0,58	1,09	0,97	1,95	0,97	–	–	–	–
<i>A. nicias</i> (Meig.)	0,79	0,68	1,07	0,23	0,59	0,44	–	–	–	–	–	–
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	2,39	1,88	3,38	1,51	2,11	2,91	2,82	2,35	2,34	–	–	–
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	0,96	0,85	1,97	1,75	0,67	1,85	1,51	0,83	1,44	–	–	–
<i>P. amandus</i> (Schn.)	0,64	0,51	0,36	0,47	0,25	0,79	0,22	0,42	0,36	–	–	–
<i>P. semiargus</i> (Rott.)	2,07	2,9	3,21	2,91	3,21	3,97	3,89	3,05	2,69	2,09	1,78	–
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	–	0,85	0,53	0,47	0,59	1,68	0,43	2,08	1,62	2,85	2,04	2,05
<i>Fabriciana adippe</i> (Rott.)	0,16	0,34	0,36	0,35	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	7,81	7,01	8,89	6,64	3,71	6,91	4,86	5,4	9,53	6,46	5,85	8,64
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	0,96	–	–	0,35	0,25	0,11	1,84	0,55	0,72	0,95	–	–
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	4,46	3,76	6,76	4,89	3,03	6,11	2,59	3,61	3,04	2,47	3,05	3,78

Продолжение таблицы 30

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	0,63	1,03	2,67	2,44	2,11	0,97	0,86	1,52	–	–	–	–
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	5,25	5,98	8,54	5,12	4,71	5,05	5,62	5,68	7,73	7,98	4,07	6,34
<i>C. titania</i> (Esp.)	–	0,34	–	0,47	0,17	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	3,03	1,37	2,14	1,05	1,43	2,47	5,29	3,19	6,65	4,94	6,11	6,58
<i>Aglais urticae</i> (L.)	–	0,51	–	–	–	0,79	0,54	–	–	–	–	–
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	1,75	2,05	1,59	1,51	0,84	1,85	2,27	1,81	3,24	1,91	2,54	2,45
<i>Araschnia levana</i> (L.)	0,64	–	–	0,35	0,67	–	1,08	0,28	–	–	–	–
<i>Vanessa cardui</i> (L.)	0,47	0,34	0,36	0,12	–	0,11	0,43	–	0,18	–	–	–
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	3,98	3,25	4,45	4,66	2,78	3,53	3,78	4,29	2,89	2,85	1,78	–
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)	1,43	0,68	1,59	0,69	0,34	–	1,62	0,69	–	–	–	–
<i>M. athalia</i> (Rott.)	2,23	3,08	3,21	3,84	2,36	2,19	1,95	1,66	1,62	1,52	–	–
<i>Lasiommata petropolitana</i> (Fabr.)	1,75	1,37	2,14	1,63	0,76	0,88	2,27	3,19	3,06	2,28	1,02	2,47
<i>Erebia ligea</i> (L.)	15,17	16,41	2,85	13,04	10,36	0,11	9,62	12,61	1,98	16,65	14,51	4,92
<i>E. euryale</i> (Esp.)	13,42	14,87	–	11,77	10,11	–	8,11	11,31	–	15,21	10,94	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	–	–	–	0,12	0,17	–	1,95	1,81	0,54	1,52	–	–
<i>Pyrgus malvae</i> (L.)	0,32	–	1,25	1,29	1,52	1,49	–	–	–	–	–	–
<i>Cartherocephalus palaemon</i> (Pall.)	1,21	2,39	1,07	0,69	0,77	0,61	1,41	0,97	1,98	1,52	1,78	–
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	–	0,85	0,53	0,47	0,59	1,68	0,56	–	0,36	0,76	–	–
<i>Hesperia comma</i> (L.)	0,32	–	0,18	–	0,17	–	–	–	–	–	–	–
<i>H. sylvanus</i> (Esp.)	–	–	–	–	–	0,53	1,29	0,97	–	–	–	–
<i>Thymelicus lineola</i> (Ocsh.)	–	–	–	1,05	1,18	0,88	0,65	–	–	–	–	–
Число видов, S	38	39	39	43	43	38	40	35	31	25	20	16
D_{Mg}	5,743	5,964	5,844	6,212	5,933	5,261	5,719	5,166	4,746	3,831	3,181	2,731
$1-D_{Sm}$	0,936	0,927	0,950	0,945	0,914	0,909	0,956	0,946	0,944	0,922	0,896	0,884
D_{B-P}	0,142	0,164	0,105	0,130	0,225	0,263	0,097	0,126	0,095	0,164	0,227	0,263

Примечание. Серой заливкой выделены значения относительного обилия фоновых видов.

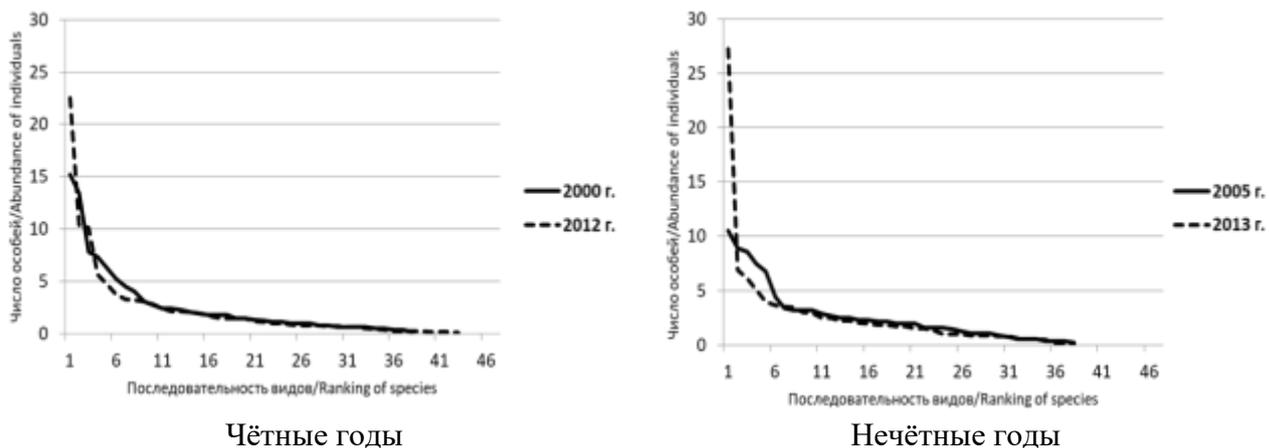


Рисунок 81 – Кривые рангового распределения видов булавоусых чешуекрылых на луговом участке I в начале и конце периода наблюдений.

В условиях средней и северной тайги вторичные луга на плакорах, к каковым относится рассматриваемый фитоценоз, неустойчивы и, если не используются под сенокосы или пастбища, начинают относительно быстро зарастать кустарниками и деревьями. К 2012–2013 гг. на участке II сформировался молодой ивняк разнотравный. Кустарниковый покров данного фитоценоза образован преимущественно ивой филиколистной, отмечены единичные кусты ивы козьей, и. мирзинолистной, и. корзиночной и подрост берёзы пушистой. Высота кустарников не превышает 2,5 м, сомкнутость полога около 0,5–0,7. В верхнем ярусе травостоя преобладают лабазник вязолистный, аконит высокий, щавель кислый, дудник лекарственный, вейник красный, также встречаются иван-чай узколистый, скерда сибирская, бодяки. Второй ярус сложен в основном манжетками, геранью лесной, гравилатом речным, чемерицей Лобеля. Третий ярус сформировали немногочисленные фиалки, незабудки, седмичник европейский, грушанки.

Изменения в составе и структуре растительного покрова на участке II отразились на структуре населения и уровне видового разнообразия булавоусых чешуекрылых. К 2012–2013 гг. число видов уменьшилось в два раза, общий уровень инвентаризационного разнообразия, судя по значениям индексов, также снизился в этих пределах. Надо отметить, что почти все фоновые виды удержали лидирующие позиции, кроме того, в эти годы в массе летала боярышница (*Aporia crataegi*). Из состава топической группировки исчезли редкие и малочисленные виды, которые на графиках рангового распределения первых лет наблюдений формировали характерные «хвосты» кривых доминирования (рис. 82). В конце наблюдений форма этих кривых стала трансформироваться в сторону кривой, соответствующей модели геометрического ряда, которая, как известно, характеризует обедненные сообщества, испытывающие сильную нагрузку под влиянием какого-либо экологиче-

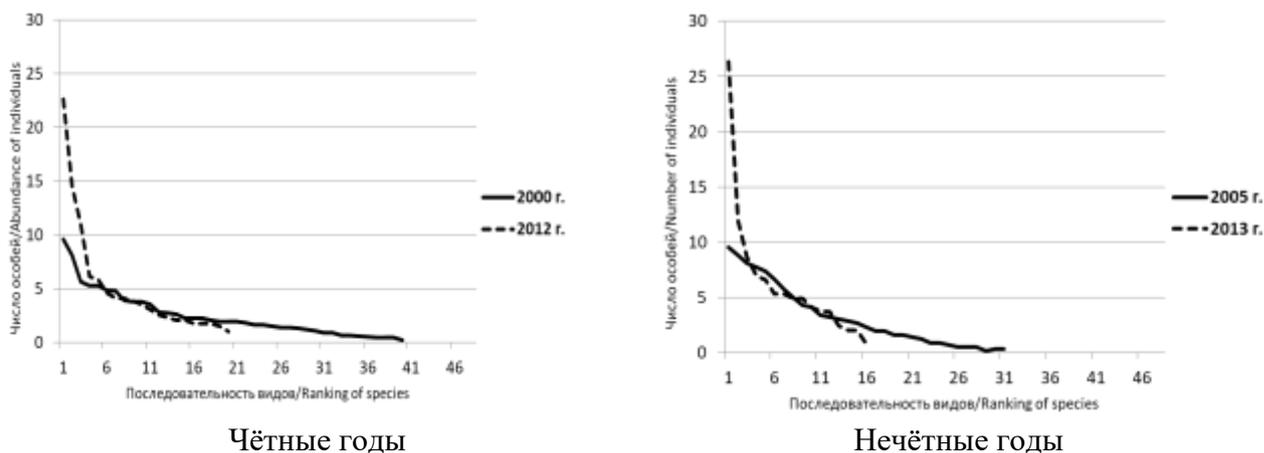


Рисунок 82 – Кривые рангового распределения видов булавоусых чешуекрылых на луговом участке II в начале и конце периода наблюдений.

ского фактора, находящиеся в суровых условиях среды или на определенных стадиях сукцессии. Сходство видового состава булавоусых чешуекрылых в чётные 2000 и 2012 гг. составило – 66,7 %, с учётом численности – 57,7 %, в нечётные 2005 и 2013 гг. – 68,1 % и 59,6 % соответственно.

Изменения в структуре населения булавоусых чешуекрылых на участке II, несомненно, связаны с изменениями в составе и структуре растительного покрова. Данный смешанно-крупнотравный луг, по сути, сформировался на месте вырубki елового леса вследствие минерализации лесной подстилки и корней вырубленных деревьев. Так как он не использовался под сенокос или пастбище, с течением времени на нем начался классический сукцессионный процесс самовосстановления ельника, протекающий по модели толерантности (Миркин и др., 2001; Gómez-Aparicio et al., 2004). Смешанное крупнотравье постепенно стало меняться на злаково-разнотравное сообщество, появились «растения-няни» (ивы и подрост берёзы).

Сейчас с большой долей вероятности можно предположить, что в разнотравном ивняке, сформировавшемся на участке II, под кустарниковым пологом появилась или появится теневыносливая ель, крупное разнотравье сменится мелкими лесными видами. В дальнейшем в данном сукцессионном ряду под пологом ели, обладающей выраженным свойством пациентности, получат развитие пациентные лесные мхи, кустарнички и травы, которые окончательно уничтожат следы луговой растительности.

Развитие представленного сценария изменений в растительном покрове на участке II приведет к значительной трансформации топической группировки булавоусых чешуекрылых, которая в конечном итоге закончится её деградацией и распадом. Постепенно «выпадут» из состава населения ещё сохранившиеся и даже многочисленные к 2013 г. луговые хortoфильные виды (*Pieris napi*, *Brenthis ino*, *Clossiana selene*), затем наступит очередь

опушечных хортофилов (*Anthocharis cardamines*, *Clossiana euphrosyne*, *Leptidea petropolitana*) и, наконец, опушечных тамно-дендрофилов и лесных гелиомезофилов (*Colias palaeno*, *Gonepteryx rhamni*, *Callophrys rubi*, *Plebeius optilete*, *Argynnis paphia*, *Nymphalis antiopa*, *Polygonia c-album*).

Таким образом, за 13-летний период наблюдений две изначально сходные топические группировки дневных чешуекрылых развивались в совершенно разных направлениях. В структуре населения пойменного смешанно-крупнотравного луга каких-либо значительных изменений не произошло. Группировка видов порослей разнотравьем лесной вырубki в процессе начавшейся восстановительной сукцессии стала трансформироваться в сторону обеднения и постепенного распада. Уровень сходства видового состава булавоусых чешуекрылых участков I и II в первый год наблюдений составил 90,4 %, с учётом количественных показателей – 79,3 %, в 2012 г. – 63,5 %, и 48,5 %, в 2013 г. – 51,9 % и 34,6 % соответственно.

Сфагновые болота. Наблюдения за динамикой населения булавоусых чешуекрылых сфагновых болот проводились на двух участках в течение восьми полевых сезонов в период с 1990 по 2006 гг. Изучались сфагновые грядово-мочажинные болота площадью около 4,5 и 3,5 га каждое. Растительность на обоих участках в начале наблюдений была сходная. На грядах росла редкая сосна, ерник, багульник болотный, мирт болотный, подбел узколистный, голубика, морощка. В мочажинах присутствовала клюква болотная, пушица влагалищная, осоки. По периферии болот и вдоль вытекающих из них ручьев была развита травянистая растительность из лабазника вязолистного, гравилата речного, горца большого, фиалки болотной, незабудки дернистой, манжеток, лютиков, осок и др.

Первый участок находится внутри массива сфагновых и зеленомошных сосняков первой группы на значительном удалении от населенных пунктов. Характер растительности и микрорельефа болота за период наблюдений не изменился, по этой причине оно было выбрано в качестве контрольного участка. Второе болото с 1989 г. располагается внутри дачного поселка. Лес вокруг него был постепенно вырублен под строительство домов и огороды, по обеим сторонам проложены грунтовые дороги, а в центре вырыт пожарный водоем. За период наблюдений часть территории вокруг этого болотного участка была застроена. На неосвоенных площадях началась растительная сукцессия: выросли ивы, береза, появился подрост ели и сосны. Дороги покрылись разнотравьем из иван-чая узколистного, клеверов, среднего и гибридного, мать-и-мачехи, ромашки непахучей, нивяника обыкновенного, горца птичьего, злаков и др., затем ивами. Само болото стало испытывать значительные антропогенные нагрузки из-за вытаптывания в процессе сбора ягод, лекарственных растений и отдыха возле пожарного водоема, вырубки деревьев для хозяйствен-

ных нужд, выкоса травы и свалки бытового мусора. Проложенные грунтовые дороги и вырытый водоем изменили гидрологический режим болота, в результате чего оно стало интенсивно зарастать березой пушистой, сосной, ивами, рябиной, лесным и рудеральным разнотравьем.

В общей сложности за восемь полевых сезонов на первом (контрольном) участке было зарегистрировано 35 видов булавоусых чешуекрылых и 41 вид на втором (табл. 31). Всех выявленных на болотах дневных бабочек можно разделить на три группы: 1) постоянные обитатели болот; 2) виды, для которых болота служат кормовыми участками имаго; 3) случайные посетители болот.

К первой группе относятся чешуекрылые, которые развиваются на болотах на всех стадиях жизненного цикла. Это достаточно stenотопные гигрофилы и мезо-гигрофилы: гипоаркто-бореальные желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, перламутровки *Boloria aquilonaris*, *Clossiana eunomia*, *C. freija*, сеница *Coenonympha tullia*, широко лесная голубянка *Callophrys rubi*, севернобореальные сатириды *Erebia embla*, *Oeneis jutta*. Первый участок, кроме того, заселяла перламутровка *Clossiana frigga*, а на втором была обнаружена редчайшая в средней тайге северо-востока Русской равнины перламутровка *Clossiana angarensis*. Существованию гипоарктических видов в таежной зоне со времен голоценовых климатических флуктуаций благоприятствуют «мини-гипоарктические» условия на грядово-мочажинных сфагновых болотах: из-за повышенной влажности они меньше нагреваются днем, быстрее остывают в ночное время летом, заморозки весной здесь длятся дольше, а осенью наступают раньше. Если использовать ценобиотическую типологию Л.Г. Раменского в отношении булавоусых чешуекрылых, то болотные виды являются *патидентами*, которые «в борьбе за существование берут не энергией жизнеспособности, а своей выносливостью к крайне суровым условиям...» (цит. по: Раменский, 1971, с. 379).

В особую подгруппу постоянных обитателей болот можно выделить чешуекрылых, которые держатся на их периферии среди кустарников, пограничного редколесья и разнотравья – белянка *Anthocharis cardamines*, голубянка *Celastrina argiolus*, перламутровки *Brenthis ino*, *Clossiana selene*, *C. euphrosyne*, *C. titania*.

Постоянные обитатели формируют ядро, или «стратегический спектр» болотных группировок булавоусых чешуекрылых. Многие из них доминируют по численности. Например, в первый год наблюдений на обоих участках наиболее обильными являлись *Colias palaeno*, *Callophrys rubi* и *Boloria aquilonaris*. В состав фоновых видов входили также перламутровки *Brenthis ino*, *Clossiana euphrosyne*, а на первом участке еще *Plebeius optilete* и *Oeneis jutta*. Разницу показателей относительного обилия постоянных обитателей

болот надо объяснять, скорее всего, не конкурентными взаимодействиями между бабочками (имаго) за кормовой ресурс (ощутимая пищевая конкуренция между гусеницами булавоусых чешуекрылых в условиях изучаемого региона вряд ли возможна), а иными причинами, например, различным влиянием абиотических условий на тот или иной вид, естественной динамикой его численности, историческим фактором. На втором участке в начале наблюдений была обильна белянка *Pieris napi*. Однако, болото служило ей лишь кормовым участком имаго первого поколения, в период лета которого цвели многие травы и кустарнички (вересковые, брусничные, морошка и др.). В августе особи второй генерации этого вида здесь почти не встречались, концентрируясь, в основном, на огородах дачного поселка и опушках леса.

Судя по обилию, встречаемости и характеру размещения на сопредельных территориях, второй болотный участок служил в качестве кормового также для имаго белянок *Leptidea sinapis*, *Pieris rapae*, голубянок *Lycaena helle*, *L. hippothoe*, шашечницы *Euphydryas maturna*, чернушек *Erebia ligea*, *E. euryale*, толстоголовки *Carterocephalus palaemon*. Как случайные залеты на болото мы классифицировали редкие встречи голубянки *Aricia artaxerxes*, нимфалид *Nymphalis antiopa* и *Speyeria aglaja*.

Контрольный болотный участок, как уже говорилось, находится внутри соснового массива и относительно изолированно от других местообитаний булавоусых чешуекрылых в данной местности: пойменных луговых сообществ, травянистых мелколиственных лесов и ивняков. Тем не менее, по руслу ручья, вытекающего из болота, сюда проникали единичные особи белянок *Aporia crataegi*, *Pieris brassicae*, голубянки *Polyommatus semiargus*, углокрыльницы *Polygonia c-album*, в небольшом количестве кормились белянки *Leptidea sinapis*, *Pieris napi*, *P. rapae*, шашечница *Euphydryas maturna*, чернушки *Erebia ligea*, толстоголовки *Carterocephalus palaemon*, заселяющие ивняки и разнотравье вдоль водотока.

Главное отличие представителей второй и третьей групп от постоянных обитателей заключается в том, что они неспецифичны для населения булавоусых чешуекрылых сфагновых болот. Их состав непостоянен и определяется характером рельефа местности, сочетанием различных растительных сообществ вокруг болота и др. случайными факторами.

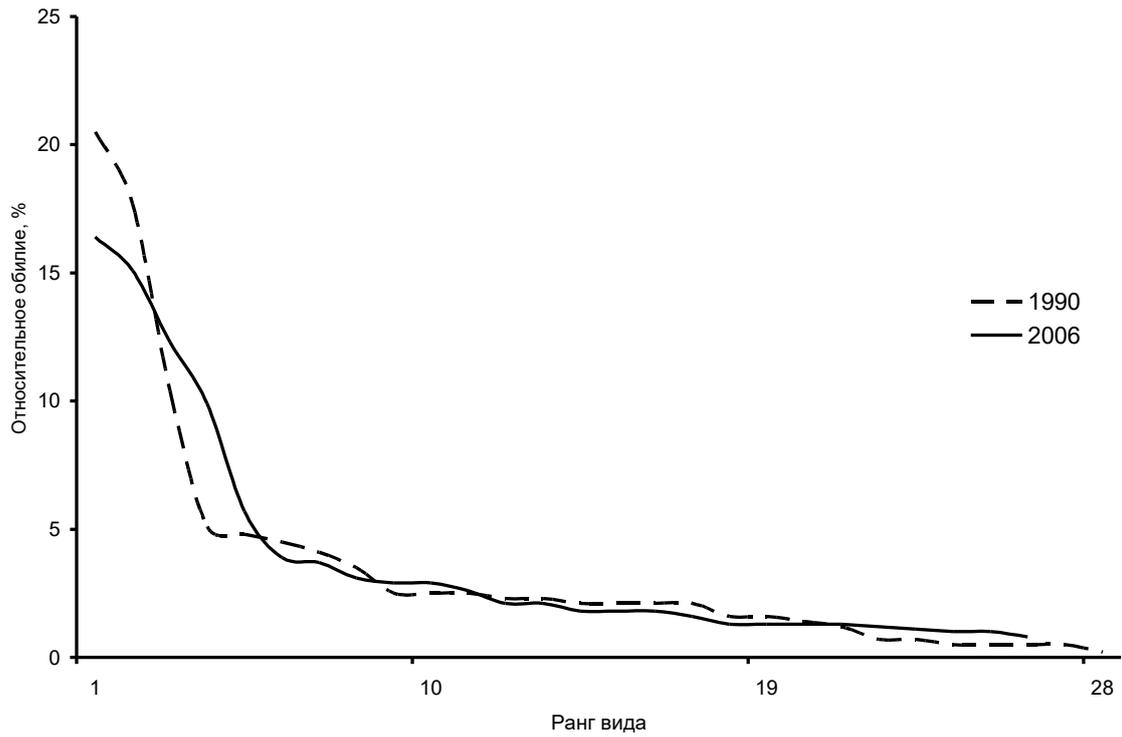
Уровень сходства видового состава дневных бабочек изучаемых болотных участков в 1990 г. составил 76,4 %, а с учетом численности – 82,5 %. Значения показателей инвентаризационного разнообразия на обоих болотах оказались сходны и в целом типичны для группировок булавоусых чешуекрылых таежных болот севера Русской равнины. Кривые «ранг/обилие видов» (рис. 84) более всего соответствовали модели логарифмически

Таблица 31 – Состав, относительное обилие (%) и уровень разнообразия видов булавоусых чешуекрылых на двух сфагновых болотах в окрестностях г. Ухты

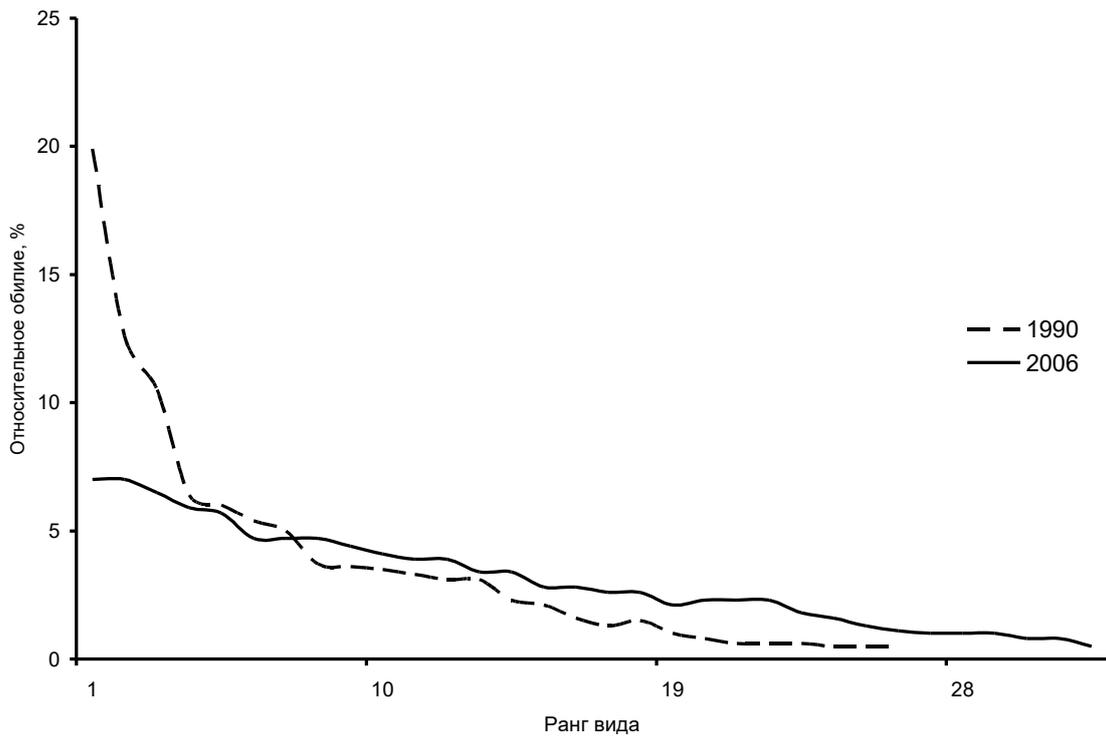
Названия видов	Первый (контрольный) участок								Второй участок							
	1990	1993	1994	1997	1998	2000	2005	2006	1990	1993	1994	1997	1998	2000	2005	2006
<i>Papilio machaon</i> L.	–	0,2	–	–	0,3	–	–	–	–	0,5	0,8	–	1,1	1,7	1,7	0,8
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	1,6	1,3	0,5	1,9	1,8	0,8	2,3	2,6	1,0	2,1	1,4	2,6	2,8	2,4	2,2	1,8
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	0,5	0,7	–	0,5	0,7	1,5	–	–	–	0,5	–	0,5	2,1	3,4	0,7	–
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	0,2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	1,4	1,2	0,5
<i>P. napi</i> (L.)	2,5	3,7	5,0	3,6	3,4	3,2	2,5	1,6	5,0	4,8	7,4	8,9	9,0	8,6	9,6	7,0
<i>P. rapae</i> (L.)	1,4	1,9	2,0	0,5	1,1	1,7	0,7	–	0,8	1,8	2,5	1,2	2,0	2,9	2,2	2,1
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2,3	2,7	1,6	2,4	3,5	2,8	2,8	1,8	3,1	2,1	2,0	1,9	2,3	1,7	1,2	1,6
<i>Colias palaeno</i> (L.)	17,7	16,9	18,9	19,0	17,5	16,8	19,7	15,1	12,6	10,1	12,1	8,5	6,4	8,6	7,4	5,7
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,7	0,3	–	–
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	10,4	13,1	10,9	18,1	13,1	14,3	16,8	16,4	10,5	13,6	9,7	13,0	11,3	8,8	5,7	4,7
<i>Lycaena helle</i> (L.)	2,1	1,7	2,9	2,4	0,7	1,1	0,6	1,3	2,3	2,3	1,0	2,4	2,2	1,8	1,9	–
<i>L. hippothoe</i> (L.)	1,2	0,8	1,9	1,4	0,5	1,3	0,5	2,1	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	2,3	4,3	1,8	2,1	2,9	1,9	2,3	2,9	2,1	2,3	0,6	1,4	1,6	1,9	3,2	5,9
<i>Plebejus argus</i> (L.)	–	–	0,4	0,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. optilete</i> (Knoch)	4,8	10,8	6,2	4,3	6,5	9,7	13,4	9,9	3,1	4,4	5,1	4,9	2,5	4,7	4,6	2,8
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	–	–	0,7	0,8	1,2	1,2	1,0
<i>A. nicias</i> (Meig.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,6	1,7	2,3
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	0,9	1,1
<i>Polyommatus semiargus</i> (Rott.)	0,5	1,3	–	0,7	1,3	1,3	0,8	1,2	–	–	–	–	1,1	1,6	5,2	7,0
<i>P. amandus</i> (Schn.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,7	2,3
<i>P. icarus</i> (Rott.)	–	–	–	–	–	0,4	1,1	2,1	–	–	–	–	–	0,5	4,2	3,9
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,6	0,9	–	0,6	2,3	2,7	3,8	1,9	1,8	2,9	0,8
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,5	2,8
<i>N. urticae</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,8	2,5	5,6	6,5
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	0,7	0,2	–	0,7	2,0	1,1	0,5	1,3	–	–	–	–	0,5	1,6	2,7	4,1
<i>Vanessa cardui</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,7	1,5	4,7
<i>Araschnia levana</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2,2	2,9	4,7
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	0,5	–	0,5	0,5	–	0,5	1,2	0,5	2,2	1,0

Продолжение таблицы 31

Названия видов	Первый (контрольный) участок								Второй участок							
	1990	1993	1994	1997	1998	2000	2005	2006	1990	1993	1994	1997	1998	2000	2005	2006
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	4,1	3,7	4,3	3,1	4,0	3,0	5,4	5,7	6,4	8,1	9,9	9,7	8,7	7,6	5,9	4,4
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	20,5	19,9	17,1	15,5	15,5	12,7	17,4	12,3	19,9	20,5	15,4	15,1	13,6	13,4	6,4	3,4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	1,6	0,7	1,4	2,4	2,3	1,0	2,6	1,3	6,0	5,1	1,6	2,6	1,5	0,5	–	–
<i>Clossiana angarensis</i> (Ersh.)	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	0,5	–	–	–	–	–	–
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	4,5	6,1	3,4	5,5	2,9	4,3	3,1	1,8	5,4	3,2	5,3	4,3	2,5	3,7	2,7	2,3
<i>C. selene</i> ([Den. Et Schiff.])	2,5	2,5	1,8	3,1	1,8	2,4	2,0	3,1	3,6	2,3	6,0	3,1	3,7	2,6	2,5	1,3
<i>C. freija</i> (Bckl.)	3,5	1,5	1,8	2,3	1,3	2,8	1,6	1,0	3,5	1,8	2,7	1,2	8,0	1,4	–	–
<i>C. frigga</i> (Bckl.)	0,5	0,7	0,3	0,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. titania</i> (Esp.)	2,1	1,2	1,3	2,4	1,5	0,5	1,5	1,3	1,6	1,1	1,3	1,4	1,3	0,5	0,9	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	2,5	1,9	2,3	1,2	1,1	4,3	–	1,0	3,7	3,2	1,6	1,4	0,3	0,7	–	–
<i>Erebia ligea</i> (L.)	0,7	–	0,9	–	1,2	0,6	–	1,8	1,3	–	1,8	0,5	2,3	1,5	1,0	3,9
<i>E. euryale</i> (Esp.)	–	–	2,7	–	1,8	1,5	–	1,1	0,6	–	2,5	–	3,1	1,8	–	2,6
<i>E. embla</i> (Bckl.)	2,1	–	2,5	–	4,5	3,3	–	2,9	–	6,2	–	7,8	–	–	2,0	–
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	5,1	–	3,4	0,2	1,9	3,4	–	3,9	3,3	–	3,9	–	1,8	1,6	2,4	3,4
<i>Cartherocephalus palaemon</i> (Pall.)	0,5	0,7	1,4	1,0	0,4	–	–	0,8	0,6	–	–	0,9	0,6	–	0,7	1,0
<i>S</i>	27	25	26	26	28	28	23	26	26	24	23	25	32	36	35	32
<i>D_{Mg}</i>	3,91	3,47	3,65	3,62	3,91	4,04	3,18	3,48	3,79	3,33	3,33	3,47	4,49	5,06	4,91	4,49
<i>H'</i>	2,71	2,58	2,71	2,64	2,80	2,85	2,48	2,77	2,75	2,71	2,81	2,78	3,03	3,17	3,32	3,28
<i>d</i>	0,20	0,20	0,20	0,19	0,18	0,16	0,19	0,17	0,21	0,21	0,15	0,15	0,14	0,13	0,09	0,07

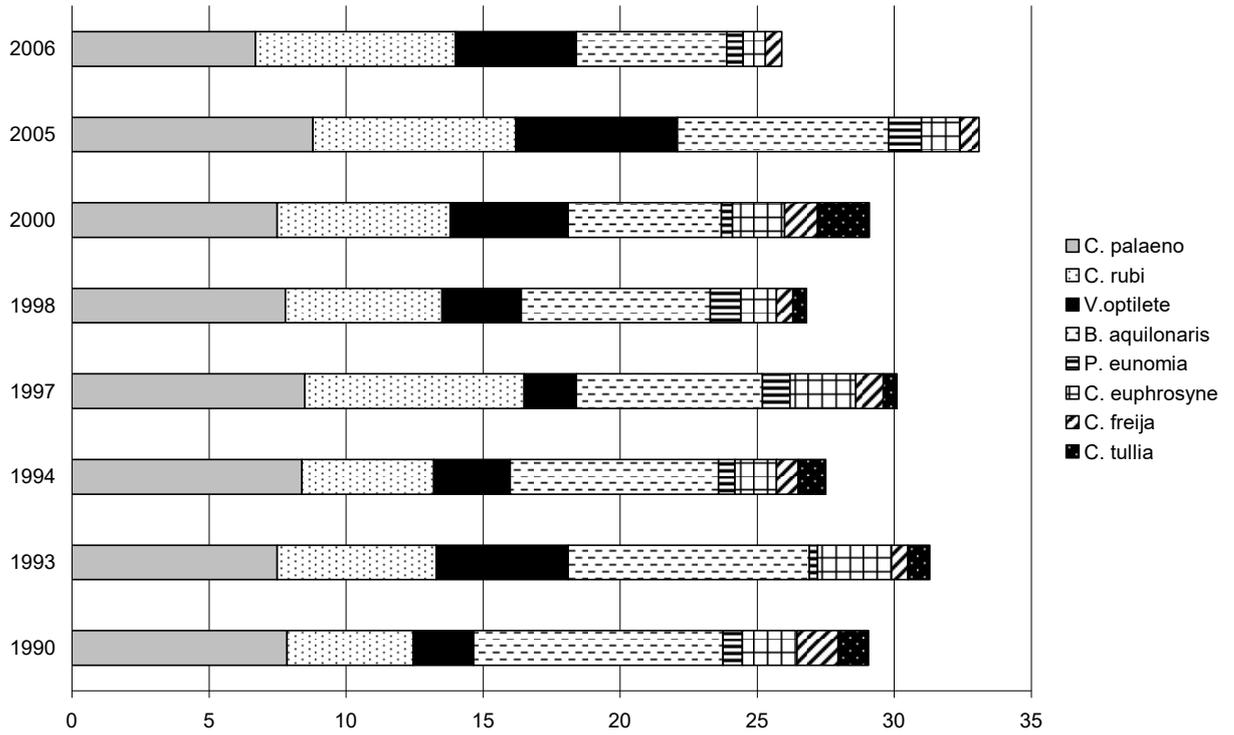


А.

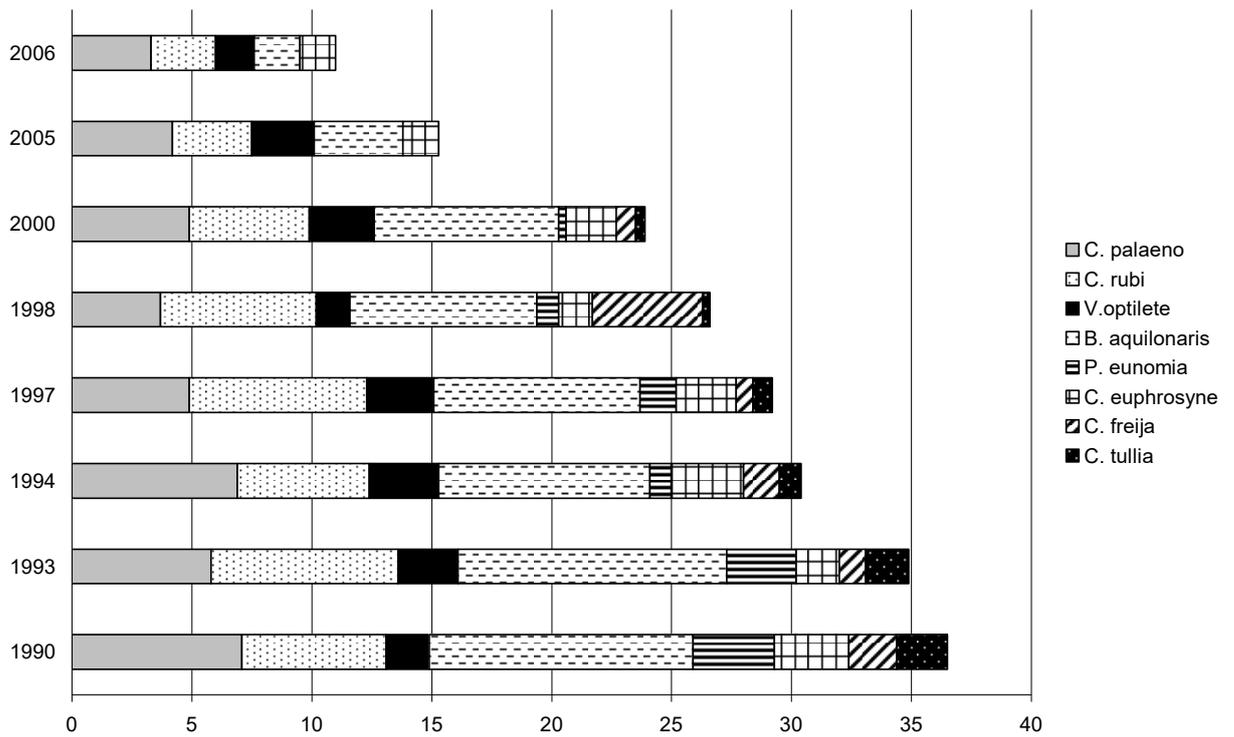


Б.

Рисунок 83 – Кривые рангового распределения видов булавоусых чешуекрылых на сфагновых болотах в начале и конце наблюдений. А – первый (контрольный) участок; Б – второй участок.



А.



Б.

Рисунок 84 – Динамика плотности наиболее характерных видов булавоусых чешуекрылых сфагновых болот в окрестностях г. Ухты. А – первый (контрольный) участок; Б – второй участок. По оси абсцисс обозначена плотность видов, экз./га, по оси ординат – годы наблюдений.

нормального распределения. В данном случае это может свидетельствовать о том, что в начале наблюдений население булавоусых чешуекрылых на обоих болотах имело сложившуюся и устойчивую структуру, основу которой составляли специфичные аркто-бореальные и бореально-гипоарктические виды.

Главное отличие представителей второй и третьей групп от постоянных обитателей заключается в том, что они неспецифичны для населения булавоусых чешуекрылых сфагновых болот. Их состав непостоянен и определяется характером рельефа местности, сочетанием различных растительных сообществ вокруг болота и др. случайными факторами.

Уровень сходства видового состава дневных бабочек изучаемых болотных участков в 1990 г. составил 76,4 %, а с учетом численности – 82,5 %. Значения показателей инвентаризационного разнообразия на обоих болотах оказались сходны и в целом типичны для группировок булавоусых чешуекрылых таежных болот севера Русской равнины. Кривые «ранг/обилие видов» (рис. 83) более всего соответствовали модели логарифмически нормального распределения. В данном случае это может свидетельствовать о том, что в начале наблюдений население булавоусых чешуекрылых на обоих болотах имело сложившуюся и устойчивую структуру, основу которой составляли специфичные аркто-бореальные и бореально-гипоарктические виды.

В последующие годы 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. 84). Например, заметно возросла плотность голубянок *Callophrys rubi* и *Plebeius optilete*, в то же время у перламутровок она стала ниже, а *Clossiana frigga* и *Coenonympha tullia* в последние годы не регистрировались совсем. Но в целом, показатели инвентаризационного разнообразия сохранились примерно на том же уровне, что и в начале наблюдений. Распределение видовых обилий по-прежнему соответствовало логнормальной модели. Уровень сходства видового состава дневных бабочек на данном участке в 1990 г. и 2006 г. составил 86,8 %, а с учетом численности – 75,3 %.

Совершенно иная картина наблюдалась на втором болоте. За период наблюдений исчезли (скорее всего, вымерли) некоторые гипоарктические виды: *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. angarensis*. Численность других характерных представителей болота, составлявших в начале наблюдений ядро топической группировки, заметно снизилось. Например, плотность перламутровки *Boloria aquilonaris*, являвшейся в 1990 г. самым многочисленным видом, стала меньше почти в шесть раз, а у *Colias palaeno* и *Callophrys rubi* – почти в три раза. В значительном количестве появились адвентивные виды из антропогенных ме-

стообитаний *Pieris brassicae*, *Nymphalis urticae*, *Araschnia levana*, *Vanessa cardui*, по обочинам дорог распространились опушечные и луговые мезофилы *Aricia artaxerxes*, *A. nicias*, *A. eumedon*, *Polyommatus semiargus*, *P. icarus*, *P. amanda* и дендро-тамнофилы *Aporia crataegi*, *Gonepteryx rhamni*.

Сходство видового состава булавоусых чешуекрылых на втором болотном участке в 1990 г. и 2006 г. составило 71,2 %, с учетом численности – 40,3 %, с контрольным участком в 2006 г. оно оказалось на уровне 66,7 % и 46,6 % для качественных и количественных данных соответственно. Обилия видов на втором болоте заметно выровнялись, так что четко выделить группу доминантов и субдоминантов стало затруднительно. Уровень инвентаризационного разнообразия булавоусых чешуекрылых формально повысился. Кривая «ранг/обилие видов» стала напоминать распределение по модели «разломанного стержня». Как известно, распределение по такому типу встречается в случаях, когда экологически однородная группа видов делит между собой случайным образом фиксированное количество какого-либо важнейшего ресурса, т.е. гиперпространство ниш поделено на соприкасающиеся, но не перекрывающиеся участки (Джиллер, 1988). В рассматриваемом случае это может свидетельствовать о снижении биоценотического значения болотных пациентов и о нарастающем влиянии адвентивных чешуекрылых.

Уменьшение численности постоянных болотных видов на втором участке связано, несомненно, с изменением в составе растительности, нарушением гидрологического режима и в определенной мере с механическим воздействием на субстрат (вытаптыванием) людьми. Усилению присутствия на болоте адвентивных видов во многом способствовало развитие инфраструктуры дачного поселка, окружающего болото, с огородами, мозаичными луговыми и рудеральными фитоценозами, зарослями различных кустарников и подросом деревьев. Известно, что в подобных условиях формируются особые комплексы булавоусых чешуекрылых антропогенных местообитаний с высоким уровнем видового богатства. Как правило, в их составе присутствуют эвритопные, экологически пластичные и конкурентно мощные виды, которые в благоприятной обстановке могут оказать значительное влияние на структуру населения дневных чешуекрылых коренных сообществ, а иногда даже выступать в роли виолентов.

Вероятно, определенную роль в изменении структуры населения булавоусых чешуекрылых на втором болоте сыграла и естественная динамика численности некоторых видов в районе исследований. Например, в 2005–2006 гг. сеница *Cononympha tullia* исчезла на этом участке, а также контрольном и во многих других местообитаниях. Обилие голубянки *Celastrina argiolus* в локальной фауне наоборот заметно выросло, кроме того, в последние годы у нее наблюдалось здесь полноценное второе (позднелетнее) поколение. Появ-

ление на болотах махаона (*Papilio machaon*) связано с общим увеличением его численности в таежной зоне Русской равнины в последние десятилетия. Существует несколько теорий естественной динамики численности (Викторов, 1971; Максимов, 1984), но ни одна из них не дает ей удовлетворительного объяснения. Связано это, прежде всего, с отсутствием данных о численности большинства видов за достаточно длительный период времени. Тем не менее, надо всегда помнить, что это явление имеет место, циклично и может затруднять анализ причин колебания обилия видов в природных сообществах, особенно испытывающих антропогенную нагрузку.

Таким образом, за 16 летний период времени 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 некоторое повышение инвентаризационного разнообразия видов, но совершенно очевидно, что здесь началась глубокая и уже необратимая трансформация характерной (устойчивой во времени и пространстве) для сфагновых болот региона структуры населения булавоусых чешуекрылых.

Проведённые мониторинговые наблюдения 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.

7.2 Фауна и население булавоусых чешуекрылых урбанизированных территорий

В настоящее время среди антропогенных и преобразованных человеком ландшафтов особое место занимают территории, занятые городской застройкой. Современные города и городские агломерации представляют собой многокомпонентные обитаемые комплексы с развитыми производственными, транспортными и бытовыми связями. Естественно, что все экосистемы, образованные и функционирующие в условиях интенсивной геоурбанизации, сильно трансформированы или деформированы по сравнению с исходными природными сообществами, являются квазиприродными или искусственными. Число экологических ниш в черте города в разы больше, чем в его окрестностях. Городская застройка нередко приводит к сочетанию на местности совершенно разнородных местообитаний, чего в естественных условиях никогда не наблюдается, поэтому внутри города

формируются очень динамичные и оригинальные по своей структуре и уровню видового разнообразия биогеоценозы (Клаустницер, 1990; Вершинин, 1990). Урбанизированные ландшафты «интересны своей «эволюционной молодостью», крайней мозаичностью, резким контрастом между урбоценозами и сохранившимися «островами» природных комплексов <...> Это предоставляет уникальные возможности для проведения исследований в сферах концепций динамики популяций, внутри- и межвидовых отношений, устойчивости сообществ» Морозов, 2009, с. 430).

Эколого-фаунистические исследования булавоусых чешуекрылых на урбанизированных территориях проводились весьма ограничено. обстоятельный обзор публикаций данной тематики сделали Л. Рамерез-Рестрепо и Я. Макгрегор-Форс [Ramirez-Restrepo, MacGregor-Fors, 2016]. Они проанализировали 173 работы, основанные на материалах из 37 стран и 110 городов в период с 1956 – 2015 гг. Из российских публикаций упомянуты лишь две статьи, посвященные городской фауне Papilionoidea г. Архангельска (Болотов, 2002) и г. Кемерово (Еремеева, Суцев, 2005). Правда, надо заметить, что первая статья касается не столько черты г. Архангельска, сколько его окрестностей, т.е. по сути, в ней характеризуется локальная фауна, а не фауна урбанизированной территории. Добавим к этим работам исследования булавоусых чешуекрылых в городской черте Санкт-Петербурга (Ленинграда) (Львовский, 1987) и многолетние наблюдения на территории Новосибирского Академгородка [Сергеев, Дубатов, 1987, Сергеев и др., 2013].

Мы попытались систематизировать и проанализировать накопленные сведения по булавоусым чешуекрылым, обитающим на территории трех самых крупных городов Республики Коми – Сыктывкара (население ~ 280 460 чел.), Ухты (~ 97 800 чел.) и Воркуты (~ 58 100 чел.). Выбор данных населенных пунктов был обусловлен также их географическим положением. Сыктывкар (61°40' с.ш., 50°49' в.д.) находится в южной части республики в подзоне средней тайги, Ухта (63°34' с.ш., 53°42' в.д.) – в центре региона на границе подзон средней и северной тайги, Воркута (67°30' с.ш., 64°02' в.д.) – заполярный город в подзоне южной тундры. Это позволяет охарактеризовать фауну и население булавоусых чешуекрылых урбанизированных территорий республики в разных природно-климатических условиях (Кулакова, Татаринов, 2019).

Эколого-фаунистические наблюдения за булавоусыми чешуекрылыми в городах Сыктывкаре и Ухте проводились авторами ежегодно в период с 1990 по 2018 гг., в г. Воркуте – в 1993, 1997, 2004, 2007–2010, 2012, 2015, 2018 гг. Специально подчеркнем, что в работе рассматриваются не локальные фауны европейского Северо-Востока России, обозначаемые по названиям этих городов (прил. 1), а собственно территории муниципальных образований. В Сыктывкаре это городская черта без обособленного Эжвинского района,

микрорайонов Кочпон и Чит, местечка Радиобиология, пригородных поселков Верхний и Нижний Чов, Заречье и др. В Ухте изучалась лепидоптерофауна города без пригородных поселков Югэр, Шудаяг и правобережной зоны с поселками Дежнево, Рабочий, УРМЗ, Приозерный, Ветлосян, Дальний. Исследования в г. Воркуте не затрагивали близлежащие поселки Советский, Октябрьский, Северный, Воргашор, Комсомольский, Заполярный.

Городские местообитания Б. Клаустницер (1990) подразделил на две основные группы: строения и прочие наземные местообитания. В строениях могут перезимовывать много таких видов булавоусых чешуекрылых, как *Gonepteryx rhamni*, *Nymphalis antiopa*, *N. urticae*, *N. io*, *N. xanthomelas*, *Polygonia c-album*. Но это неспецифичные и временные убежища видов, поэтому в работе подробно рассматриваются следующие категории городских наземных местообитаний чешуекрылых:

1. Плотно застроенные жилые территории: городские центры, «спальные» микрорайоны, районы старой застройки.

2. Транспортные зоны: крупные проезжие улицы и проспекты, автомобильные развязки, железные дороги и пр.

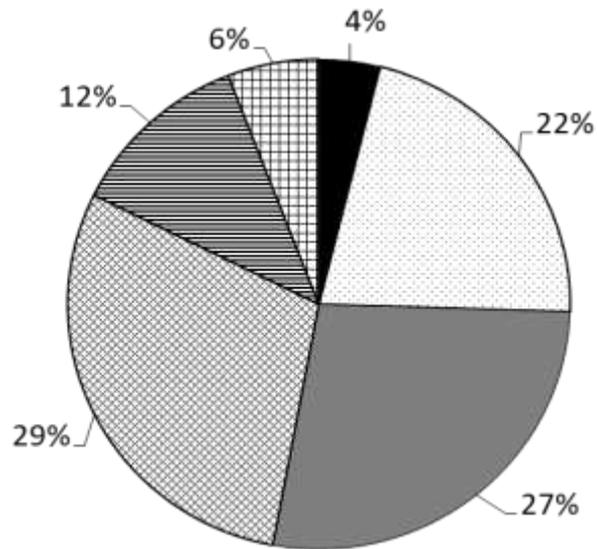
3. Пустыри и захламленные рудеральные территории: строительные, промышленные и транспортные свалки, открытые складские участки, пустующие площади вокруг разрушенных, заброшенных, режимных и охраняемых построек.

4. Озелененные городские территории: аллеи, скверы и парки, рекреационные зоны, частный сектор с приусадебными участками.

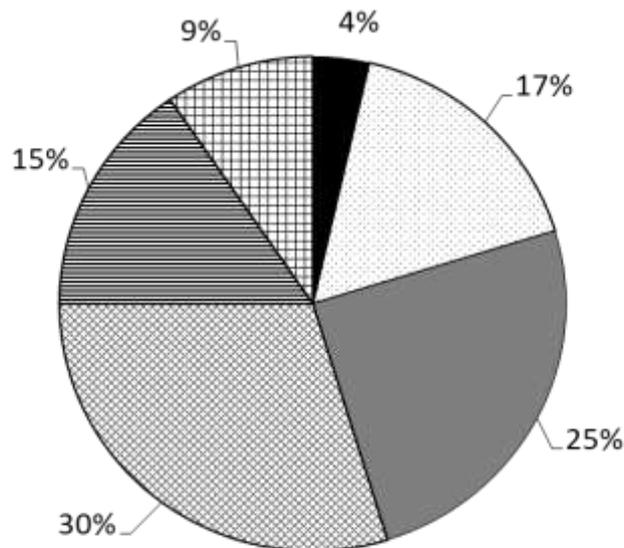
5. Остаточные негородские экосистемы: травяные лугоподобные участки, кустарниковые и древесные насаждения, сохранившиеся, преимущественно, на периферии города.

Время появления и характер обитания видов булавоусых чешуекрылых в городах Республики Коми различаются, но, по сути, все они являются адвентивными. Тем не менее, для описания разнокачественности городской фауны *Rhopalosera* их желательно разделить на разные категории. Виды, заселившие города задолго до начала наших наблюдений, возможно уже в первые десятилетия после даты их основания (конец XVIII в. для Сыктывкара, середина XX в. для Ухты и Воркуты), мы условно причисляем к коренным. Остальных классифицируем по схеме, аналогичной классификации адвентивных растений (Виноградова и др., 2010). Необионтами называем виды, которые проникли в городскую черту в период наших наблюдений, супернеобионтами – новейших вселенцев последних 10–15 лет. По степени натурализации в городской черте различаем: 1) эфемеробионтов – флуктуирующих видов, которые то появляются, то исчезают в урбоценозах; 2) эпекобионтов – видов, связанных в городе исключительно с захламленными рудеральными террито-

риями и пустырями, транспортными зонами; 3) колонобионтов – видов, прочно закрепившиеся в новых городских местообитаниях.



А.



■ Papilionidae	□ Pieridae	■ Lycaenidae
▨ Nymphalidae	▨ Satyridae	▨ Hesperiidae

Б.

Рисунок 85 – Удельный вес семейств в фаунах булавоусых чешуекрылых городской черты (А) и загородной зоны (Б) Сыктывкара.

Первые сведения о сыктывкарской фауне Papilionoidea были опубликованы К.Ф. Седых (Седых, 1972. 1974) и Л.П. Крыловой (Крылова, 1998), однако представленный в дан-

ных работах материал касался, в основном, окрестностей города. В городской черте Сыктывкара авторами данной статьи в общей сложности было отмечено 63 вида булавоусых чешуекрылых из шести семейств (табл. 32), что составляет 74,1 % сыктывкарской локальной фауны (рис. 85). Ежегодно, в течение всего периода наблюдений (29 лет) в городе регистрировались 33 вида. Семь из них определенно можно отнести к категории коренных. Белянки *Pieris napi*, *P. rapae*, голубянки *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*, нимфалиды *Nymphalis urticae*, *Polygonia c-album*, *Araschnia levana* стабильны по численности, фенологии, местам обитания, успешно и регулярно размножаются, проходят преимагинальное развитие, перезимовывают. Можно уверенно утверждать, что у названных видов в условиях г. Сыктывкара сложились и, очевидно, на протяжении уже многих десятилетий существуют устойчивые многолетние популяционные группировки. При высоких показателях относительного обилия и встречаемости именно они формируют «портрет» городской фауны Papilionoidea.

По всей видимости, коренными обитателями города или, по крайней мере, колонобионтами являются еще восемь представителей местной фауны булавоусых чешуекрылых. На всей площади городской застройки регулярно регистрируются имаго голубянок *Celastrina argiolus*, *Polyommatus amandus*, *Aricia artaxerxes*, *A. eumedon*, перламутровок *Brenthis ino*, *Clossiana selene*, крепкоголовок *Carterocephalus palaemon*, *C. silvicolus*, у этих видов здесь неоднократно наблюдалась кладка яиц, найдены гусеницы и куколки.

Часть видов к категории постоянно живущих в городской черте булавоусых чешуекрылых может причисляться только условно. Белянка *Anthocharis cardamines*, голубянки *Callophrys rubi*, *Lycaena virgaureae*, *L. hippothoe*, *Plebeius idas*, перламутровка *Clossiana euphrosyne*, сатириды *Aphantopus hyperantus*, *Erebia ligea*, *E. euryale*, толстоголовка *Pyrgus malvae* постоянно заселяют городские окраины, преимущественно, остаточные негородские экосистемы, которые через зеленые коридоры соединяются с пригородными местобитаниями. По этим участкам в период наблюдений проникли и расселились по территории города небионтные сатириды *P. aegeria*, *M. jurtina*, *H. lycaon*, толстоголовки *Hesperia comma*, *H. sylvanus*, *Thymelicus lineola*, *Th. sylvestris*.

Белянка *Aporia crataegi* встречается в городской черте регулярно, однако численность вида сильно колеблется год от года. Массовое размножение боярышницы наблюдалось здесь в 1990, 1991, 1998, 2000, 2009, 2012–2014 гг., а в 1993–1997, 2002, 2005, 2017–

Таблица 32 – Видовой состав и встречаемость булавоусых чешуекрылых в городской черте Сыктывкара, Ухты и Воркуты.

Название вида	Населенный пункт, годы наблюдений, баллы обилия и характер встречаемости		
	Сыктывкар	Ухта	Воркута
<i>Papilio machaon</i> L.	1990–2018: 2 рг / пр рзмн	1990–2018: 1–2 рг / пр рзмн	2007, 2012: 1 р
<i>Iphiclides podalirius</i> (L.)	2006, 2008, 2012–2015, 2017: 1 пр	–	–
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	1990–2018: 2–3 рг / рг рзмн	1990–2018: 2–3 рг	–
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1990–2018: 1–5 рг / рг рзмн, пр м рзмн	1990–2018: 1–5 рг / рг рзмн, пр м рзмн	2004: 1 р, 2012: 2 р
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	1990–2015: 1–2 пр / пр рзмн	–	–
<i>P. napi</i> (L.)	1990–2018: 5 рг / рг рзмн	1990–2018: 5 рг / рг рзмн	1993–2018: 3–5 рг / рг рзмн
<i>P. rapae</i> (L.)	1990–2018: 4–5 рг / рг рзмн	1990–2017: 2–3 рг / пр рзмн	1993–2018: 1 пр / р рзмн
<i>Pontia daplidice</i> (F.)	1990–2013: 1–2 пр / пр рзмн, 2014–2018: 2–3 рг / пр рзмн	2013–2018: 1 пр	–
<i>P. callidice</i> (Hbn.)	–	–	2018: 3 р / рзмн
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	1990–2018: 1–2 рг / пр рзмн	1990–2018: 2 рг	1993–2012: 1 пр
<i>Colias croceus</i> (Gfr.)	2009, 2017, 2018: 1 р	–	–
<i>C. hecla</i> Lfbv.	–	–	2004, 2012: 1 р
<i>C. hyale</i> (L.)	1990–2018: 1 рг / пр рзмн	1990–2018: 1 пр	–
<i>C. myrmidone</i> (Esp.)	2010: 1 р	–	–
<i>C. palaeno</i> (L.)	1990–2018: 1 рг	1990–2018: 1 рг	1993–2018: 2 рг
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	1990–2018: 3–4 рг	1990–2018: 1–3 рг	2018: 1 р
<i>Fixsenia pruni</i> (L.)	1998–2018: 1 пр	–	–
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	1990–2018: 1 рг / пр рзмн	1990–2018: 1 рг / пр рзмн	–
<i>Lycaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	1990–2018: 1 пр	1990–2018: 1 пр	1993, 2004, 2007: 1 р
<i>L. virgaureae</i> (L.)	1990–2018: 1–2 рг / пр рзмн	1990–2018: 1 пр	–
<i>L. hippothoe</i> (L.)	1990–2018: 1 рг / р рзмн	1990–2017: 1 рг	–
<i>L. dispar</i> (Haw.)	2014–2017: 1 пр	–	–
<i>Cupido argiades</i> (Pall.)	2015–2017: 1 пр	–	–
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	1990–2018: 2 рг / пр рзмн	1990–2018: 1–2 рг / пр рзмн	–

Продолжение таблицы 32.

Название вида	Населенный пункт, годы наблюдений, баллы обилия и характер встречаемости		
	Сыктывкар	Ухта	Воркута
<i>Glaucopsyshe alexis</i> (Poda)	2004–2018: 2–3 рг / рг рзмн	2013: 1 п	–
<i>Plebeius idas</i> (L.)	1990–2018: 2 рг / рг рзмн	1990–2018: 1 пр / пр рзмн	–
<i>P. argus</i> (L.)	1992–1998: 1 пр / пр рзмн	–	–
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	1990–2018: 2–3 рг / пр рзмн	1990–2018: 1 рг	–
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	1990–2018: 2–3 рг / пр рзмн	1990–2018: 1 рг / пр рзмн	–
<i>Polyommatus amandus</i> (Schn.)	1990–2018: 2 рг / пр рзмн	1990–2018: 1 рг	–
<i>P. icarus</i> (Rott.)	1990–2018: 4–5 рг / рг рзмн	1990–2018: 2–3 рг / пр рзмн	2007–2018: 1–2 пр / пр рзмн
<i>P. semiargus</i> (Rott.)	1990–2018: 4–5 рг / рг рзмн	1990–2018: 3–4 рг / рг рзмн	1993: 1 п; 2004–2018: 2–3 рг / рг рзмн
<i>Limenitis populi</i> (L.)	1990–2000: 2 пр; 2001–2018: 2–4 рг / рг рзмн	2013–2018: 1 пр	–
<i>Neptis rivularis</i> (Scop.)	1991, 2013: 1 п	–	–
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	1994–2017: 1–2 пр	2013, 2017: 1 п	–
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	1990–2017: 1 пр	1990–2017: 1 пр	–
<i>Issoria lathonia</i> (L.)	2000–2015: 1 пр	–	–
<i>Brenthis ino</i> (L.)	1990–2017: 1–3 рг / пр рзмн	1990–2017: 1 пр	–
<i>Clossiana selene</i> ([Den. et Schiff.])	1990–2018: 2 рг / пр рзмн	1990–2018: 1–2 рг	1993–2018: 1 пр
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	1990–2018: 1–2 рг / пр рзмн	1990–2017: 1 пр	–
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	1990–2018: 1–2 рг	1990–2018: 1–2 рг	2004, 2012, 2017: 1 п
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)	2012–2014: 3–5 рг / р м рзмн (2013), 2015–2016: 1 п	2013: 5, р м рзмн; 2014–2016: 1 пр	2004–2018: 1 пр
<i>N. urticae</i> (L.)	1990–2018: 4–5 рг / рг рзмн	1990–2018: 4–5 рг / рг рзмн	1993, 2004–2018: 1 пр / пр рзмн
<i>N. io</i> (L.)	1998–2018: 1–2 пр / пр рзмн	–	–
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	1990–2018: 1 рг / рг рзмн	1990–2018: 1 рг	–
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	1990–2017: 1–2 пр / пр рзмн; 2018: 5, м рзмн	1990–2017: 1 пр; 2018: 5, м рзмн	2018: 2
<i>V. cardui</i> (L.)	1990–2018: 1–5 пр / пр рзмн	1990–2018: 1–4 рг / пр рзмн	1993–2018: 1–3 пр / пр рзмн (2009, 2010)

Продолжение таблицы 32

Название вида	Населенный пункт, годы наблюдений, баллы обилия и характер встречаемости		
	Сыктывкар	Ухта	Воркута
<i>Araschnia levana</i> (L.)	1990–2018: 1–2 рг / рг рзмн	1990–2018: 1 рг / пр рзмн	–
<i>Melitaea athalia</i> (Rott.)	1998–2018: 1 пр	+	–
<i>Pararge aegeria</i> (L.)	2011–2017: 1 пр	–	–
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	1990–2018: 1 пр	1990–2017: 1 пр	–
<i>Coenonympha glycerion</i> (Brkh.)	1990–2018: 1 пр	–	–
<i>C. tullia</i> (Müll.)	+	+	1993–2018: 2–3 рг / рг рзмн
<i>Maniola jurtina</i> (L.)	2000–2018: 1–2 пр / пр рзмн	–	–
<i>Hyponephele lycaon</i> (Hbn.)	2018: 1	–	–
<i>Aphantopus hyperantus</i> (L.)	1990–2018: 1–2 рг / пр рзмн	–	–
<i>Erebia ligea</i> (L.)	1990–2018: 2 рг / пр рзмн	1990–2018: 1–3 рг / рг рзмн	–
<i>E. euryale</i> (Esp.)	1990–2018: 2 рг / пр рзмн	1990–2018 (чётные гг.): 2–3 рг, /рг рзмн	1993–2018: 2–3 рг / рг рзмн
<i>E. disa</i> (Thnb.)	–	–	1993–2018: 1 рг / пр рзмн
<i>E. embla</i> (Thnb.)	–	+	2004, 2007, 2012: 1 рг
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	–	–	2004–2017: 1 пр
<i>P. malvae</i> (L.)	1990–2018: 1 рг / пр рзмн	+	–
<i>Cartherocephalus palaemon</i> (Pall.)	1990–2018: 2 рг / пр рзмн	1990–2018: 1–2 рг / пр рзмн	2007, 2012, 2018: 1р
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	1990–2018: 1 рг / пр рзмн	1990–2018: 1 рг	–
<i>Hesperia comma</i> (L.)	2013–2018: 1 пр	+	–
<i>H. sylvanus</i> (Hbn.)	2013–2018: 1–2 рг / пр рзмн	+	–
<i>Thymelicus lineola</i> (Ocsch.)	2000–2018: 2–3 рг / пр рзмн	+	–
<i>Th. sylvestris</i> (Poda)	2010–2018: 2–3 рг / пр рзмн	–	–

Условные обозначения: 1 – до пяти бабочек (имаго) за сезон, 2 – от 5 до 10 бабочек за сезон, 3 – до 20–30 бабочек за сезон, 4 – до 50 бабочек за сезон, 5 – более 50 бабочек за сезон. Встречи: р – единичные, пр – периодические (не ежегодные), рг – регулярные (ежегодные). Размножение (спаривание, кладка яиц, гусеницы, куколки): рг рзмн – регулярно фиксируемые случаи размножения, р, пр рзмн – единичные и периодически фиксируемые случаи размножения; р, пр м рзмн – единичные и периодически фиксируемые случаи массового размножения. + – вид регулярно встречается в местообитаниях пригородной зоны, поэтому с большой долей вероятности может быть отмечен в черте города.

Таблица 33 – «Таксономический портрет» фауны булавоусых чешуекрылых городской черты Сыктывкара.

Зоны многолетних наблюдений, площадь км ²	Видовая плотность, вид/км ²	Фоновые виды	Дифференцирующие виды
Ж/д полотно, ЦВК, 0,04	11	<i>Pieris napi</i> , <i>Aporia crataegi</i> , <i>Gonepteryx rhamni</i> , <i>Nymphalis urticae</i> , <i>Polygonia c-album</i> , <i>Polyommatus icarus</i> , <i>P. semiargus</i> .	<i>Lycaena dispar</i> , <i>Cupido argiades</i> , <i>Glaucopsyche alexis</i> , <i>Lasiommata maera</i> , <i>Carterocephalus palaemon</i> , <i>C. sylvicolus</i> /
Набережная часть городского парка им. С.М. Кирова, 0,025	6	<i>P. napi</i> , <i>A. crataegi</i> , <i>G. rhamni</i> , <i>N. urticae</i> .	<i>Fixsenia pruni</i> , <i>Neptis rivularis</i> , <i>Pararge aegeria</i> .
Территория Коми Республиканской Клинической больницы ул. Гаражная, 0,035	4	<i>P. napi</i> , <i>N. urticae</i> .	<i>Leptidea sinapis</i> , <i>Callophrys rubi</i> , <i>Pyrgus malvae</i> .

2019 гг. встречались лишь единичные особи. Вспышки массового размножения в период наблюдений были зафиксированы также у нимфалид *Nymphalis xanthomelas*, *Vanessa atalanta*, *V. cardui*. Особенно многочисленным был адмирал *V. atalanta* в 2018 г., плотность имаго в последней декаде июля – первой декаде августа в городской черте доходила 300 экз./га и более. В 2019 г. здесь не было зафиксировано ни одной особи вида. У репейницы *V. cardui* вспышки размножения регистрировались неоднократно, самой массовой была в 2009 г., когда плотность имаго в середине августа в городской черте достигала 210 экз./га.

Особую группу видов-новоселов (супернеобионтов) г. Сыктывкара образуют голубянки *Lycaena dispar*, *Cupido argiades*, *Glaucopsyche alexis*. Два первых вида появились здесь лишь в последние пять лет, третий был обнаружен еще в 50-х гг. прошлого столетия (Седых, 1974), но затем вплоть до 2004 г. не регистрировался. Специально отметим, что местообитаний данных голубянок за пределами городской черты (в рамках сыктывкарской локальной фауны) пока не выявлено. В городской черте это ярко выраженные эпекобионты (см. ниже). Лишь в 2019 г. немногочисленные особи голубянки *G. alexis* были впервые обнаружены на нескольких разнотравных и клеверных лугах загородной зоны. Таким образом, этот вид может стать агриобионтным видом, из городских местообитаний внедрившимся в состав естественных топических группировок Papilionoidea.

В черте города с 2006 г. стал встречаться хвостоносец *Iphiclides podalirius*, не исключено, что здесь он стал размножаться, развиваться на яблонях в частном секторе и успешно перезимовывать, что наблюдается в последние десятилетия в южных районах Республики Коми (Татаринов, 2016).

На пустырях и захламленных участках промышленных и транспортных зон Сыктывкара впервые в регионе были обнаружены суббореальные желтушки *Colias croceus*, *C. myrmidone*. Последний вид был встречен лишь однажды, а желтушка *C. croceus* уже неоднократно, но случаев размножения пока не регистрировалось.

Оставшиеся не перечисленными из табличного списка виды булавоусых чешуекрылых относятся к категории эфемеробионтов, т.к. залетают в зону городской застройки лишь периодически, единично или в очень небольшой численности и, как правило, здесь не размножаются.

Территориальное размещение булавоусых чешуекрылых в городской черте Сыктывкара неравномерное, однако, фрагментированным его назвать нельзя. Дневные бабочки встречаются на всей площади города, но в разной численности и встречаемости. Наименее заселенными являются плотно застроенные жилые территории, особенно «спальные» районы многоэтажных домов, где условия для постоянного обитания чешуекрылых практически отсутствуют. В «частных» секторах и кварталах старой одно-двух этажной домовой застройки, которые в городе занимают еще значительные площади, дневных чешуекрылых встречается больше. Здесь они связаны в основном с огородно-садовыми участками (беянки *Pieris napi*, *P. rapae*, *P. brassicae*, *Aporia crataegi*), пустырями, заросшими крапивой, бодяком, чертополохом (нимфалиды *Nymphalis urticae*, *Polygonia c-album*, *Araschnia levana*). Однако устойчивых по составу и структуре доминирования группировок в этих местообитаниях не формируется. Подавляющее большинство видов здесь встречено на пролете или во время кормления нектаром в посадках с цветущими растениями, поэтому организация многолетних наблюдений не представляется перспективной.

Основное разнообразие видов Papilionoidea в г. Сыктывкаре сконцентрировано в местах зеленых насаждений, на пустырях и в остаточных негородских экосистемах. Для долговременного мониторинга за составом и динамикой населения булавоусых чешуекрылых были выбраны три зоны (табл. 33). Одна из них располагается вдоль ж.-д. ветки, по которой снабжаются продовольственные и промышленные базы и склады города в районе бывшего мелькомбината и центральной водонагревательной котельной (ЦВК). Обочины полотна здесь заняты рудеральными растительными сообществами из различных злаков, бобовых, астровых, зонтичных, крестоцветных, лютиковых, сохранились небольшие участки древесно-кустарниковых насаждений из различных ив, ольхи, рябины, подрастающих осин и берез, малины, жимолости. Таким образом, выбранная для многолетних наблюдений территория включает транспортную зону, пустыри и захламленные рудеральные участки и остаточные негородские экосистемы.

За период исследований в зоне ЦВК было отмечено 44 вида Papilionoidea, включая разовые регистрации единичных особей. По численности ежегодно доминировали белянка *Pieris napi*, нимфалиды *Nymphalis urticae*, *Polygonia c-album*, голубянки *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*. С 2011 по 2014 гг. в число фоновых видов входила голубянка *G. alexis*, которая именно здесь была впервые зарегистрирована в 2004 г. и с этого времени значительно увеличила свою численность. По учетам 2005 г. в пик лёта плотность имаго составляла около 5,5 экз./га, самые высокие показатели были зафиксированы в 2013 г. – 29,5 экз./га. Данная территория является единственным местонахождением в городе и двух других супернеобионтных голубянок *Lycaena dispar*, *Celastrina argiades*. К числу дифференцирующих видов принадлежат также буроглазка *Lasiommata maera* и крепкоголовки *Carterocephalus palaemon*, *C. silvicolus*, которые фиксируются только в этой зоне в течение двух с половиной десятилетий. Постоянными обитателями данных местообитаний являются еще 11 представителей надсемейства – беляночка *Leptidea sinapis*, голубянки *Callophrys rubi*, *Lycaena virgaureae*, *Celastrina argiolus*, *Polyommatus amanda*, нимфалиды *Araschnia levana*, *Clossiana selene*, сатир *Aphantopus hyperantus*, толстоголовки *Pyrgus malvae*, *Carterocephalus palaemon*, *C. silvicolus*. В общем, ж.-д. полотно вдоль мелькомбината и ЦВК можно охарактеризовать как самый богатый дневными бабочками район, в котором сконцентрировано около 70 % видового состава городской фауны. На одном гектаре в 2013 г. за один учет здесь можно было встретить более десятка видов. Однако с 2014 г. обочины ж.-д. полотна стали обрабатывать хим. реактивами, подавляющими рост рудеральной растительности, а само полотно было усилено толстым слоем щебня, что в конечном итоге сказалось на разнообразии и численности видов Papilionoidea. Плотность голубянки *Polyommatus semiargus* в период 2013–2017 гг. снизилась в два раза (с 41,7 до 19,8 экз./га), голубянки *P. icarus* – 2,5 раза (с 27,2 до 10,9 экз./га). В 2017 г. в зоне наблюдений было зарегистрировано всего 7 экз. голубянки *G. alexis*, однако в 2018 г. ее плотность вновь увеличилась и составила 11,3 экз./га.

Второй зоной многолетних наблюдений за булавоусыми чешуекрылыми в городской черте Сыктывкара является городской парк им. С.М. Кирова и его ближайшие окрестности. В данном районе можно выделить две категории местообитаний – озелененные городские территории и остаточные негородские экосистемы. За период исследований здесь в общей сложности было зарегистрировано 23 представителя надсемейства (36,5 % состава городской фауны), из которых постоянными обитателями являются 11 видов: белянки *Leptidea sinapis*, *Aporia crataegi*, *Pieris napi*, *Gonepteryx rhamni*, голубянки *Celastrina argiolus*, *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*, нимфалиды *Brenthis ino*, *Clossiana selene*, *Nymphalis urticae*, толстоголовка *Carterocephalus palaemon*. Ежегодно в течение всего периода

наблюдений по численности доминировали лишь два эврибионтных «портретных» городских вида – брюквенница (*Pieris napi*) и крапивница (*Nymphalis urticae*), плотность которых колебалась в пределах 25–35 экз./га и 19–26 экз./га соответственно. В годы массового размножения в лидеры по обилию выходила боярышница (*Aporia crataegi*), например, в 2013 г. в пик лёта плотность имаго составила 244 экз./га. Большинство видов *Rhopaloscega* было зарегистрировано в остаточных негородских экосистемах вдоль набережной р. Сысолы. В самом парке бабочки, посещающие цветы на газонах и клумбах, обычно они принадлежат к фоновым видам *P. napi*, *N. urticae*, *Gonepteryx rhamni*. К сожалению, с 2016 г. в связи с началом работ по благоустройству набережной р. Сысолы наблюдения за населением булавоусых чешуекрылых в городском парке пришлось приостановить.

Третьей мониторинговой зоной в городской черте Сыктывкара служит район Коми Республиканской Клинической больницы и прилегающая территория вдоль ул. Гаражной. По уровню видового разнообразия *Papilionoidea* она значительно уступает двум другим. За весь период исследований здесь отмечено всего 16 видов (25,4 % состава городской фауны). Население дневных чешуекрылых этой зоны формируется во многом за счет миграции видов из примыкающих зеленых насаждений и остаточных негородских экосистем (Мичуринский парк, центральное городское кладбище, аллеи и лесной массив вдоль ул. Димитрова). Постоянными обитателями аллей и скверов можно уверенно назвать лишь виды, которые лидируют по численности и встречаемости на всей территории города: брюквенницу *Pieris napi* и крапивницу *Nymphalis urticae*. Регулярно также встречаются белянки *Leptidea sinapis*, *Pieris rapae*, *Gonepteryx rhamni*, голубянки *Callophrys rubi*, *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*, пестрокрыльница *Araschnia levana*, толстоголовка *Carterocephalus palaemon*, а с 2013 г. еще голубянка *Celastrina argiolus* и толстоголовка *Hesperia sylvanus*. Еще четыре вида – белянка *Anthocharis cardamines*, голубянка *Polyommatus amandus*, перламутровка *Clossiana selene*, толстоголовка *Pyrgus malvae*, являются эфемеробионтами с различной встречаемостью и численностью.

Широтное положение г. Сыктывкара позволяет вполне адекватно сравнить его население булавоусых чешуекрылых с такими урбанизированными территориями как Санкт-Петербург, Новосибирский Академгородок и Кемерово. По видовому богатству *Papilionoidea* он занимает промежуточное положение между городом диффузного типа (Академгородок), в котором за четыре десятилетия наблюдений зарегистрировано более 100 видов (Сергеев, Дубатолов, 1988; Костерин и др., 2007; Сергеев и др., 2013), и мегаполисом (Санкт-Петербург), где более 30 лет назад было отмечено всего 34 представителя изучаемой группы чешуекрылых (Львовский, 1987). По данному показателю Сыктывкар нахо-

дится на одном уровне с крупным промышленным центром – г. Кемерово (Сушев, 2000; Еремеева, Сушев, 2005).

Несмотря на значительный разброс в географическом положении, общим признаком всех означенных городов является безусловное лидерство в населении булавоусых чешуекрылых подвижных и экологически пластичных видов, таких как белянки *Pieris napi*, *P. rarae*, крапивница *Nymphalis urticae*. Они широко распространены не только на озелененных территориях, в остаточных негородских экосистемах и рудеральных стациях, но активно осваивают и участки плотной жилой застройки, формируя, таким образом, дневной «портрет» городской лепидоптерофауны. Весьма высокие адаптивные возможности, судя по численности и встречаемости, в городской черте демонстрируют многие луговые виды, например, голубянки *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*, дендрофилы *Aporia crataegi*, *Gonepteryx rhamni* и др., что можно объяснить заметным участием в сложении растительного покрова урбоценозов бобовых трав, розоцветных деревьев и кустарников, а также широкой представленностью этих чешуекрылых в пригородных местообитаниях.

Естественно, что уровень видового разнообразия булавоусых чешуекрылых на городской территории диффузного типа, где сохраняется много остаточных природных экосистем, выше, чем в мегаполисе, в котором озелененные зоны десятилетиями и даже веками регулируются человеком, а связи с пригородными местообитаниями практически прерваны значительными площадями плотной жилой застройки, историческими архитектурными комплексами, транспортной и промышленной инфраструктурой. Сыктывкарская городская среда пока остается достаточно благоприятной для освоения булавоусыми чешуекрылыми. Об этом свидетельствует уровень видового богатства группы, устойчивость формирующихся таксоценов, плотность многих видов близка к показателям численности в Новосибирском Академгородке, который в данном случае вполне допустимо рассматривать в качестве контрольной территории.

В Ухте у нас не было возможности организовать многолетний мониторинг численности и встречаемости видов на учетных площадках. Однако ежегодные с 1990 г. наблюдения за отдельными фенологическими аспектами лёта имаго позволили сформировать цельное представление о разнообразии и структуре местных урбоценозов. В состав фауны булавоусых чешуекрылых городской черты Ухты нами включено 40 видов (52,6 % ухтинской локальной фауны). Основными местами концентрации видов здесь являются озелененные городские территории: парк Культуры и Отдыха и Детский парк. В парке КиО за период исследований зарегистрировано 22 вида, из которых постоянными обитателями можно признать лишь белянку *Pieris napi* (средняя плотность весенне-раннелетнего поколения $21,6 \pm 6,8$ экз./га, позднелетнего – $12,2 \pm 5,4$ экз./га), голубянок *Polyommatus icarus*

(14,5±4,7 экз./га), *P. semiargus* (19,5±6,9 экз./га), нимфалид *Nymphalis urticae* (16,1±2,3 экз./га), *Araschnia levana* (6,5±1,4 экз./га). Встречаемость и обилие перечисленных видов обеспечивает мозаика клеверно-нивяниковых, злаково-разнотравных ассоциаций, псевдоопушечных местообитаний на окрайках древесных насаждений, пустырями, поросшими рудеральным разнотравьем, и большой площадью цветочных газонов.

На территории парка КиО также регулярно встречаются голубянки *Aricia artaxerxes*, *A. eumedon*, углокрыльница *Polygonia c-album*, перламутровки *Speyeria aglaja*, *Brenthis ino*, *Clossiana selene*, чернушки *Erebia ligea*, *E. euryale*, однако заметные колебания численности в разные годы наблюдений дают повод считать, что бабочки данных видов проникают в черту города по прибрежным местообитаниям р. Чибью, которая пересекает парк и впадает на его окраине в р. Ухту. К категории эфемеробионтов надо относить периодически регистрируемых в парке белянок *Pieris rapae*, *Aporia crataegi*, *Anthocharis cardamines*, *Gonepteryx rhamni*, голубянок *Callophrys rubi*, *Polygonia amandus*, перламутровок *Argynnis paphia*, *Clossiana selene*, буроглазку *Lasiommata petropolitana*, крепкоголовку *Carterocephalus palaemon*. В данную зону они также проникают из пригородных местообитаний по зеленым коридорам вдоль русла р. Чибью. На цветочных газонах периодически кормятся пролетающие бабочки парусника *Papilio machaon*, ванесс *Vanessa cardui*, *V. atalanta*. В парке КиО отмечены два супернеобионта городской черты. С 2013 г. в насаждениях тополя и остаточных негородских экосистемах с участием осины встречается ленточник *Limenitis populi*, который достиг широты Ухты только в 1991 г. На клеверных участках с 2016 г. держится голубянка *Glaucopsyche alexis*, впервые обнаруженная в окрестностях города в 2013 г.

Зеленая зона Детского городского парка Ухты засажена, в основном, соснами, поэтому дневные бабочки здесь немногочисленны, виды встречаются спорадически и структурированных группировок не образуют. Как и в других районах города, здесь чаще всего можно обнаружить имаго эвритопных белянок *Pieris napi*, *Aporia crataegi*, крапивницы *Nymphalis urticae*.

На большей части городской застройки Ухты булавоусые чешуекрылые не демонстрируют какой-либо агрегированности по местообитаниям и зонам, поэтому говорить о структурно сформировавшемся населении урбоценозов здесь пока не приходится. Плотнo застроенные жилые кварталы, небольшой по площади частный сектор и интенсивно используемые транспортные и промышленные зоны не благоприятствуют постоянному обитанию видов. В настоящее время городская фауна Papilionoidea представляет деформированный вариант ухтинской локальной фауны. Основные миграционные пути дневных бабочек проходят по долине р. Ухты и прибрежным местообитаниям р. Чибью, а также со

стороны коттеджного поселка «Земляничная поляна», окруженного обширной сетью агроценозов и остаточных лесных насаждений, вдоль линейных коммуникационных сооружений (ЛЭП, нефте-, газопроводов, автотрассы Сыктывкар – Нарьян-Мар и ж.-д. ветки Котлас – Воркута).

В городской черте Воркуты в общей сложности было зарегистрировано 38 видов булавоусых чешуекрылых, что составляет 86,3 % воркутинской локальной фауны. Как и в Ухте, нам не удалось организовать многолетний мониторинг численности и встречаемости видов на учетных площадках в разных зонах города. Однако, учитывая, слабую выраженность смены фенологических аспектов и короткие сроки лёта имаго в условиях Заполярья (Татаринов. Долгин, 2001), можно уверенно утверждать, что наблюдения с последней декады июня до начала августа в течение десяти сезонов позволили установить состав и структуру городской фауны Papilionoidea в полном объеме.

Основными местообитаниями булавоусых чешуекрылых в Воркуте служат травянистые ивняки, разнотравные и злаково-разнотравные луговины, участки с сорной и рудеральной травянистой растительностью на пустырях, вдоль хозяйственных коммуникаций, на месте разрушенных и заброшенных строений. Подобные станции представлены очень широко, занимая около 20 % площади обследованной городской территории. В 2004 г. в период с 30 июня по 10 июля, а также 4–16 июля 2007 г. на восьми линейных площадках, заложенных на левобережье р. Воркуты в районе стадиона «Юбилейный» (I), вдоль улиц Станционная (II), Автозаводская (III), Транспортная (IV), Тиманская (V) и в городском парке (VI) были проведены количественные учеты имаго, результаты которых представлены в таблице 3. В остальные годы на данных участках также осуществлялись периодические наблюдения за составом и численностью булавоусых чешуекрылых.

Было установлено, что в городских местообитаниях Воркуты преимущественно сохраняется структура населения булавоусых чешуекрылых, свойственная интразональным сообществам Большеземельской тундры и Полярного Предуралья. В черте города отмечено лишь повсеместное и заметное повышение численности белянки *Pieris napi*, которая в естественных местообитаниях тундры не всегда входит в число фоновых видов. Характерными элементами городской фауны являются также крапивница *Nymphalis urticae*, небионтные голубянки *Polyommatus icarus* и *P. semiargus*, проникшие в черту города в последнее десятилетие 20 в. и сейчас значительно потеснившие на разнотравных луговинах и рудеральных участках местного представителя рода – *P. eros taymirensis*.

В условиях заполярного климата и сложившейся городской инфраструктуры в некоторых зонах Воркуты сохранились участки ерничково-ивняковой тундры. Несмотря на относительно небольшие занимаемые площади эти остаточные негородские экосистемы

служат местообитаниями большого числа булавоусых чешуекрылых. Здесь обнаружены практически все виды тундровой преференции, обитающие в пределах воркутинской локальной фауны. Как и в загородных ерниково-ивняковых тундрах по численности доминируют представители гипоарктического ландшафтно-зонального комплекса: желтушка *Colias palaeno*, голубянка *Plebeius optilete*, перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, чернушка *Erebia disa*.

За многолетний период наблюдений в населении булавоусых чешуекрылых воркутинских урбоценозов значительных изменений не произошло. Увеличилась численность белянки *Pieris napi*, голубянок *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*. В годы массового размножения в город в большой численности мигрировали бабочки белянок *Aporia crataegi* (2012 г.), *Pontia callidice* (2018 г.), ванесс *Vanessa atalanta* (2018 г.), *V. cardui* (2009 г.). Обилие и встречаемость большинства обнаруженных видов сохранялось примерно на одном уровне, имевшие место флуктуации в целом соответствовали многолетнему обороту и псевдообороту их популяционных группировок в рамках фауны Rhopalocera южнотундровой провинции Полярного Урала.

Многолетние наблюдения за составом, численностью и встречаемостью булавоусых чешуекрылых на трех крупнейших урбанизированных территориях Республики Коми позволили получить общее представление о путях формирования и устойчивости населения этой таксономической группы в разных природно-климатических условиях и при разных сценариях развития городской среды.

Фауна булавоусых чешуекрылых в черте Сыктывкара беднее, а структура населения заметно проще, чем в окрестных естественных местообитаниях. Тем не менее, во многих урбоценозах уже наметилась тенденция к образованию «городских» группировок видов, отличных от топических комплексов дневных бабочек средней тайги северо-востока Русской равнины. В целом можно заключить, что городской ландшафт Сыктывкара представляет относительно благоприятные условия для длительного и успешного существования многих видов булавоусых чешуекрылых. Этому способствует развитая сеть зеленых насаждений, крупный по площади частный сектор, близость к речным артериям (Сысола, Вычегда) с разнообразными пойменными сообществами и обширные пригородные агроценозы. Пригодными для устойчивого существования видов Papilionoidea служат многочисленные пустыри, захлащенные и заросшие рудеральной растительностью территории заброшенных или мало используемых промышленных объектов, гаражных массивов, спортивных комплексов, ж.-д. линии и т.д. По степени натурализации, т.е. уровню адаптивности к условиям городской среды, более половины видов булавоусых чешуекры-

лых Сыктывкара являются спорадическими мигрантами, эфемеробионтами, эпекобионтами и лишь четверть видов может считаться коренными или колонобионтами.

Фауна и население *Papilionoidea* городской черты Ухты не отличается оригинальностью. Характер домово́й застройки, расположение транспортных и «зеленых» зон не способствуют формированию особых видовых комплексов в местных урбоценозах. Виды булавоусых чешуекрылых на территории города распределены диффузно и большей частью случайно. 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.

Население воркутинских урбоценозов *Papilionoidea* слабо дифференцировано от окрестных топических группировок видов. В городской черте дневные бабочки заселяют в основном остаточные негородские экосистемы, сохраняя биопреферендум, встречаемость и численность, свойственные для загородных условий обитания. Можно сказать, что это компоненты естественных природных комплексов *Rhopaloscega* южной тундры, практически не испытывающие деформацию в городских условиях Воркуты. Значительные площади, занимаемые остаточными негородскими экосистемами, пустырями, захламленными участками и транспортными зонами, способствуют поддержанию естественного «интразонального» облика населения булавоусых чешуекрылых воркутинских урбоценозов. Участки, покрытые рудеральной и сорной растительностью, заселяются в первую очередь эвритопными интраполизональными и супернеобионтными температурными видами. Коренные обитатели зональных тундровых сообществ эти местообитания избегают. 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.

Многолетние наблюдения за населением булавоусых чешуекрылых урбанизированных территорий Республики Коми, имеющиеся материалы по другим российским городам (Санкт-Петербург, Новосибирск, Кемерово) позволяют сделать пока несколько осторожных выводов:

1. Население *Papilionoidea* на урбанизированных территориях носит преимущественно иммиграционный характер (Костерин и др., 2007). Городская среда осваивается данной группой насекомых различными темпами, но почти всегда через заселение ур-

боценозов, в той или иной степени сохраняющих или имитирующих природную структуру.

2. Формирование собственного типа населения Papilionoidea зависит от типа и перспективного плана развития города.

– На городских территориях диффузного типа, в провинциальных малых городах групп застоя и упадка, монопрофильных заполярных городах сложились и, очевидно, неопределенно долго будут существовать группировки, близкие по составу и структуре доминирования к естественным таксоценом местной фауны. Состав и численность видов, сроки лёта имаго в подобных урбоценозах колеблются взаимосвязано с этими параметрами таксоценов в естественных и слабо нарушенных ландшафтах пригородной зоны (Костерин и др., 2007).

– В средних и больших административных, научно-культурных центрах, городах со средним сегментом промышленного производства, в черте которых сохраняются значительные площади остаточных негородских экосистем, озелененных и рудеральных участков, частного сектора, вероятно формирование населения Papilionoidea со структурой и динамикой, отличной от загородных топических группировок.

– Мегаполисы, крупные индустриальные центры, быстро растущие молодые города, в которых плотная жилая застройка, интенсивно эксплуатируемые хозяйственные зоны сопровождаются сильным техногенным загрязнением воздуха и почвы, упрощением структуры растительного покрова, будут ожидаемо иметь бедный состав булавоусых чешуекрылых из немногих широко распространенных и экологически пластичных видов.

3. Урбанизированные территории в целом характеризуются более мягкими мезо- и микроклиматическими условиями, которые в связи с примыкающими линейными квази-природными «коридорами» (автотрассы, ж.-д. магистрали, ЛЭП и т.п.) благоприятствуют проникновению и закреплению адвентивных видов и таким образом создают плацдарм для их дальнейшего расселения в регионах.

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.

Сравнение Красных книг ряда регионов, занимающих север Русской равнины, Восточную Фенноскандию и северные области Урала – Республики Коми (1998, 2009, 2019),

Республики Карелия (2007), Ненецкого (2006), Ямало-Ненецкого (2010), Ханты-Мансийского автономных округов (2013), Пермского края (2008), Архангельской (2008), Вологодской (2006), Кировской (2014), Мурманской (2014) областей – показывает несогласованность работ по ведению Красных книг, использование различных подходов к внесению видов в списки охраняемых таксонов и т.д. (Болотов, Семушин, 2003). В большинстве региональных Красных книг статус редкости и уязвимости объектов (видов, подвидов, популяций) определяется на основе категорий КК РСФСР (1983) и Российской Федерации (2001), часто модифицированных и дополненных новыми. В свою очередь, данная классификация базируется на шкале категорий, разработанной Комиссией по выживанию видов Международного союза охраны природы (МСОП) и использовавшейся при составлении Красных списков в период с 1966 по 1994 гг. Главный ее недостаток – превалирование экспертной оценки степени редкости, которая даже у высококвалифицированного специалиста носит субъективный характер. Поэтому понятие «редкий» для одного и того же объекта в региональных Красных книгах может существенно различаться.

Для унификации подходов к составлению и ведению национальных и региональных КК по просьбе 1-го Всемирного конгресса по охране окружающей среды (Монреаль, 1996 г.) Комиссия по охране видов МСОП разработала новую систему категорий, основанную на комплексной оценке редкости объектов по стандартным качественным и количественным критериям. Начиная с января 2001 г. при оценках объектов по критериям данной системы используется последняя принятая ее версия с обязательным указанием номера и года издания – Версия 3.1 МСОП 2001 г. (IUCN, 2001) (Категории и критерии ..., 2002).

Первое издание Красной книги Республики Коми (1998) содержало девять видов дневных чешуекрылых из трех семейств. Категория 1(E) – «находящиеся под угрозой исчезновения» была присвоена трем представителям семейства Парусники (Papilionidae): *Papilio machaon*, *Parnassius phoebus*, *Driopa mnemosyne*. К категории 3(R) – «редкие» были отнесены ленточник *Limenitis populi*, адмирал *Vanessa atalanta*, перламутровки *Issoria eugenia*, *Argynnis paphia* из семейства Нимфалиды (Nymphalidae), чернушки *Erebia discoidalis*, *E. fasciata* из сатирид (Satyridae).

Мероприятия по ведению Красной книги Республики Коми в течение следующего десятилетия позволили существенно скорректировать состав, статус редкости и уязвимости охраняемых видов дневных чешуекрылых (Порошин и др., 2012а,б; Кадастр..., 2014; Дегтева и др., 2015). Во второе издание (Красная книга..., 2009) было включено пять видов из двух семейств: парусник *Driopa mnemosyne*, категория 2(V) – «сокращающиеся в численности»; парусник *Parnassius phoebus*, перламутровки *Issoria eugenia*, *Clossiana tritonia*, шашечница *Euphydryas iduna*, категория 3(R) – «редкие». Еще 14 видов вошло в Приложе-

ние 1 «Перечень (Список) объектов растительного и животного мира, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и рекомендуемых для бионадзора»: хвостonosец *Papilio machaon*, желтушка *Colias hecla*, голубянки *Agriades glandon*, *Polymmatous eros*, ленточник *Limenitis populi*, пеструшка *Neptis rivularis*, перламутровки *Clossiana polaris*, *C. improba*, *C. chariclea*, *Argynnis paphia*, чернушки *Erebia jeniseiensis*, *E. fasciata*, *E. discoidalis*, толстоголовки *Pyrgus andromedae*.

В диссертационной работе представлены результаты оценки риска исчезновения видов булавоусых чешуекрылых на территории Республике Коми по системе категорий и критериев МСОП (Татаринов, Кулакова, 2016). Это позволило провести ревизию двух первых краснокнижных списков, составить обновленный список, вошедший в третье издание республиканской Красной книги (2019), и наметить комплекс мероприятий по охране и бионадзору редких и исчезающих видов.

Нами проведена первая оценка риска исчезновения видов булавоусых чешуекрылых в Республике Коми Структурная основа системы выделения категорий редкости видов по версии 3.1 МСОП, 2001 представлена на рис. 86. Как видно из схемы, прежде всего, производится деление на оцененные объекты и объекты категории NE (от англ. Not Evaluated), т.е. пока не оцененные по критериям. В свою очередь оцененные объекты подразделяются на объекты, сведений по которым достаточно для прямой или косвенной оценки риска исчезновения, и объекты категории DD (Data Deficient), для которых такая информация отсутствует. Биология объектов категории DD может быть хорошо изучена, но подходящие для оценки данные по их обилию и/или распространению пока недостаточны. Включение объектов в эту категорию показывает, что требуется больше информации, и признается, что будущие исследования могут сделать возможным их отнесение к одной из категорий угрозы исчезновения.

Объекты, по которым сведений достаточно для оценки риска исчезновения, делятся на категории «Исчезнувшие» – EX (Extinct) и «Исчезнувшие в дикой природе» – EW (Extinct in the Wild), «Находящиеся в состоянии близком к угрожаемому» – NT (Near Threatened), «Вызывающие наименьшие опасения» – LC (Least Concern), «Находящиеся в критическом состоянии» – CR (Critically Endangered), «Находящиеся в опасном состоянии» – EN (Endangered) и «Уязвимые» – VU (Vulnerable). Последние три категории объединяются в блок «Находящиеся под угрозой исчезновения» (Threatened), который является центральным в данной системе категорий редкости.

Забегая вперед, отметим, что в фауне булавоусых чешуекрылых Республики Коми нет исчезнувших объектов (категории EX, EW) и не выделено на данном этапе исследований объектов, находящихся в критическом (CR) или опасном (EN) состоянии, поэтому эти

категории далее рассматриваться не будут. Для отнесения видов к категориям блока «Находящиеся под угрозой исчезновения», в нашем случае это только категория «Уязвимые» (VU), разработана шкала количественных критериев. Учитывая эколого-географические особенности популяций, методы количественных учетов дневных чешуекрылых и природно-климатическую обстановку в республике, оценка видов проводилась по следующим критериям, разработанным для категории VU:

Критерий В: Ограничение ареала при наличии любых из следующих условий (1-2):

1. На основе экспертных оценок установлено, что область распространения составляет менее чем 20 000 км² при наличии, по крайней мере, любых двух из следующих условий (а–с):

а. Она сильно фрагментирована или состоит не более чем из 10 локалитетов. б. На основе наблюдений, заключений или прогнозов установлено продолжающееся снижение любых из следующих показателей:

- (i) области распространения;
- (ii) области обитания;
- (iii) площади, протяженности и/или качества среды обитания;
- (iv) количества локалитетов или популяций;
- (v) количества половозрелых особей.

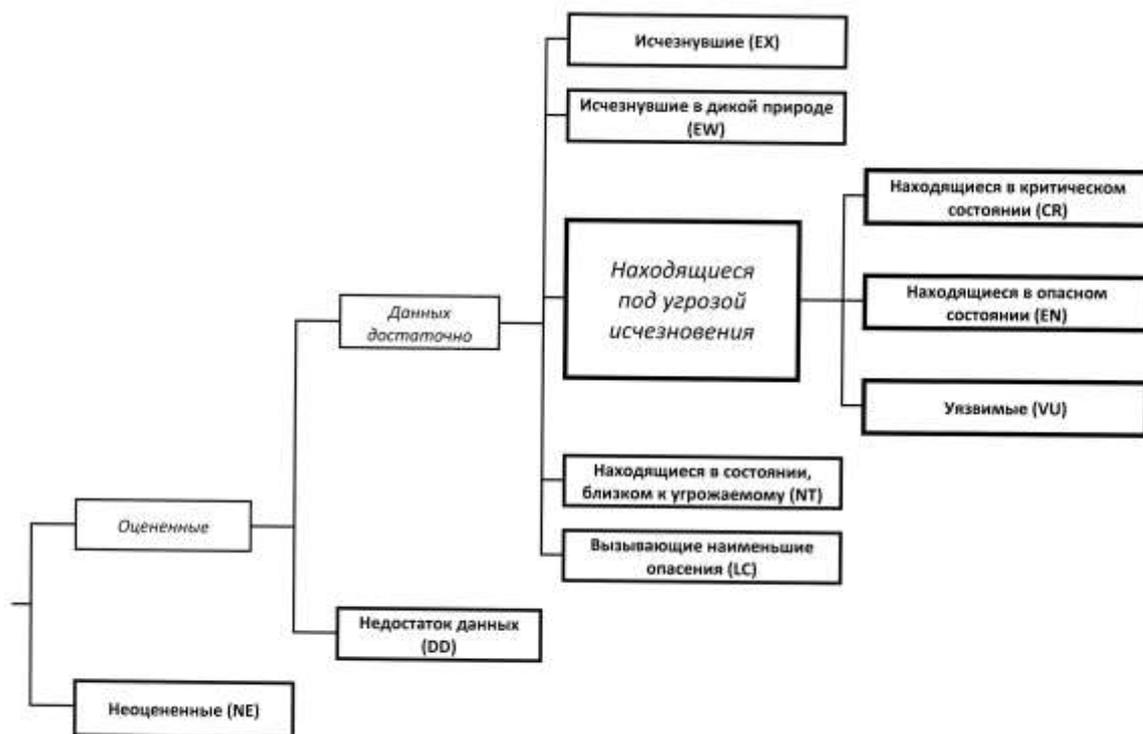


Рисунок 86 – Структура категорий редкости объектов (видов, подвидов, популяций) по версии 3.1 МСОП 2001 г. (IUCN, 2001).

с. Экстремальные флуктуации любых из следующих показателей:

- (i) области распространения;
- (ii) области обитания;
- (iii) количества локалитетов или популяций;
- (iv) количества половозрелых особей.

2. На основе экспертных оценок установлено, что область обитания составляет менее чем 2000 км² при наличии, по крайней мере, любых двух из следующих условий (а–с):

а. Она сильно фрагментирована или состоит не более чем из 10 локалитетов.

б. На основе наблюдений, заключений или прогнозов установлено продолжающееся снижение любых из следующих показателей:

- (i) области распространения;
- (ii) области обитания;
- (iii) площади, протяженности и/или качества среды обитания;
- (iv) количества локалитетов или популяций;
- (v) количества половозрелых особей.

с. Экстремальные флуктуации любых из следующих показателей:

- (i) области распространения;
- (ii) области обитания;
- (iii) количества локалитетов или популяций;
- (iv) количества половозрелых особей.

Критерий D: Ограничение численности и/или ареала при наличии любых из следующих условий (1–2):

1. На основе экспертных оценок установлено, что численность составляет менее чем 1000 половозрелых особей.

2. Область обитания составляет обычно менее чем 20 км² или состоит обычно не более чем из 5 локалитетов, что способно под воздействием антропогенных или случайных факторов привести к критическому состоянию или даже исчезновению таксона за небольшой период времени в будущем.

Подчеркнем, что каждый вид должен быть оценен по всей шкале критериев, но определяющим обстоятельством является соответствие его состоянию хотя бы одного критерия и не важно, что остальные критерии могут быть неподходящими для такой оценки.

К 2019 г. на территории Республики Коми было зарегистрировано 133 вида булавоусых чешуекрылых из шести семейств (табл. 34). Не оценивались сезонные мигранты: бе-

лянка *Pontia daplidice*, желтушки *Colias hyale*, *C. crocea*, *C. myrmidone*, нимфалиды *Nymphalis polychloros*, *N. vaualbum*, *Vanessa atalanta*, *V. cardui*, сатирида *Melanargia russiae* и др. К категории NE также были отнесены виды с неясным статусом обитания и новейшие вселенцы, активно распространяющиеся по антропогенным местообитаниям с формированием псевдопопуляций или временных популяционных группировок. Это хвостосец *Iphiclides podalirius*, червонец *Lycaena dispar*, короткохвостка *Cupido argiades*, голубянка *Glaucopsyche alexis*, нимфалиды *Apatura ilia*, *A. iris*, *Nymphalis io*, *Clossiana dia*, сатириды *Lopinga achine*, *Coenonympha pamphilus*. Наконец, не оценивались по критериям МСОП перламутровка *Boloria napaea*, чернушки *Erebia edda*, *Erebia callias churkini*, *E. kifersteini zaitsevi*, находки которых на территории республики требуют заверки дополнительными материалами, а также сатирида с неясным таксономическим статусом *Oeneis patrushevae*.

Более двух десятков видов булавоусых чешуекрылых включено в состав фауны Республики Коми на основании редких и разрозненных в пространстве и времени находок. Это относится к беляночке *Leptidea juvernica*, желтушке *Colias tyche*, хвостатке *Thecla betulae*, червонцу *Lycaena phlaeas*, голубянкам *Cupido minimus*, *C. alcetas*, пеструшкам *Neptis rivularis*, *N. sappho*, перламутровкам *Fabriciana niobe*, *Clossiana selenis*, шашечнице *Euphydryas ichnea*, сатиридам *Pararge aegeria*, *Lopinga deidamia*, *Lasiommata maera*, *Coenonympha hero*, *Erebia jeniseiensis*, *E. dabanensis*, *Oeneis ammon*, *Oe. polixenes*, толстоголовкам *Pyrgus alveus*, *P. serratulae*. Данных о состоянии и динамике численности этих видов пока совершенно недостаточно, чтобы оценить риск их исчезновения, поэтому они отнесены к категории DD. Учитывая численность и современную топографию ареала, некоторым из них в дальнейшем может быть придан статус находящихся под угрозой исчезновения.

Опыт многолетних полевых наблюдений и учетов дает основание полагать, что состояние популяций более 60 % видов региональной фауны булавоусых чешуекрылых вызывает наименьшие опасения. К категории LC относятся, прежде всего, стабильно многочисленные и широко распространенные виды не только на территории республики, но и далеко за ее пределами, например, боярышница *Aporia crataegi*, огородные белянки *Pieris brassicae*, *P. napi*, *P. rapae*, голубянки *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*, нимфалиды *Nymphalis urticae*, *Polyommatus c-album*, перламутровки *Clossiana selene*, *C. euphrosyne* и многие другие. У некоторых видов в республике находится зона экологического оптимума, где они наиболее многочисленны и представлены во всех характерных местообитаниях. К этой группе относятся, в частности, гипоаркто-бореальные перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*, *Boloria aquilonaris*, голубянка *Plebeius optilete*, желтушка *Coli-*

as palaeno, чернушка *Erebia disa*, сенница *Coenonympha tullia*, широко лесные чернушки *Erebia ligea*, *Erebia euryale euryaloides*, буроглазка *Lasiommata petropolitana*, траурница *Nymphalis antiopa* и другие. На южных границах своих ареалов за пределами республики эти виды являются редкими, поэтому в некоторых субъектах Российской Федерации отнесены к числу охраняемых.

В последние десятилетия многие виды булавоусых чешуекрылых стабильно наращивают численность и расширяют распространение на территории республики. Среди них есть и те, что ранее подлежали охране и бионадзору. Парусник *Papilio machaon*, ленточник *Limenitis populi*, перламутровка *Argynnis paphia* входили в основной список первого издания Красной книги Республики Коми, во втором издании они были включены в перечень видов, требующих особого внимания и бионадзора. Многолетние наблюдения за динамикой численности и распространения позволяют вполне обоснованно сейчас относить их к категории LC. Расширение ареала и укрупнение популяционных группировок также зафиксировано для традиционно считавшихся редкими в республике хвостатки *Fixsenia pruni*, перламутровки *Fabriciana adippe*, краеглазки *Pararge aegeria*, толстоголовки *Ochlodes sylvanus*.

Перламутровка *Issoria eugenia* как редкий вид включена в КК Республики Коми (2009), Ямало-Ненецкого (2010) и Ненецкого (2006) автономных округов. Благодаря исследованиям последнего десятилетия в бассейне р. Кары и ее притоков, рр. Малая и Большая Уса была выявлена крупная метапопуляция вида. Плотность ее субпопуляций в долине р. Хальмер-Ю в 2004 г. составила 367 экз./км², у хр. Оченырда в 2007 г. – 305 экз./км², у слияния Б. и М. Усы в 2008 г. – 298 экз./км², в среднем течении р. Силоваяха в 2012 г. – 244 экз./км², что вполне сопоставимо с показателями для таких фоновых видов тундровых сообществ Полярного Урала как перламутровки *Clossiana eunomia*, *C. freija*, чернушка *Erebia disa*. Это дает основание оценить состояние численности вида на территории Республики Коми, как вызывающее наименьшие опасения (LC).

Таблица 34 – 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

* - южнотиманские популяционные группировки парусника *Driopa mnemosyne*.

У сатириды *Oeneis magna* на территории республики известно только одно местонахождение в бассейне р. Кожим на границе Приполярного и Полярного Урала. Проведенная оценка состояния численности пока не позволила определенно квалифицировать данный вид как «Находящийся под угрозой исчезновения». Однако учитывая, что ареал популяции практически полностью находится в зоне активно ведущихся горнорудных работ и сети популярных туристических маршрутов на севере национального парка «Югыд ва», данный вид имеет высокую вероятность быть отнесенным к категории VU в ближайшем будущем. На данном этапе наблюдений он квалифицирован как «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT).

К категории NT отнесен и парусник *Parnassius phoebus uralensis*, проблемы оценки редкости и охраны которого освещались нами в специальной статье (Татаринов, Кулакова, 2013a). Сюда же вошли голубянки *Argiades glandon aquilo*, *Polyommatus eros taimyrensis*, шашечница *Euphydryas iduna*, толстоголовка *Pyrgus andromedae*: все обнаруженные местообитания видов испытывают сильную антропогенную нагрузку, что может негативно в итоге отразиться на численности их популяций.

К категории «Уязвимые» (VU) блока «Находящиеся под угрозой исчезновения» мы склонны пока относить перламутровку *Clossiana tritonia*, которая имеет крайне ограниченное распространение и очень низкую численность на Полярном Урале. Состояние двух выявленных локальных популяций оценено по критерию D2. Основным и постоянно действующим лимитирующим фактором является относительно легкий доступ к локальным популяциям и непосредственный вылов бабочек этого вида коллекционерами и с коммерческими целями в районе ж.-д. ветки Сейда – Лабытнанги.

Парусник *Driopa mnemosyne* считается редким на большей части своего ареала, поэтому включен во многие национальные и региональные Красные книги. Во втором издании Красной книги Республики Коми (2009) он представлен как вид с сокращающейся численностью.

Самая высокая численность вида в республике наблюдается на территории Печоро-Ильчского заповедника и его буферной зоны. Количественные учеты показали, что плотность имаго в некоторых группировках может приближаться к 200 экз./км². Данные группировки, очевидно, являются субпопуляциями крупной верхнепечорской метапопуляции парусника *Driopa mnemosyne*, однако для решения данного вопроса требуются специальные исследования, такие как, например, были сделаны в отношении этого вида в Заонежье (Горбач, Кабанен, 2009; Горбач, 2013).

Природоохранный статус Печоро-Илычского заповедника обеспечивает стабильную численность *Driopa mnemosyne* по крайней мере на протяжении последних 20 лет. На основании этого верхнепечорская метапопуляция может быть оценена, как вызывающая наименьшие опасения, т.е. отнесена к категории LC.

Второе место по количеству местонахождений парусника *Driopa mnemosyne* в Республике Коми принадлежит Ухтинскому району. Состояние численности популяционных группировок вида сильно разнится. С 2001 г. относительно стабильная численность до 80 экз./км² сохраняется на территории комплексных заказников «Седьюсский» и «Гажаягский». В окрестностях г. Ухты зафиксировано вымирание в очень краткие сроки трех популяционных группировок. В частности, в устье р. Чуть вблизи пос. Водный плотность вида в 2004 г. составила 65 экз./км². С 2007 г. парусник здесь не фиксировался. Еще две группировки вида вымерли в верховьях р. Чуть, где в настоящее время наблюдается сильное антропогенное воздействие на природные сообщества (интенсивное движение большегрузного автотранспорта, добыча нефти, рубка леса). Сложившаяся ситуация дает основание выделить местообитания вдоль русла р. Чуть в один локалитет. Согласно определению МСОП этим термином характеризуется географически или экологически четко ограниченная область, в которой одно угрожаемое событие может быстро затронуть все особи данного вида. Величина локалитета зависит от области, где действует угрожаемое событие, и может включать часть одной или множество популяций. Популяционные группировки *Driopa mnemosyne* в чутыинском локалитете оценены нами по критерию B2b(iii,iv) и отнесены к категории VU. При сохранении тенденции снижения показателей численности в течение последующих десяти лет они могут быть переведены в категорию «Находящиеся в опасном состоянии» (EN).

В последние годы были получены материалы о распространении парусника *Driopa mnemosyne* на Среднем Тимане и в Западном Притиманье. К сожалению, удовлетворительных сведений о состоянии и динамике численности вида здесь пока нет.

Опыт применения критериев и категорий МСОП при оценке состояния численности видов был применен нами и в отношении булавоусых чешуекрылых, распространенных в Ненецком автономном округе. Результаты оценки также послужили основой для составления списка охраняемых и бионадзорных видов во втором издании Красной книги НАО, которая готовится к печати. Оценку состояния численности по критериям МСОП каждого представителя надсемейства на территории округа можно найти в приложении 2.

Применение критериев и категорий МСОП надо признать действенным методом для оценки состояния природных популяций видов, но не для определения их природоохранного статуса. Красная книга России и субъектов федерации – официальные юридические

документы, тогда как списки объектов, основанные на критериях и категориях МСОП, не являются приоритетом для природоохранных мер. Поэтому при подготовке Красных книг существует необходимость их согласования с национальным законодательством и, в частности, с положениями Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов (Приказ Минприроды от 6 .04.2004 г. № 323). При подготовке нового издания Красной книги Российской Федерации этому аспекту уделялось особое внимание (Ильяшенко и др., 2018). Была поставлена стратегическая задача, классифицировать животный мир по двум признакам: степени угрозы выживания объекта (категории МСОП) и категориям природоохранного статуса. Природоохранный статус позволит определить приоритеты сохранения редких и исчезающих видов, исходя из реальных финансовых, административных и научных ресурсов. То есть, в Красную книгу предлагается заносить виды, реально нуждающиеся в специальных мерах сохранения, ранжируя их по приоритетам действий. Виды, за которыми необходим особый контроль, следует включать в Приложения, аналогичные в существующих изданиях Красных книг. Их сохранение будет осуществляться в соответствии с Федеральным законом «О животном мире» (от 24.04.1995 г. № 52-ФЗ с изменениями на 7.05.2013 г.) и другим ресурсным законодательством.

При подготовке 3-го издания Красной книги Республики Коми нами учитывались оценки риска исчезновения видов булавоусых чешуекрылых на основе критериев МСОП и упомянутые выше особенности российского законодательства. Был скорректирован состав видов, нуждающихся в специальных мерах охраны согласно статусу их редкости. В результате список охраняемых видов *Papilionoidea* Республики Коми были включены восемь видов (прил. 9.1), существенно обновлен перечень из 31 вида, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и рекомендованных для бионадзора (прил. 9.2).

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 восточноевро-трансасиатская, урало-трансасиатская, урало-сибирская долготные группы. Вместе с субтрансголарктическими группами видов они обуславливают биогеографиче-

ское 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 субтрансголарктических 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 услови-

ях в связи 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 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.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Коми АССР. – Л., 1973. – 135 с.
- Адаховский, Д. А. *Erebia euryale* (Lepidoptera, Satyridae) – новый вид в составе бореально-го комплекса дневных чешуекрылых Удмуртии / Д. А. Адаховский // Вестник Удмуртского ун-та. Биология. Науки о Земле. – 2009. – С. 29–33.
- Адаховский, Д. А. Ареалогическая структура и зонально-региональные особенности фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии / Д. А. Адаховский // Вестник Удмуртского ун-та. Биология. Науки о Земле. – 2010. – С. 16–25.
- Александрова, В. Д. Структура растительных группировок полярной пустыни о. Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) / В. Д. Александрова // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. – Л., 1977. – С. 26–36.
- Алексеева, Р. Н. Растительность болот средней Печоры / Р. Н. Алексеева // Географические аспекты охраны флоры и фауны на европейском Северо-Востоке европейской части СССР. – Сыктывкар, 1977. – С. 35–44.
- Алексеева, Р. Н. Болота Припечорья / Р. Н. Алексеева. – Л., 1988. – 135 с.
- Алексеева, Р. Н. Болота / Р. Н. Алексеева // Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. – М.: Дизайн. Информация. Картография, 2000. – С. 420–455.
- Алехин, В. В. География растений / В. В. Алехин – М., 1944. – 454 с.
- Алисов, Б. П. Климатические области и районы СССР / Б. П. Алисов. – М.: Географгиз, 1947. – 210 с.
- Андреев, В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике / В. Л. Андреев. – М.: Наука, 1980. – 142 с.
- Андреев, А. А. Динамика ландшафтно-климатических изменений в тундровой и лесной зоне Северной Евразии за последние 12000 лет / А. А. Андреев, А. А. Величко, В. А. Климанов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: Изд-во ПИН РАН, 1995. – Вып. 2. – С. 105–118.
- Аникин, В. В. Экологический обзор чешуекрылых (Lepidoptera) Нижнего Поволжья. I / В. В. Аникин // Энтомологическое обозрение. – 1997. – Т.76, вып. 2. – С. 309–317.
- Арнольди, К. В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций / К. В. Арнольди // Зоологический журнал. – 1957. – Т. 36, вып. 11. – С. 1609–1629.
- Арсланов, Х. А. О стратиграфии, геохронологии и изменениях климата среднего и позднего плейстоцена и голоцена на северо-востоке Русской равнины / Х. А. Арсланов, А. С. Лавров, Л. Д. Никифорова // Плейстоценовые оледенения Восточно-Европейской равнины. – М.: Наука, 1981. – С. 37–52.

- Атлас Арктики. – М.: ГУ Геодезии и Картографии, 1985. – 204 с.
- Атлас Коми АССР. – М.: ГУ Геодезии и Картографии, 1964. – 112 с.
- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. – М.: Дрофа, 1997. – 116 с.
- Бабенко, А. Б. Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. Сообщение 2. Широтная дифференциация фауны / А. Б. Бабенко // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, вып. 9. – С. 1051–1063.
- Бабенко, А. Б. Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.08, 03.00.16 / Бабенко Анатолий Борисович. – М, 2005. – 48 с.
- Баранчиков, Ю.Н. Эколого-фаунистическая характеристика чешуекрылых (*Rhopalocera*) горной тайги Среднего Урала / Ю. Н. Баранчиков // Фауна Урала и Европейского Севера. – Свердловск, 1979. – С. 5–17.
- Баранчиков, Ю. Н. О булавоусых чешуекрылых Северного Урала / Ю. Н. Баранчиков // Труды Биологического ин-та СО АН СССР. – Новосибирск, 1980. – С. 218–227.
- Баранчиков, Ю. Н. К фауне и экологии булавоусых чешуекрылых Висимского заповедника / Ю. Н. Баранчиков, Ю. А. Малоземов // Информационные материалы Среднеуральского горно-таежного биогеоценотического стационара. – Свердловск, 1975. – С. 30–34.
- Баранчиков, Ю. Н. Зоогеографический анализ фауны булавоусых чешуекрылых Уральско-го хребта / Ю. Н. Баранчиков, В. Н. Ольшванг // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58, вып. 4. – С. 612–614.
- Беклемишев, В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций / В. Н. Беклемишев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Серия биологическая. – 1960. – Т. 65, вып. 2. – С. 41–50.
- Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 478 с.
- Биологическое разнообразие Республики Коми / Под ред. В. И. Пономарева и А. Г. Татаринова. – Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2012. – 264 с.
- Богачева, И. А. Факторы, ограничивающие распространение насекомых-филлофагов на север: случай с брюквенницей и капустницей / И. А. Богачева // Экология. – 1997. – № 4. – С. 293–296.
- Богачева, И. А. О проникновении некоторых южных видов насекомых в лесотундру / И. А. Богачева, В. Н. Ольшванг // Фауна и экологическая изменчивость животных. – Свердловск, 1978. – С. 16–18.

- Богачева, И. А. Широтные тенденции изменения жизненных стратегий у чешуекрылых (Macrolepidoptera) Урала / И. А. Богачева // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – М.: Товарищество научных изданий КМК – София: Pensoft, 2009. – С. 375–393.
- Богачева, И. А. Сопряженное распространение чешуекрылых Macrolepidoptera и их кормовых растений на север вдоль Уральских гор / И. А. Богачева, Г. Ф. Замшина // Экология. – 2006. – № 5. – С. 379–386.
- Богачева, И. А. Широтные градиенты трофики Macrolepidoptera Урала: роль качества корма / И. А. Богачева, В. Н. Олышванг, Г. А. Замшина // Экология. – 2003. – № 6. – С. 466–471.
- Болиховская, Н. С. Климатические и криогенные факторы развития торфяников Европейского северо-востока СССР в Голоцене / Н. С. Болиховская, В. Ф. Болиховский, В. А. Климанов // Палеоклиматы голоцена Европейской территории СССР. – М., 1988. – С. 36–43.
- Болиховская, Н. С. Основные этапы развития перигляциальной растительности центра и юга Русской равнины в период существования мамонтовой фауны / Н. С. Болиховская, В. С. Гунова, В. М. Соболев // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: Геос, 2001. – С. 168–187.
- Болотов, И.Н. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Rhopalocera) Архангельска и его окрестностей / И. Н. Болотов // Зоологически журнал. – 2002. – Т. 81, вып. 4. – С. 457–462.
- Болотов, И. Н. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на формирование топических группировок булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) в условиях европейской северной тайги / И. Н. Болотов // Вестник Поморского ун-та. 2003. Сер. естеств. и точные науки. – №2 (3). – С. 55–66.
- Болотов, И. Н. Многолетние изменения фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) северной тайги на западе Русской равнины / И. Н. Болотов // Экология. – 2004. – № 2. – С. 141–147.
- Болотов, И. Н. Пространственно-временная неоднородность таежного биома в области плейстоценовых материковых оледенений: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 / Болотов Иван Николаевич. – Сыктывкар, 2006. – 45 с.
- Болотов, И. Н. Охраняемые виды беспозвоночных животных Пинежного-Северодвинского междуречья. Эколого-фаунистический кадастр / И. Н. Болотов, А. В. Семушин. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 83 с.

- Болотов, И. Н. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) полуострова Канин и острова Колгуев / И. Н. Болотов // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 91, вып. 11. – С. 1365–1373.
- Большаков, Л. В. Булавоусые чешуекрылые Тульской области. Опыт дифференцированного хоролого-экологического и созобиологического анализа / Л. В. Большаков. – Тула: Гриф и К^о, 1998. – 64 с.
- Бондаренко, А. В. Зоогеография булавоусых чешуекрылых Юго-Восточного Алтая / А. В. Бондаренко. – Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 2005. – 272 с.
- Бондаренко, А. В. Пространственно-типологическая организация населения булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) юго-восточного Алтая / А. В. Бондаренко, Ю. П. Малков, П. Ю. Малков, Н. П. Малков // Зоологический журнал. – 1999. – Т. 78, вып. 9. – С. 1073–1079.
- Бондаренко, А. В. О населении булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Джулукульской котловины / А. В. Бондаренко, Ю. П. Малков, А. Г. Манеев // Особо охраняемые природные территории и объекты Республики Алтай и горных систем центра Евразии (пути и проблемы устойчивого развития). – Материалы научно-практической конференции. – Горно-Алтайск, 1998. – С. 61–65.
- Боярская, Т. Д. Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде / Т. Д. Боярская, Е. М. Малаева. – М.: Наука, 1967. – 201 с.
- Варсанофьева, В. А. О геоморфологическом районировании территории Коми АССР / В. А. Варсанофьева // Известия Коми филиала ВГО. – 1960а. – Вып.6. – С. 5–19.
- Варсанофьева, В. А. Геоморфологическое развитие северо-восточной части Русской платформы и Северного Урала / В. А. Варсанофьева – М., 1960б. – 27 с.
- Василевич, В. И. О количественной мере сходства между фитоценозами / В. И. Василевич // Проблемы ботаники. – М.–Л., 1962. – Вып. 6. – С. 83–94.
- Василевич, В. И. Статистические методы в геоботанике / В. И. Василевич. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
- Василевич, В. И. К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов / В. И. Василевич // Методы выделения растительных ассоциаций. – М., 1971. – С. 111–124.
- Василевич, В. И. Количественные методы изучения структуры растительности / В. И. Василевич // Итоги науки и техники. Ботаника. – М., 1972. – Т. 1. – С. 7–83.
- Василевич, В. И. Некоторые проблемы классификации фитоценологических объектов / В. И. Василевич // Ботанический журнал. – 1975. – Т. 60, вып. 5. – С. 617–626.

- Василевич, В. И. Эвристико-статистический метод классификации растительности / В. И. Василевич // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. – Л., 1980. – С. 18–31.
- Василевич, В. И. Связь некоторых групп животного населения с растительными группировками / В. И. Василевич, Н. М. Пахоруков, В. З. Рубинштейн, Н. Р. Рубинштейн // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. – Л., 1980. – С. 211–233.
- Величко, А. А. Природный процесс в плейстоцене / А. А. Величко. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
- Величко, А. А. Ландшафтно-климатические условия и ресурсная основа существования мамонтов / А. А. Величко, Э. М. Зеликсон // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: Геос, 2001. – С. 188–199.
- Величко, А. А. Изменение природной среды в позднем плейстоцене по данным изучения лёссов, криогенных явлений, ископаемых почв и фауны / А. А. Величко, Т. Д. Морозова // Палеогеография Европы за последние сто тыс. лет. Атлас-монография. – М.: Наука, 1982. – С. 115–120.
- Величко, А. А. Проблемы обоснования максимальной границы позднеплейстоценового оледенения на севере Евразии / А. А. Величко, М. А. Фаустова // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. – М.: Наука, 1982. – С. 7–16.
- Вершинин, В.Л. Биота урбанизированных территорий / В. Л. Вершинин. – Екатеринбург, 2007. – 85 с.
- Викторов, Г. А. К вопросу о причинах массовых размножений насекомых / Г. А. Викторов // Зоологический журнал. – 1955. – Т. 34, вып. 2. – С. 259–265.
- Винарский, М. В. Судьба категории подвида в зоологической систематике. 1. История / М. В. Винарский // Журнал общей биологии. – 2015а. – Т. 76. – № 1. – С. 3–14.
- Винарский, М. В. Судьба категории подвида в зоологической систематике. 2. Современность / М. В. Винарский // Журнал общей биологии. – 2015б. – Т. 76, № 2. – С. 99–110.
- Виноградова, Ю. К. Чёрная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России / Ю. К. Виноградова, С. Р. Майоров, Л. В. Хорун, Ю. Ю. Дгебуадзе, Е. Северова, А. П. Щербаков, А. Куклина // М.: ГЕОС, 2010. – 512 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн.1 / Под. ред. О. В. Смирновой. – М.: Наука, 2004. – 479 с.
- Вульф, Е. В. Историческая география растений / Е. В. Вульф. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1944. – 546 с.

- Гитерман, Р. Е. Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене / Р. Е. Гитерман, Л. В. Голубева, Е. Д. Заклинская, Е. В. Коренева, О. В. Матвеева, Л. А. Скиба. – М.: Наука, 1968. – 271 с.
- Голуб, В. Б. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала / В. Б. Голуб, М. Н. Цуриков, А. А. Прокин. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 339 с.
- Горбач, В. В. Сезонная динамика численности и половой состав популяции перламутровки *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) // Зоологический журнал. – 1998. – Т. 77. – №5. – С. 576–581.
- Горбач, В. В. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Карелии / В. В. Горбач. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. – 254 с.
- Горбач, В. В. Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья / В. В. Горбач, Д. Н. Кабанен // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88, вып. 12. – С. 1493–1505.
- Горбунов, П. Ю. Опыт ценогенетического подхода к охране регионального таксономического разнообразия насекомых (на примере дневных бабочек Урала) / П. Ю. Горбунов, В. Н. Ольшванг // Изучение редких животных в РСФСР. – М., 1991. – С. 4–24.
- Горбунов, П. Ю. Фауна дневных бабочек Уральского Заполярья / П. Ю. Горбунов, В. Н. Ольшванг // Фауна и экология насекомых Урала. – Пермь, 1993. – С. 19–34.
- Горбунов, П. Ю. Итоги изучения фауны дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) Южного, Среднего и Северного Урала / П. Ю. Горбунов, В. Н. Ольшванг // Успехи энтомологии на Урале. – Екатеринбург, 1997. – С. 88–97.
- Городков, Б. Н. Полярный Урал в верхнем течении р.Соби / Б. Н. Городков // Труды Ботанического музея АН СССР. – Л., 1926. – Вып. 19. – С. 1–63.
- Городков, Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР / Б. Н. Городков. – М.–Л., 1935. – 142 с.
- Городков, К. Б. Типы распространения двукрылых гумидных зон Палеарктики / К. Б. Городков // Двукрылые насекомые, их систематика географическое распространение и экология. – Л.: Зоол. институт АН СССР, 1983. – С. 26–33.
- Городков, К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесной зон Европейской части СССР / К. Б. Городков // Ареалы насекомых Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1984. – С. 2–21.
- Городков, К. Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. II / К. Б. Городков // Энтомологическое обозрение. – 1986. – Т. 45, вып. 1. – С. 81–95.

- Городков, К. Б. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири / К. Б. Городков // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). – СПб, 1992. – С. 45–56.
- Горчаковский, П. Л. История развития растительности Урала / П. Л. Горчаковский. – Свердловск: Свердловское книжн. изд-во, 1953. – 490 с.
- Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала / П. Л. Горчаковский // Труды ИЭРиЖ УФАИ СССР. – Свердловск, 1969. – Вып. 66. – 288 с.
- Горчаковский, П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. / П. Л. Горчаковский. – М.: Наука, 1975. – 283 с.
- Григорьев, А. А. Субарктика. / А.А. Григорьев. – М., 1956. – 223 с.
- Гричук, В. П. Опыт реконструкции некоторых элементов климата северного полушария в атлантический период голоцена / В. П. Гричук // Голоцен. – М.: Наука, 1969. – С. 41–57.
- Гричук, В. П. Растительность Европы в позднем плейстоцене / В. П. Гричук // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. – М.: Наука, 1982. – С. 92–109.
- Гричук, В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене / В. П. Гричук. – М.: Наука, 1989. – 182 с.
- Груздев, Б. И. Современная номенклатура сосудистых растений европейского Северо-Востока России / Б. И. Груздев, В. А. Мартыненко, В. М. Тарбаева. – Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарско гос. ун-та, 1999. – 136 с.
- Данилевский, А. С. Зависимость географического распространения насекомых от экологических особенностей их жизненных циклов / А. С. Данилевский // Энтомологическое обозрение. – 1949. – Т. 30. – Вып. 3–4. – С. 194–207.
- Данилевский, А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых / А. С. Данилевский – Л: Изд-во ЛГУ, 1961. – 243 с.
- Девственные леса Коми. Первый российский объект всемирного природного наследия / Под ред. А. Буторина. – М.: Энни, 2009. – 48 с.
- Дегтева, С. В. Флористический состав среднетаежных осинников Республики Коми / С. В. Дегтева // Научные доклады. Коми научный центр УрО Российской академии наук. – Сыктывкар, 1998. – Вып. 404. – 28 с.
- Дегтева, С. В. Лиственные леса / С. В. Дегтева // Леса Республики Коми. – М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. – С. 185–287.
- Дегтева, С. В. Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника / С. В. Дегтева, Г. В. Железнова, Д. И. Кудрявцева, Н. И. Непомилуева, Я. Херманссон, Т. П. Шубина. – Екатеринбург: УрО РАН, 1997. – 385 с.

- 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.
- Джиллер, П. Структура сообществ и экологическая ниша / П. Джиллер. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
- Джеффри, Ч. Биологическая номенклатура / Ч. Джеффри. – М.: Мир, 1980. – 119 с.
- Дзунино, М. Биогеография (эволюционные аспекты) / М. Дзунино, А. Дзуллини. – М., 2010. – 317 с.
- Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. – М., 2002. – 232 с.
- Добровольский, Б. В. Фенология насекомых / Б. В. Добровольский. – М.: Высшая школа, 1969. – 232 с.
- Долганова, М. Н. Группа булавоусые (дневные чешуекрылые) – *Rhopalocera (Diurna)* / М. Н. Долганова, А. А. Шабунов // Разнообразие насекомых Вологодской области. – Вологда, 2008. – С. 188–209.
- Долгин, М. М. Вредители лесного и сельского хозяйства / М. М. Долгин, А. Г. Татаринев // Атлас Республики Коми. – М.: Феория, 2011. – С. 196–197.
- Дубатолов, В. В. Семейство Pieridae – Белянки / В. В. Дубатолов, А. Н. Стрельцов, М. Г. Сергеев // Определитель насекомых Дальнего Востока России. – Владивосток, 2005а. – Т. 5. Ручейники и чешуекрылые. – Ч. 5. – С. 207–234.
- Дубатолов, В. В. Семейство Satyridae – Сатириды / В. В. Дубатолов, А. Н. Стрельцов, М. Г. Сергеев, В. А. Лухтанов // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Владивосток, 2005б. – Т. 5. – Ручейники и чешуекрылые. – Ч. 5. – С. 234–286.
- Дубатолов, В. В. Семейство Lycaenidae / В. В. Дубатолов, В. А. Лухтанов, А. Н. Стрельцов // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Издание 2. – СПб: Зоол. институт РАН, 2019а. – С. 204–214.
- Дубатолов, В. В. Семейство Satyridae / В. В. Дубатолов, В. А. Лухтанов, А. Н. Стрельцов // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Издание 2. – СПб: Зоол. институт РАН, 2019б. – С. 223–232.
- Дубатолов, В. В. Семейство Pieridae / В. В. Дубатолов, А. Л. Львовский, А. Н. Стрельцов // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Издание 2. – СПб: Зоол. ин-т РАН, 2019в. – С. 201–204.

- Животный мир Республики Коми. Паукообразные и насекомые / Отв. ред. А. Г. Татариннов. – Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2011. – 358 с.
- Житков, Б. М. Отчеты экспедиции императорского Русского географического общества на Канин п-ов в 1902 г. / Б. М. Житков // Записки императорского Русского географического общества по общей географии. – 1904. – Т. 61, № 1. – 170 с.
- Журавский, А. В. *Cercyonops caraganae* в Большеземельской тундре (Coleoptera, Chrysomelidae) / А. В. Журавский // Русское энтомологическое обозрение – 1908. – Т. 8. – С. 135–140.
- Журавский, А. В. Результаты исследований «Приполярного» Запечорья в 1907 и 1908 годах / А. В. Журавский // Известия Императорского Русского географического общества. – 1909а. – Т. 45, № 1. – С. 202–218.
- Журавский, А. В. К переоценке руководящих положений сравнительной биологической географии (Полярные пределы) / А. В. Журавский // Русское энтомологическое обозрение. – 1909б. – Т. 9, №1–2. – С. 135–140.
- Емельянов, А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомологическое обозрение. – 1974. – Т. 58, вып. 3. – С. 479–522.
- Емельянов, А. Ф. Секторная принадлежность типов ареалов, предложенных К.Б. Городковым для северной части Палеарктики / А. Ф. Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 2018. – Т. 97, вып. 1. – С. 47–59.
- Еремеева, Н. И. Изменение популяционной структуры насекомых-опылителей в городском ландшафте (на примере г. Кемерово) / Н. И. Еремеева, Д. В. Сущев // Экология. – 2005. – №4. – С. 286–293.
- Есюнин, С. Л. Разнообразие фауны пауков Урала: основные тренды и определяющие их факторы / С. Л. Есюнин // Успехи современной биологии. – 1995. – Т. 115, вып. 3. – С. 316–325.
- Есюнин, С. Л. Разнообразие фауны пауков Урала: географическая изменчивость / С. Л. Есюнин, В. Е. Ефимик // Успехи современной биологии. – 1994. – Т. 114, вып. 4. – С. 415–427.
- Есюнин, С. Л. Разнообразие фауны и географическое распределение пауков-волков (*Aganai, Lycosidae*) Урала / С. Л. Есюнин, В. Е. Ефимик // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79, вып. 5. – С. 534–547.
- Есюнин, С. Л. Тренды разнообразия жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) на Урале / С. Л. Есюнин, В. О. Козьминых // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79, вып. 2. – С. 171–179.

- Еськов, К. Ю. Фауна пауков (*Aranei*) гипоарктического пояса Сибири / К. Ю. Еськов // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. – С. 174–191.
- Еськов, К. Ю. Пауки (*Aranei*) Средней Сибири: Материалы по фауне Средней Сибири и прилежащих районов Монголии / К. Ю. Еськов. – М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1988. – С. 101–155.
- Захарова, Е. Ю. Географическая изменчивость *Coenonympha tullia* (Muller, 1764) (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России / Е. Ю. Захарова, О. И. Кулакова, А. Г. Татаринцов // Евразийский энтомологический журнал. – 2006. – Т. 5, вып. 2. – С. 165–172.
- Захарова, Е. М. Хроногеографический подход к анализу изменчивости бициклического вида *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) на Урале / Е. М. Захарова, А. Г. Татаринцов // Сибирский экологический журнал. – 2016. – № 3. – С. 322–332.
- Зубов, С. М. Физическая география СССР. Ч. 1. Физико-географическое районирование СССР. Европейская часть СССР. Кавказ / С. М. Зубов. – Минск: Высшая школа, 1965. – 364 с.
- Иванов, А. И. Периодичность лёта бабочек *Erebia ligea* L., *E. embla* Thnb. и *Oeneis jutta* Hbn. (Lepidoptera, Satyridae) в Ленинградской области / А. И. Иванов, В. А. Лухтанов, В. Н. Прасолов, Б. М. Соколов // Вестник Ленинградского университета. – 1987. – Серия 3. Биология. – Вып. 2. – № 10. – С. 8–12.
- Ивантер, Э. В. Основы практической биометрии / Э. В. Ивантер. – Петрозаводск: Карелия, 1979. – 96 с.
- Ильяшенко, В. Ю. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения животные России. Материалы к Красной книге Российской Федерации / В. Ю. Ильяшенко, А. И. Шаталкин, А. В. Куваев, А. Ю. Комендатов и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. – 69 с.
- Ипатов, В. С. Фитоценология / В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова. СПб: Изд-во СПбГУ, 1998. – 314 с.
- Исаченко, А. Г. Физико-географическое (ландшафтное) районирование / А. Г. Исаченко // Атлас Коми АССР. – М.: ГУ Геодезии и картографии, 1964. – С. 64.
- Исаченко, А. Г. Физико-географическая характеристика региона / А. Г. Исаченко // Состояние окружающей среды Северо-Западного и Северного регионов России. – СПб: Наука, 1995. – С. 7–30.
- Исаченко, А. Г. Экологическая география России / А. Г. Исаченко. – СПб: Изд-во СПбГУ, 2001. – 328 с.

- Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми / Под ред. С. В. Дегтевой и В. И. Пономарева. – Сыктывкар, 2014. – 428 с.
- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Издание 2 / Ред. С. Ю. Синёв. – СПб: Зоол. институт РАН, 2019. – 448 с.
- Категории и критерии Красного списка МСОП. Версия 3.1. Подготовлено Комиссией по выживанию видов МСОП. – М.: Chinot ENK, 2002. – 46 с.
- Кинд, Н. В. Палеоклиматы и природная среда голоцена / Н. В. Кинд // История биогеоценозов СССР в голоцене. – М., 1976. – С. 5–14.
- Кириченко, А. Н. Географическое распространение *Argynnis eugenia* Ev. (Lepidoptera, Nymphalidae) по новейшим данным / А. Н. Кириченко // Русское энтомологическое обозрение. – 1908. – Т. 8. – С. 135–140, 151–154.
- Кириченко, А. Н. Настоящие полужесткокрылые (Heteroptera) восточного сектора Арктической Евразии / А. Н. Кириченко // Энтомологическое обозрение. – 1960. – Т. 39, вып. 3. – С. 617–628.
- Клаустницер, Б. Экология городской фауны / Б. Клаустницер. – М.: Мир, 1990. 246 с.
- Клеопов, Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР / Ю. Д. Клеопов. – Киев: Наукова Думка, 1990. – 352 с.
- Клепиков, М. А. К фауне чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera) национального парка «Русский Север» / М. А. Клепиков // Научно-практическая конференция, посвященной 15-летию нац. парка «Русский Север». – Кириллов, 2007. – С. 67–86.
- Климанов, В. А. Климат Восточной Европы в климатическом оптимуме голоцена (по данным палинологии) / В. А. Климанов // Развитие природы в позднем плейстоцене и голоцене территории СССР. – М.: Наука, 1982. – С. 251–258.
- Климанов, В. А. Изменения растительности и климата Среднерусской возвышенности в голоцене / В. А. Климанов, Т. А. Серебряная // Известия АН СССР. Серия географическая. – 1986. – № 2. – С. 93–101.
- Колесникова, А. А. Наземные и почвенные беспозвоночные / А. А. Колесникова, А. А. Таскаева, А. Г. Татаринцов // Бассейн реки Малый Паток: дикая природа. – Сыктывкар: Parus, 2007. – С. 111–128.
- Корб, С. К. Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilioniformes) бывшего СССР. 2-е издание, переработанное и дополненное / С. К. Корб, Л. Г. Большаков // Эверсмания. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – Отдельный выпуск 2. – Тула: Гриф и К^о, 2011. – 124 с.

- Коршунов, Ю. П. Биотопическое размещение дневных чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Rhopaloscega* в береговой зоне водохранилища Новосибирской ГЭС / Ю. П. Коршунов // Труды Биологического ин-та СО АН СССР. – 1959. – Вып. 5. – С. 215–218.
- Коршунов, Ю. П. Зональное размещение булавоусых чешуекрылых Западной Сибири и их зоогеографическая характеристика / Ю. П. Коршунов // Проблемы зоологических исследований в Сибири. – Горно-Алтайск, 1962. – С. 136–138.
- Коршунов, Ю. П. Материалы по булавоусым чешуекрылым средней тайги Западной Сибири / Ю. П. Коршунов // Фауна и экология членистоногих Сибири. – Новосибирск, 1966. – С. 178–183.
- Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Манского района заповедника «Столбы» / Ю. П. Коршунов // Труды гос. заповедника «Столбы». Красноярск, 1969. – Вып. 7. – С. 165–203.
- Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые (*Lepidoptera*, *Diurna*) Манского района заповедника «Столбы». Ч. II / Ю. П. Коршунов // Труды гос. заповедника «Столбы». – Красноярск, 1971. – Вып. 8. – С. 100–114.
- Коршунов, Ю. П. Экологические группировки булавоусых чешуекрылых Западной Сибири / Ю. П. Коршунов // Фауна и экология членистоногих Сибири. – Новосибирск, 1972. – С. 48–54.
- Коршунов, Ю. П. О фауне и биотопическом размещении булавоусых чешуекрылых Северной Барабы / Ю. П. Коршунов // Фауна и экология насекомых Сибири. – Новосибирск, 1974. – С. 32–39.
- Коршунов, Ю. П. Экологические и фаунистические группировки булавоусых чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Diurna*) в горах Южной Сибири / Ю. П. Коршунов // Членистоногие Сибири. – Новосибирск, 1978. – С. 168–183.
- Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Западно-Сибирской равнины / Ю. П. Коршунов // Пауки и насекомые Сибири. – Новосибирск, 1985. – С. 32–118.
- Коршунов, Ю. П. Дополнения и исправления к книге «Дневные бабочки азиатской части России» / Ю. П. Коршунов. – Новосибирск, 1996. – 66 с.
- Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Урала, Сибири и Дальнего Востока. Определитель и аннотации / Ю. П. Коршунов. – Новосибирск, 2000. – 218 с.
- Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии / Ю. П. Коршунов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 424 с.
- Коршунов, Ю. П. Дневные бабочки азиатской части России / Ю. П. Коршунов, П. Ю. Горбунов. – Екатеринбург, 1995. – 202 с.

- Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Полярного Урала, Ямала, Таймыра / Ю. П. Коршунов, С. В. Ельшин, Г. С. Золотаренко // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1985. – С. 93–105.
- Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые рода *Oeneis* Hübner, 1819 (Lepidoptera: Satyridae) Северной Азии / Ю. П. Коршунов, С. Л. Николаев // Евразийский энтомологический журнал. – 2002. – Т. 1, вып. 2. – С. 147–172.
- Коршунов, Ю. П. Таксономический обзор бабочек комплексов *Erebia euryale* и *E. adyte* (Lepidoptera: Satyridae) / Ю. П. Коршунов, С. Л. Николаев // Евразийский энтомологический журнал. – 2004. – Т. 2, вып. 1. – С. 47–58.
- Косминский, В. В. Климаты территории СССР в эпоху максимального оледенения / В. В. Косминский // Известия Всесоюзного географического общества. – 1977. – Т. 109, вып. 3. – С. 259–264.
- Костерин О. Е. Дневные бабочки (Lepidoptera, Diurna) Академгородка / О. Э. Костерин, М. Г. Сергеев, В. В. Дубатов // Природа Академгородка: 50 лет спустя. – Новосибирск, 2013. – С. 105–133.
- Красная книга Архангельской области: официальное издание / А. П. Новоселов (отв. ред.). – Архангельск: Администрация Архангельской обл., 2008. – 351 с.
- Красная книга Вологодской области. Том 3. Животные / Отв. ред. Н. Л. Болотова, Э. В. Ивантер, В. А. Кривохатский. Вологда, 2010. – 216 с.
- Красная книга Кировской области. Животные, растения, грибы. Киров: ООО Кировская обл. типограф, 2014. – 336 с.
- Красная книга Мурманской области. Изд. 2-е, переработанное и дополненное / Отв. ред. Н. А. Константинова, А. С. Корякин, О. А. Макарова, В. В. Бианки. – Кемерово: Азия-принт, 2014. – 584 с.
- Красная книга Ненецкого автономного округа / Под ред. Н. В. Матвеевой, О. В. Лавриненко, И. А. Лавриненко. – Нарьян-Мар, 2006. – 450 с.
- Красная книга Республики Карелия / Научн. ред. Э. В. Ивантер, О. Л. Кузнецов. – Петрозаводск: Карелия, 2007. – 368 с.
- Красная книга Республики Коми / Под ред. А. И. Таскаева. М.: Изд-во ДиК, 1998. – 528 с.
- Красная книга Республики Коми. 2-е изд. / Под ред. А. И. Таскаева. – Сыктывкар, 2009. – 791 с.
- Красная книга Республики Коми. 3-е изд., официальное / Под ред. С. В. Дегтевой. – Сыктывкар, 2019. – 768 с.
- Красная книга Российской Федерации (Животные). – М.: АСТ Астрель, 2001. – 860 с.
- Красная книга РСФСР. Животные. – М.: Россельхозиздат, 1983. – 458 с.

- Красная книга Пермского края / Под ред. А. И. Шепеля. – Пермь: Книжный мир, 2008. – 256 с.
- Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа: животные, растения, грибы / Ред.-сост. А. М. Васин. – Екатеринбург: Изд. дом «Пакрус», 2003. – 376 с.
- Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы / Отв. ред. С. Н. Эктова, Д. О. Замятин. – Екатеринбург: Баско, 2010. – 308 с.
- Крейцберг, А.В.-А. Новые подвиды парусников из рода *Parnassius* (Lepidoptera, Papilionidae) из Восточной Палеарктики / А. В.-А. Крейцберг, И. Г. Плющ // Вестник зоологии. – 1992. – Вып. 2. – С. 78–80.
- Кривохатский В. А., Емельянов А. Ф. Использование общих зоогеографических выделов в частных зоогеографических исследованиях на примере палеарктической фауны муравьиных львов / В. А. Кривохатский, А. Ф. Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 2000. – Т. 79, вып. 3. – С. 557–578.
- Круликовский, Л. К. К сведениям о фауне чешуекрылых Вологодской губернии / Л. К. Круликовский // Русское энтомологическое обозрение. – 1909. – Т. 9, вып. 1–2. – С. 65–69.
- Крыжановский, О. Л. Принципы единого зоогеографического районирования суши на основе распространения наземных беспозвоночных / О. Л. Крыжановский // Журнал общей биологии. – 1987. – Т. 48, № 1. – С. 66–71.
- Крыжановский, О. Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара / О. Л. Крыжановский. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 237 с.
- Крылова, Л. П. Отряд чешуекрылые (Lepidoptera) окрестностей города Сыктывкара / Л. П. Крылова // Труды Коми научного центра УрО РАН. – Сыктывкар, 1998. – № 157. – С. 127–136.
- Кузнецов, В. И. Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны (на основе функциональной морфологии брюшка) / В. И. Кузнецов, А. А. Стекольников. – СПб, 2001. – Наука. – 462 с.
- Кузнецов, Н. Я. (Kuznetsov N. J.) Some new Eastern and American elements in the fauna Lepidoptera of Polar Europa / Н. Я. Кузнецов // Доклады АН СССР. – 1925. – Серия А. – С. 119–122.
- Кузнецов, Н. Я. (Kuznetsov N. J.) The origin of the Lepidopterous fauna of the Arctic Eurasia / Н. Я. Кузнецов // Arctica. – 1935. – № 3. – P. 115–138.
- Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым) / Н. Я. Кузнецов // Труды Зоологического института АН СССР. – 1938. – Т. 5. – С. 1–85.

- Кузякин, А. П. Количественные учеты булавоусых чешуекрылых для биогеографических целей / А. П. Кузякин, Л. Н. Мазин // IX съезд Всесоюзного энтомологического общества. Киев, октябрь 1984 г. – Киев: Наукова думка, 1984. – Ч. 1. – С. 268.
- Кулакова О. И., К познанию фенотипической изменчивости чернушки *E. rossii* на Полярном Урале / О. И. Кулакова, А. Г. Татаринцов // Вестник Поморского университета. Сер. «Естественные и точные науки». – 2005. – Т. 7, № 2. – С. 70–78.
- Кулакова О. И. Наземные насекомые в системе биологических связей восточноевропейской Субарктики / О. И. Кулакова, А. Г. Татаринцов // Север: арктический вектор социально-экологических исследований. – Сыктывкар, 2008. – С. 281–289.
- Кулакова, О. И. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Rhopalocera) урбанизированных территорий Республики Коми / О. И. Кулакова, А. Г. Татаринцов // Евразийский энтомологический журнал. – 2019. – Т. 18, вып. 6. – С. 414–425.
- Кулиев, А. Н. Растительность выходов известняков долины реки Воркуты / А. Н. Кулиев // Охрана редких растений и фитоценозов. – М., 1980. – С.15–21.
- Кумаков, А. П. Чешуекрылые Саратовской области / А. П. Кумаков, Ю. П. Коршунов. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1979. – 240 с.
- Куренцов, А. И. Зоогеография Приамурья / А. И. Куренцов. – М.–Л.: Наука, 1965. – 128 с.
- Куренцов, А. И. Энтомофауна горных областей Дальнего Востока СССР / А. И. Куренцов. – М.: Наука, 1967. – 96 с.
- Куренцов, А. И. Зоогеография Дальнего Востока на примере распространения чешуекрылых / А. И. Куренцов. – Л.: Наука, 1974. – 160 с.
- Ларин, В. Б. Смена древесных пород на Севере / В. Б. Ларин. – Сыктывкар, 1987. – 16 с.
- Ларин, В. Б. Восстановление лесов после рубок главного пользования / В. Б. Ларин, В. Д. Пручкин, С. В. Ильчуков // Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. – М.: Дизайн. картография. Информация, 2000. – С. 95–126
- Литвинов, Д. И. О реликтовом характере флоры каменистых склонов европейской России / Д. И. Литвинов // Труды Ботанического музея Академии наук. – 1902. – Вып. 1. – С. 76–109.
- Лопатин, И. К. Эколого-географический анализ энтомофауны интразональных биотопов степной зоны УССР / И. К. Лопатин // Сборник биологического факультета Одесского ун-та, 1953. – Вып. 6. – С. 129–138.
- Лупинович, И. С. Основные единицы районирования и их обоснование / И. С. Лупинович // Труды Комиссии по естественноисторическому районированию СССР. – М.–Л., 1947. – Т. 1. – С. 44–61.

- Любищев, А. А. К методике количественного учета и районирования насекомых / А.А. Любищев. – Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1958. – 167 с.
- Любищев, А. А. Об ошибках в применении математики в биологии. I. Ошибки от недостатка осведомленности / А. А. Любищев // Журнал общей биологии – 1969а. – Т. 30, № 5. – С. 572–584.
- Любищев, А. А. Об ошибках в применении математики в биологии. II. Ошибки, связанные с избытком энтузиазма / А. А. Любищев // Журнал общей биологии – 1969б. – Т. 30, № 5. – С. 715–723.
- Львовский, А. Л. Булавоусые чешуекрылые города Ленинграда / А. Л. Львовский // Булавоусые чешуекрылые СССР. – Новосибирск, 1987. – С. 71–73.
- Львовский, А. Л. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы / А. Л. Львовский, Д. В. Моргун. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 443 с. – 8 цв. вкладок.
- Львовский, А. Л. Papilionidae / А. Л. Львовский, Д. В. Моргун // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. – СПб–М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 304–306.
- Львовский, А. Л. Pieridae / А. Л. Львовский, С. В. Чуркин, В. В. Дубатолов, Д. В. Моргун // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. – СПб–М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008а. – С. 306–308.
- Львовский, А. Л. Satyridae / А. Л. Львовский, В. А. Лухтанов, П. В. Богданов, Д. В. Моргун // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Под ред. С. Ю. Синева. – СПб–М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008б. – С. 318–322.
- Майр, Э. Методы и принципы зоологической систематики / Э. Майр. – М.: Изд-во иностранной лит-ры, 1956. 352 с.
- Макаров, К. В. Локальная фауна жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) / К. В. Макаров, А. В. Маталин // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – М.: Товарищество научных изданий КМК – София: Pensoft, 2009. – С. 353–374.
- Макарова, О. Л. Чешуекрылые (Lepidoptera) полярных пустынь / О. Л. Макарова, А. В. Свиридов, М.А. Клепиков // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, вып. 9. – С. 1043–1057.
- 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. Татаринцов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. – 2019. – № 1. – С. 59–71.

- Максимов, А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз / А. А. Максимов. – Новосибирск: Наука, 1984.
- Малков, Ю. П. Фоновые булавоусые чешуекрылые нижней части бассейна реки Катунь / Ю. П. Малков // Пауки и насекомые Сибири. – Новосибирск, 1985. – С. 118–127.
- Малков Ю. П. К методике учета булавоусых чешуекрылых / Ю. П. Малков // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. – Горно-Алтайск, 1994. – С. 33–36.
- Малков, Ю. П. Количественная характеристика населения булавоусых чешуекрылых бассейна Тархата в Юго-Восточном Алтае / Ю. П. Малков, А. В. Бондаренко, Н. П. Малков // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. – Материалы региональной сибирской конференции. – Горно-Алтайск, 1994. – С. 41–47.
- Малков, Ю. П. Пространственно-типологическая организация населения дневных бабочек Северного, Центрального и Юго-Восточного Алтая / Ю. П. Малков, Н. П. Малков // Сибирский экологический журнал. – 1996. – Вып.2. – С. 131–135.
- Малков, П. Ю. Особенности распределения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Центрального Алтая / П. Ю. Малков, М. А. Лебедева, С. В. Чеснокова, Ю. П. Малков // Евразийский энтомологический журнал. – 2011. – Том 10(1). – С. 35–38.
- Малышев, Л. И. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов / Л.И. Малышев // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 54, вып 8. – С. 1137–1147.
- Малышев, Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования / Л. И. Малышев // Ботанический журнал. – 1975. Т. 60, вып. 11. – С. 1537–1550.
- Марков, К. К. Четвертичный период. Т. 1 / К. К. Марков, Г. И. Лазуков, В. А. Николаев. – М.: Изд-во МГУ, 1965а. – 371 с.
- Марков, К. К. Четвертичный период. Т. 2 / К. К. Марков, Г. И. Лазуков, В. А. Николаев. – М.: Изд-во МГУ, 1965б. – 435 с.
- Мартыненко, А. Б. Экология и география дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) Приморского края / А. Б. Мартыненко. – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 2004. – 292 с.
- Мартыненко, А. Б. Анализ ареалогического состава фауны дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) юга Дальнего Востока и Забайкалья / А. Б. Мартыненко // Электронный журнал «Исследовано в России» – 2006а. – С. 501–520. – <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2006/051.pdf>.

- Мартыненко, А. Б. Типология энтомофаун юга Дальнего Востока и сопредельных территорий (на примере дневных чешуекрылых) / А. Б. Мартыненко // Чтения памяти А.И. Куренцова. – Владивосток, 2006б. – Вып. 17. – С. 5–28.
- Мартыненко, А. Б. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) бореальных лесов на юго-востоке России. II. Темнохвойные леса / А. Б. Мартыненко // Известия РАН. Серия биологическая. – 2009. – № 3. – С. 334–342.
- Мартыненко, В. А. Растительность и флора / В. А. Мартыненко // Леса Республики Коми. – М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. – С. 54–61.
- Матвеева, Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики / Н. В. Матвеева СПб: Наука, 1998. – 220 с.
- Матис, Э. Г. Насекомые Азиатской Берингии / Э. Г. Матис. – М.: Наука, 1986. – 311 с.
- Мильков, Ф.Н. Физическая география. Учение о ландшафтах и географическая зональность / Ф. Н. Мильков. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1986. – 328 с.
- Мильков, Ф. Н. Природные зоны СССР / Ф. Н. Мильков. – М., 1977. – 293 с.
- Миркин, Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б. М. Миркин. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
- Миркин, Б. М. Динамика растительности: история и современное состояние теории / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова // Успехи современной биологии. – 1999. – Т. 119, вып. 1. – С. 15–29.
- Миркин, Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломеш. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
- Михалева, Е. В. Сравнительный анализ фауны диплопод (Diploroda) лесов Приморского края с помощью мер включения и сходства / Е. В. Михалева, Е. Л. Петухова // Теоретико-графовые методы в биогеографических исследованиях. – Владивосток, 1983. – С. 48–66.
- Моргун, Д. В. Булавоусые чешуекрылые европейской России и сопредельных стран. Определитель-справочник / Д. В. Моргун. – М.: Изд-во МГСЮН, 2002. – 208 с.
- Моргун, Д. В. Животный мир тундры. Дневные бабочки / Д. В. Моргун, А. Г. Татаринев, О. И. Кулакова // Воркута – город на угле, город в Арктике. Второе дополненное и переработанное научно-популярное издание. – Сыктывкар, 2011. – С. 184–195.
- Морозов, В. В. О некоторых флористических рубежах в свете новых находок на востоке Большеземельской тундры и на западном макросклоне Полярного Урала / В. В. Морозов, А. Н. Кулиев // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, вып. 3. – С. 339–350.

- Морозов, Н. С. Методология и методы учета в исследованиях структуры сообществ птиц: некоторые критические соображения / Н. С. Морозов // Успехи современной биологии. – 1992. – Т. 112. – Вып. 1. – С. 139–153.
- Морозов, Н. С. Субъективный фактор при сборе и первичной обработке данных в экологических исследованиях. I. Геоботанические исследования / Н. С. Морозов // Успехи современной биологии. – 1996. – Т. 116, вып. 6. – С. 686–699.
- Морозов, Н. С. Субъективный фактор при сборе и первичной обработке данных в экологических исследованиях. II. Учеты животных / Н.С. Морозов // Успехи современной биологии. – 1997а. – Т. 117, вып. 1. – С. 33–45.
- Морозов, Н. С. Субъективный фактор при сборе и первичной обработке данных в экологических исследованиях. III. Учеты животных: птицы / Н. С. Морозов // Успехи современной биологии. – 1997б. – Т. 117. – Вып. 2. – С. 197–217.
- Морозова, О. В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы. Факторы пространственной дифференциации / О. В. Морозова. – М.: Наука, 2008. – 328 с.
- Морозова, О. В. Пространственные тренды таксономического богатства сосудистых растений Восточной Европы / О. В. Морозова. // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – М.: Товарищество научных изданий КМК – София: Pensoft, 2009. – С. 296–317.
- Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 166 с.
- Наумова, Л. Г. Основы фитоценологии / Л. Г. Наумова. – Уфа, 1995. – 238 с.
- Нейштадт, М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене / М. И. Нейштадт. – М.: Наука, 1957. – 404 с.
- Нейштадт, М. И. Особенности развития лесов на территории СССР в голоцене / М. И. Нейштадт // Современные проблемы географии. – М.: Наука, 1964. – С. 207–214.
- Несина, М. В. Новый подход к классификации фенологических данных на примере пядениц (Lepidoptera, Geometridae) лесостепной дубравы «Лес на Ворксле» / М. В. Несина // Энтомологическое обозрение. – 1994. – Т. 73, вып. 3. – С. 606–615.
- Несина, М. В. Фенологические группы пядениц (Lepidoptera, Geometridae) / М. В. Несина // Энтомологическое обозрение. – 1997. – Т. 76, вып. 4. – С. 737–747.
- Никифорова, Л. Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР / Л. Д. Никифорова // Развитие природы в позднем плейстоцене и голоцене территории СССР. – М.: Наука, 1982. – С. 154–162.
- Норин, Б. Н. Что такое лесотундра / Б. Н. Норин // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 61, вып. 1. – С. 21–38.

- Норин, Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры / Б. Н. Норин. – Л.: Наука, 1979. – 200 с.
- Одум, Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.
- Ольшванг, В. Н. Насекомые Полярного Урала и Приобской тундры / В.Н. Ольшванг // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. – Свердловск: Изд-во УрНЦ АН СССР, 1980. – С. 3–37.
- Ольшванг, В. Н. Дневные бабочки Урала: толстоголовки, парусники, белянки / В. Н. Ольшванг, Ю. Н. Баранчиков. – Свердловск, 1981. – 60 с.
- Ольшванг, В. Н. Дневные бабочки Урала: нимфалиды, сатириды, голубянки / В. Н. Ольшванг, Ю. Н. Баранчиков. – Свердловск, 1982. – 100 с.
- Палий, В. Ф. Методика фенологических и фаунистических исследований насекомых / В. Ф. Палий. – Фрунзе, 1966. – 177 с.
- Палий, В. Ф. Методика изучения фауны и фенологии насекомых / В. Ф. Палий. – Воронеж: Центр.-Черноземн. книжн. изд-во, 1970. – 191 с.
- Паутов, Ю. А. История освоения и изучения лесов / Ю. А. Паутов // Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. – М.: Дизайн. картография. Информация, 2000. – С. 21–47.
- Пахучий, В. В. Динамика тундровых и лесных ландшафтов на севере Республики Коми / В. В. Пахучий // Проблемы притундрового лесоводства. – Архангельск, 1995. – С. 147–151.
- Песенко, Ю. А. К методике количественного учета насекомых-опылителей / Ю.А. Песенко // Экология. – 1972. – №1. – С. 89–95.
- Песенко, Ю. А. Концепция видовой разнообразия и индексы его измеряющие / Ю. А. Песенко // Журн. общ. биол. – 1978. – Т.39, вып. 3. – С. 379–393.
- Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 288 с.
- Пестов, С.В. Структура населения наземных беспозвоночных луговых экосистем южной тайги / С. В. Пестов, Е. А. Демина, О. И. Кулакова, А. Г. Татарин, А. В. Мазеева // Теоретическая и прикладная экология. – 2017. – № 4. – С. 82–91.
- Плющ, И. Г. Дневные бабочки (Hesperioidea и Papilionoidea, Lepidoptera) Восточной Европы / И. Г. Плющ, Д. В. Моргун, К. Е. Довгайло, Н. И. Рубин, И. А. Солодовников. – CD определитель, база данных и пакет программ «Lysandra». Минск. – 2005.
- 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. – 2012а. – Т. 14, № 5 (ч. 1). – С. 78–82.
- 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. – 2012б. – Т. 14, № 5 (ч. 1). – С. 83–86.
- Производительные силы Коми АССР. Животный мир / Под ред. Н.А. Остроумова. – М.–Л., 1953. – Т. 3, ч. 2. – 243 с.
- Производительные силы Коми АССР. Растительный мир / Под ред. Н. А. Остроумова. – М.–Л., 1954. – Т. 3, ч. 1. – 378 с.
- Прокаев, В. И. Основы методики физико-географического районирования / В. И. Прокаев. – Л.: Наука, 1976. – 167 с.
- Раменский, Л. Г. Избранные работы / Л. Г. Раменский. – Л.: Наука, 1971. – 334 с.
- Растительность европейской части СССР. – Л.: Наука, 1980. – 429 с.
- Ребристая, О. В. Флора востока Большеземельской тундры / О. В. Ребристая. – Л.: Наука, 1977. – 334 с.
- Ребристая, О. В. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования / О. В. Ребристая. – СПб: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2013. – 312 с.
- 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.
- Савина, С. С. Палеоклиматические схемы территории СССР в бореальном, атлантическом и суббореальном периодах голоцена / С. С. Савина, Н. Г. Хотинский // Известия АН СССР. Серия географическая. – №4. – С. 18–33.
- Самбук, Ф. В. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры / Ф. В. Самбук // Труды Ботанического музея АН СССР. – 1930. – Вып. 22. – С. 140–145.
- Сасова, Л. Е. Население дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) государственного природного заповедника «Уссурийский» имени В.Л. Комарова. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Сасова Лилия Евгеньевна. – Владивосток, 2008. – 22 с.

- Сафронова, И. Н. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Пояснительный текст и легенда к карте / И. Н. Сафронова, Т. К. Юрковская, И. М. Микляева, Г. Н. Огуреева. – М., 1999. – 64 с.
- Седых, К. Ф. О некоторых реликтовых насекомых южной части Тиманского кряжа / К. Ф. Седых // Энтомологическое обозрение. – 1962. – Т.41, вып. 1. – С. 148–151.
- Седых, К. Ф. О древности энтомофауны горных систем северо-востока Европейской части СССР – Южного Тимана и Полярного Урала / К. Ф. Седых // Природная обстановка и фауна прошлого. – Киев, 1968. – С. 102–122.
- Седых, К. Ф. Происхождение и видовой состав дневных чешуекрылых Полярного Урала и прилегающих к нему областей / К. Ф. Седых // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. – С.132–136.
- Седых, К. Ф. Дневные бабочки / К. Ф. Седых // Природа Сыктывкара и его окрестностей. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1972. – С. 97–104.
- Седых, К. Ф. Высшие чешуекрылые (пос. Якша) / К. Ф. Седых // Труды Печоро-Ильчского гос. заповедника. М., 1976. – Т. 13. – С. 194–196.
- Седых, К. Ф. Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные / К. Ф. Седых. – Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1974. – 192 с.
- Седых, К. Ф. Новые виды, подвиды и дополнения к фауне чешуекрылых Коми АССР / К. Ф. Седых // Географические аспекты охраны флоры и фауны на северо-востоке Европейской части СССР. – Сыктывкар, 1977. – С. 97–108.
- Седых, К. Ф. Новый вид бабочек-сатирид (Lepidoptera, Satyridae) с Полярного Урала / К. Ф. Седых // Труды Всесоюзного энтомологического общества. – Л., 1979. – Т. 61. – С. 117–118.
- Седых, К. Ф. Дневные бабочки Ухтинского района Коми АССР / К. Ф. Седых, Е. Д. Седых // Энтомологическое обозрение. – 1959. – Т. 38, вып. 4. – С. 829–832.
- Семенов-Тянь-Шанский, А. П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1935. – Т. 2, вып. 2–3. – С. 397–410.
- Семкин, Б. И. Методика использования мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ Южного Сихотэ-Алиня) / Б. И. Семкин, Т. А. Комарова. – Владивосток: Тихоокеанский ин-т географии ДВНЦ АН СССР, 1980. – 56 с.

- Семкин, Б. И. Методика математического анализа списков видов насекомых в естественных и культурных биоценозах / Б. И. Семкин, Л. С. Куликова. – Владивосток, 1981. – 73 с.
- Сергеев, М. Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии / М. Г. Сергеев. – Новосибирск: Наука, 1986. – 237 с.
- Сергеев, М. Г. Основные черты сезонной динамики населения булавоусых чешуекрылых в условиях города диффузного типа / М. Г. Сергеев, В. В. Дубатолов // Экология и география членистоногих Сибири. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 100–101.
- Сергиенко, В. Г. Пространственная дифференциация флоры центральной части Европейского Севера / В. Г. Сергиенко. – СПб, 2011. – 116 с.
- Страдомский, Б. В. Голубянки подсемейства *Polyommatae* Европейской России, Центрального и Западного Кавказа / Б. В. Страдомский. – Ростов-на-Дону, 2005. – 148 с.
- Сущев, Д. В. Сообщества булавоусых чешуекрылых в г. Кемерове / Д. В. Сущев // Экополис 2000: Экология и устойчивое развитие города. – М.: Издательство РАН, 2000. – С. 180–182.
- 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.
- Татаринов, А. Г. К характеристике видовой разнообразия дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) национального парка «Югыд ва» / А. Г. Татаринов // Беспозвоночные европейского Северо-Востока. – Сыктывкар, 1999. – С. 45–53.
- Татаринов, А. Г. К характеристике видовой разнообразия дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) Печоро-Илычского заповедника / А. Г. Татаринов // Беспозвоночные европейского Северо-Востока. – Сыктывкар, 1999. – С. 54–64.
- Татаринов, А. Г. Насекомые / А. Г. Татаринов // Земля девственных лесов (Печоро-Илычский заповедник). – Сыктывкар, 2000. – С. 101–108.
- Татаринов, А. Г. Бабочки и жуки / А. Г. Татаринов // Национальный парк «Югыд ва». – М.: Дизайн. Информация. Картография, 2001а. – С. 64–85.
- 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, 2001б. – С. 20–30. – (Труды Коми научного центра УрО РАН. – № 166).
- Татаринов, А. Г. Насекомые Красной книги Республики Коми / А. Г. Татаринов // Атлас Республики Коми. – М.: Феория, 2011. – С. 179–183.

- Татаринов, А. Г. Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) на северо-востоке Русской равнины / А. Г. Татаринов // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, вып. 8. – С. 937–949.
- Татаринов, А. Г. География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России / А. Г. Татаринов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – 255 с.
- Татаринов, А. Г. Структура и пространственная организация фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Урала / А. Г. Татаринов, П. Ю. Горбунов // Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93, вып. 1. – С. 108–128.
- Татаринов, А. Г. Булавоусые чешуекрылые / А.Г. Татаринов, М.М. Долгин. – СПб: Наука, 1999а. – 183 с. – (Фауна европейского Северо-Востока России. – Т. VII, ч. 1).
- 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, 1999б. – 104 с.
- Татаринов, А.Г. К познанию внутривидовой изменчивости бархатницы *Erebia euryale* Esp. (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России / А.Г. Татаринов, М.М. Долгин // Энтомологическое обозрение. – 1999в. – Т. 78, вып. 1. – С. 155–162.
- 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.
- Татаринов, А. Г. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России / А. Г. Татаринов, М. М. Долгин. – СПб: Наука, 2001. – 244 с.
- Татаринов, А. Г. Видовое разнообразие и методы его оценки. Учебное пособие / А. Г. Татаринов, М. М. Долгин. – Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2010. – 44 с.
- Татаринов, А. Г. Лесопатологическая обстановка и защита лесов от вредных насекомых / А. Г. Татаринов, М. М. Долгин // Атлас Республики Коми. – М.: Феория, 2011. – С. 195.
- Татаринов, А. Г. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Большеземельской тундры / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Евразиатский энтомологический журнал. – 2005. – Т. 4, вып. 4. – С. 331–337.
- Татаринов, А. Г. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) европейского севера России: верхнее течение р. Шапкина / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Вестник Поморского ун-та. Сер. «Естественные и точные науки». – 2007а. – №1(11). – С. 70–78.

- 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. – Труды Коми научного центра УрО РАН. Сыктывкар, 2007б. – № 183. – С. 256–265.
- Татаринов, А.Г. Наземные беспозвоночные. Булавоусые чешуекрылые, жалоносные перепончатокрылые, стрекозы / А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала. – Сыктывкар, 2007в. – С. 169–181.
- Татаринов, А. Г. К познанию жизненного цикла и преимагинальных стадий развития бархатницы *Lasiommata petropolitana* (Fabricius, 1787) (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2008. – Т. 113, вып. 2. – С. 68–70.
- 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, 2009а. – С. 66–81. – (Труды Коми научного центра УрО РАН. – № 185).
- 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». – 2009б. – № 1. – С. 68–76.
- Татаринов А. Г. Многолетняя динамика структуры населения булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea, Hesperioidea) сфагнового болота / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Теоретическая и прикладная экология. – 2009в. – № 2. – С. 66–74.
- Татаринов, А. Г. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) европейского севера России: Падимейские озера, верхнее течение р. Большая Роговая / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Вестник Поморского ун-та. Сер. «Естественные и точные науки». – 2010а. – № 1. – С. 72–80.
- Татаринов, А. Г. Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) в северных областях Уральского хребта / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Вестник Поморского ун-та. Серия «Естественные и точные науки». – 2010б. – № 3. – С. 86–89.
- 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, 2010в. – С. 78–83.

- 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. – 2013а. – № 33. – С. 35–40.
- 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. – 2013б. – № 36. – С.47–48.
- Татаринов, А.Г. К вопросу о географической изменчивости чернушки *Erebia euryale* (Esper [1805]) (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Севере России / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Зоологический журнал. – 2013в. – Т. 92, вып. 6. – С. 664–681.
- Татаринов, 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. Татаринов, О. И. Кулакова // Теоретическая и прикладная экология. – 2016. – № 1. – С. 54–61.
- 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.
- 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.
- Татаринов, А. Г. Высшие чешуекрылые Печоро-Илычского заповедника и национального парка «Югыд ва» / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова. – Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2018а. – 156 с.
- Татаринов А. Г. Многолетние изменения структуры населения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) разнотравного луга / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова // Теоретическая и прикладная экология. – 2018б. – №1. – С. 42–50.
- Татаринов, А. Г. Русская номенклатура насекомых европейского северо-востока России: дневные чешуекрылые, стрекозы, прямокрылые / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова. – Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2019. – 136 с. – DOI: 10.31140/book-2018-04.
- Татаринов, А. Г. Чешуекрылые Печоро-Илычского заповедника / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова, А. В. Бобрецов. – Сыктывкар, 2013. – 40 с.
- Татаринов, А. Г. Насекомые Печоро-Илычского заповедника. Часть 1 / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова, А. В. Бобрецов. – Сыктывкар, 2014а. – 40 с.

- Татаринов, А. Г. Насекомые Печоро-Илычского заповедника. Часть 2 / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова, А. В. Бобрецов. – Сыктывкар, 2014б. – 44 с.
- Татаринов, А. Г. Высшие чешуекрылые (Lepidoptera: Rhopalocera, Macroheterocera) Печоро-Илычского заповедника / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова, А. А. Медведев // Труды Печоро-Идычского заповедника. – Сыктывкар, 2015. – Вып. 17. – С. 165–167.
- Татаринов, А. Г. Высшие разноусые чешуекрылые // Фауна европейского Северо-Востока России / А. Г. Татаринов, К. Ф. Седых, М. М. Долгин. – СПб: Наука, 2003. – 223 с. – (Фауна европейского Северо-Востока России. – Т. VII, ч. 2).
- Тихомиров, Б. А. О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре / Б. А. Тихомиров // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.–Л., 1941. – Вып. 1. – С. 315–374.
- Толмачев, А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике / А. И. Толмачев // Журнал Русского ботанического общества. – 1931. – Т. 16, вып. 1. – С. 111–124.
- Толмачев, А. И. О количественной характеристике флор и флористических областей / А. И. Толмачев. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – 37 с.
- Толмачев, А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария / А. И. Толмачев // Ботанический журнал. – 1948. – Т. 33, вып. 2. – С. 161–180.
- Толмачев, А. И. Фитохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии / А. И. Толмачев // Проблемы ботаники. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – Т. 6. – С. 55–65.
- Толмачев, А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения / А. И. Толмачев // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1970. – № 9. – С. 71–83.
- Толмачев, А. И. Введение в географию растений / А. И. Толмачев. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.
- Тыртиков, А. П. Лес на северном пределе в Азии / А. П. Тыртиков. – М.: Товарищество научных Изданий КМК, 1995. – 144 с.
- Ушаков, С. А. Дрейф материков и климаты Земли / С. А. Ушаков, Н. А. Ясаманов. – М.: Мысль, 1984. – 206 с.
- Фалькович, М.И. Сезонное развитие пустынных чешуекрылых (Lepidoptera) Средней Азии и его историко-фаунистический анализ / М. И. Фалькович // Энтомологическое обозрение. – 1979. – Т. 58, вып. 2. – С. 260–281.
- Фасулати, К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных / К. К. Фасулати. – М.: Высшая школа, 1971. – 424 с.

- Физическая география материков и океанов / Под общей ред. А. М. Рябчикова. – М.: Высшая школа, 1988. – 592 с.
- Филатова, Л. Д. Использование мер включения для сравнения комплексов стафилинид в разных местообитаниях / Л. Д. Филатова // Теоретико-графовые методы в биогеографических исследованиях. – Владивосток, 1983. – С. 66–77.
- Фридолин, В. Ю. Фауна Северного Урала как зоогеографическая единица и как биоцено- тическое целое / В. Ю. Фридолин // Труды ледниковых экспедиций. – Л., 1935. – Вып. 4. – С. 245–270.
- Хотинский, Н. А. Голоцен Северной Евразии / Н. А. Хотинский. – М.: Наука, 1977. – 200 с.
- Цветков, Е. В. О двух видах рода *Oeneis* Hübner, 1819 (Lepidoptera: Satyridae) с Полярного Урала / Е. В. Цветков // Эверсманния. – 2006. – Вып. 5. – С. 11–14.
- Цинзерлинг, Ю. Д. Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры / Ю. Д. Цинзерлинг // Известия Главного ботанического сада. – 1929. – Т. 28, вып. 1–2. – С. 95–128.
- Цинзерлинг, Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада Европейской части СССР / Ю. Д. Цинзерлинг // Труды Геоморфологического ин-та АН СССР. – 1932. – Вып. 4. – 377 с.
- Цинзерлинг, Ю. Д. Растительность болот / Ю. Д. Цинзерлинг // Растительность СССР. – М.–Л., 1938. – Т. 1. – С. 355–428.
- Чеботарева, Н. С. Последнее оледенение Европы и его геохронология / Н. С. Чеботарева, И. А. Макарычева. – М.: Наука, 1974. – 254 с.
- Чеботарева, Н. С. Геохронология природных изменений ледниковой области Восточной Европы в валдайскую эпоху / Н. С. Чеботарева, И. А. Макарычева // Палеогеография Европы за последние сто тыс. лет. Атлас-монография. – М.: Наука, 1982. – С. 16–26.
- Челинцев, Н. Г. Маршрутный визуальный учет имаго булавоусых чешуекрылых (проект методики) / Н. Г. Челинцев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. – 2002. – Т. 107, вып. 4. – С. 66–69.
- Чернов, Ю. И. Природная зональность и животный мир суши / Ю. И. Чернов. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
- Чернов, Ю. И. Структура животного населения Субарктики / Ю. И. Чернов. – М.: Наука, 1978. – 167 с.
- Чернов, Ю. И. Тепловые условия и биота Арктики / Ю. И. Чернов // Экология. – 1989. – № 2. – С. 49–57.

- Чернов, Ю. И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы / Ю. И. Чернов // Успехи современной биологии – 1991. – Т. 111, вып. 4. – С. 499–507.
- Чернов, Ю.И. Биота Арктики: таксономическое разнообразие / Ю.И. Чернов // Зоологический журнал – 2002. – Т. 81, вып. 12. – С. 1411–1431.
- Чернов, Ю. И. Южные тундры в системе зонального деления / Ю. И. Чернов, Н. В. Матвеева // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. – С.192–204.
- Чернов, Ю. И. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты / Ю. И. Чернов, Н. В. Матвеева // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122, вып. 1. – С. 26–45.
- Чернов, Ю. И. Биологическое разнообразие и климат / Ю.И. Чернов, Л. Д. Пенев // Успехи современной биологии. – 1993. – Т. 113, вып. 5. – С. 515–531.
- Чернов, Ю. И. Дневные бабочки в фауне Арктики / Ю. И. Чернов, А. Г. Татаринцов // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, вып. 10. – С. 1205–1229.
- Чибилев, А. А. Природное районирование Урала с учётом широтной зональности, высотной поясности и вертикальной дифференциации ландшафтов / А. А. Чибилев, Ант. А. Чибилев // Известия Самарского научного центра РАН, 2012. – Т. 14, № 1(6). – С. 1660–1665.
- Чикишев, А. Г. Природное районирование / А. Г. Чикишев // Урал и Приуралье. – М.: Наука, 1968. – С. 305–349.
- Шакиров, А. В. Физико-географическое районирование Урала / А. В. Шакиров. – Екатеринбург: УрО РАН, 2011. – 618 с.
- Шварц, С. С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса / С. С. Шварц // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. – Свердловск, 1966. – С.21–32.
- Шварцман, Ю. Г. Региональные изменения климата и состояние экосистем европейского Севера России / Ю. Г. Шварцман, И. Н. Болотов, С. А. Игловский // Вековые изменения морских экосистем Арктики. Климат, морской перигляциал, биопродуктивность. – Апатиты, 2001. – С. 101–119.
- Шеляг-Сосонко, Ю. Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Ботанический журнал. – 1980. – Т. 65, вып. 6. – С. 761–774.
- Шенников, А. П. Принципы ботанической классификации лугов / А. П. Шенников // Советская ботаника. – 1935. – Вып.5. – С.35–49.
- Шенников, А. П. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР / А. П. Шенников // Труды Ботанического института АН СССР. – 1940. – Сер. 3. – Вып. 4. – С. 35–46.

- Шернин, А. И. Чешуекрылые / А. И. Шернин, А. Н. Чарушина // Животный мир Кировской области. – Киров, 1974. – Т. 2. – С. 351–477.
- Шмидт, В. М. Статистические методы в сравнительной флористике / В. М. Шмидт. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. – 176 с.
- Шодотова, А. А. Чешуекрылые Бурятии / А. А. Шодотова, С. Ю. Гордеев, С. Г. Рудых, Т. В. Гордеева, П. Я. Устюжанин, В. Н. Ковтунович. – Новосибирск, 2007. – 250 с.
- Штегман, Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики / Б. К. Штегман // Фауна СССР. Птицы. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – Т. 1. – 157 с.
- Штегман, Б. К. О путях формирования фаун и методике их изучения / Б. К. Штегман // Известия Всесоюзного географического общества. – 1950. – Т. 82, № 4. – С. 392–395.
- Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 478 с.
- Юрцев, Б. А. Флора Сунтар-Хаята / Б.А. Юрцев. – Л.: Наука, 1968. – 235 с.
- Юрцев, Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор / Б. А. Юрцев // Ботанический журнал. – 1975. – Т. 60, вып. 1. – С. 69–83.
- Юрцев, Б. А. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор / Б. А. Юрцев // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. – Л.: Наука, 1977. – С. 125–138.
- Юрцев, Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор / Б. А. Юрцев. // Ботанический журнал. – 1997. – Т. 82, вып. 6. – С. 60–70.
- Юрцев, Б. А. Основные понятия и термины флористики: Учеб. пособие по спецкурсу / Б.А. Юрцев, Р. В Камелин. – Пермь: Изд-во ПГУ, 1991. – 80 с.
- Юрцев, Б. А. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики / Б. А. Юрцев, А. А. Зверев, А. Е. Катенин // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89, вып. 11. – С. 1689–1727.
- Юрцев, Б. А. Флористическое ограничение в разделении Арктики / Б. А. Юрцев, А. И. Толмачев, О. В. Ребристая // Арктическая флористическая область. – Л.: Наука, 1978. – С. 9–104.
- Якушко, О. Ф. Изменение климата и формирование природных зон Белоруссии в позднеледниковье и голоцене / О. Ф. Якушко, И. И. Богдель, В. А. Климанов // Палеоклиматы голоцена Европейской территории СССР. – М.: Наука, 1988. – С. 95–104.
- Alatalo, R. V. Problems in the measurement of evenness in ecology / R. V. Alatalo // Oikos. – 1981. – Vol. 37, No 2. – P. 199–204.

- Andersen, B. G. Younger Dryas Ice-Marginal Deposits in Norway / B. G. Andersen, J. Mangerud, R. Sorensen // *Quaternary International*. – 1995. – Vol. 28. – P. 147–169.
- Baev, P. V. Biodiv – program for calculation biological diversity parameters, similarity, niche overlap and cluster analysis. Version 4.1 / P. V. Baev, L. D. Penev. – Sofia: Pensoft, 1993. – 43 p.
- Balletto, E. *Papilio phoebus* de Prunner, 1798: proposed conservation in its accustomed usage by suppression of *Papilio phoebus* Fabricius, 1793 (Insecta, Lepidoptera, Papilionidae) / E. Balletto, S. Bonelli // *Bulletin of Zoological Nomenclature*. – 2014. – Vol. 71 (2). – P. 75–80.
- Berger, L. Systematique du genre *Colias* F. (Lep., Pieridae) / L. Berger // *Lambillionea*. – 1986. – Suppl. 86. – P. 7–8.
- Bolotov, I. N. Northern boundary of the range the Clouded Apollo butterfly *Parnassius mnemosyne* (L.) (Papilionidae): climate influence or degradation of larval host plants? / I. N. Bolotov, M. Yu. Gofarov, A. M. Rykov, A. A. Frolov, Ya. E. Kogut // *Nota lepid.* – 2013. – Vol. 36, No 1. – P.19–33.
- Bozano, G. C. Guide to the Butterflies of the Palearctic region. Satyrinae. Part I. Subfamily Elymniinae. Tribe Lethini / G. C. Bozano. – Milano: Omnes Artes, 1999. – 58 p.
- Bozano, G. C. Guide to the Butterflies of the Palearctic region. Satyrinae. Part III. Tribe Satyrini / G. C. Bozano. – Milano: Omnes Artes, 2002. – 71 p.
- Bozano, G. C. Guide to the Butterflies of the Palearctic region. Nymphalidae. Subfamily Limenitidinae. Part III. Tribe Neptini / G. C. Bozano. – Milano: Omnes Artes, 2008. – 69 p.
- Bozano, G. C. Guide to the Butterflies of the Palearctic region. Pieridae. Part I. Subfamily Pierinae. Tribe Pierini / G. C. Bozano, L. D. Bruno, E. Gallo, V. Sbordoni. – Milano: Omnes Artes, 2004. – 80 p.
- Bozano, G. C. Guide to the Butterflies of the Palearctic region. Lycaenidae. Part I. Subfamily Lycaeninae / G.C. Bozano, Z. Weidenhoffer. – Milano: Omnes Artes, 2001. – 62 p.
- Braby, M. F. Molecular phylogeny and systematics of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionidae): higher classification and biogeography / M. F. Braby, R. Vila, N. E. Piers // *Zool. J. Linn. Soc.* – 2006. – Vol. 147. – P. 239–275.
- Brock J. P., Kauffmann K. Kauffmann Field Guide to Butterflies of North America / J. P. Brock, K. Kauffmann. – Houghton Mifflin Company, 2003. – 391 p.
- Climatic risk atlas of European butterflies. – Sofia–Moscow: Pensoft, 2008. – 710 p.
- Cook, R.E. Variation of species density in North American birds / R. E. Cook // *Syst. Zool.* – 1969. – Vol. 18. – P. 63–84.

- Currie, D. J. Large-scale biogeographical patterns of species richness in trees // D. J. Currie, V. Paquin // *Nature*. – 1987. – Vol. 329. – P. 326–327.
- Danks, H. V. Insect-plant interactions in arctic regions / H. V. Danks // *Revue d'Entomologie du Quebec*. – 1986. – Vol. 31. – P. 52–75.
- Dinca, V. Unexpected layers of cryptic diversity in wood white *Leptidea* butterflies / V. Dinca, V. A. Lukhtanov, G. Talavera, R. Vila // *Nat. Commun.* – 2011. – No 2(324). – P.1–8.
- Douwes, P. Periodical Appearance of Species of the Butterfly Genera *Oeneis* and *Erebia* in Fennoscandia (Lepidoptera: Satyridae) / P. Douwes // *Ent. Gen.* – 1980. – Vol. 6, No 2/4. – P. 151–157.
- Downes, J. A. The Lepidoptera of Greenland; Some Geographic Considerations / J. A. Downes // *Canad. Entomol.* – 1966. – Vol. 98, No 11. – P. 1135–1144.
- Ferris, C. D. A proposed revision of Non-Arctic *Parnassius phoebus* Fabricius in North America (Papilionidae) / C. D. Ferris // *J. Res. Lepid.* – 1976. – Vol. 15, No 1. – P. 1–22.
- Fowler, J. *Practical statistics for field biology* / J. Fowler, L. Cohen. – Manchester: Open University Press, 1997. – 228 p.
- Gall, L. F. Measuring the Size of Lepidopteran Populations / L. F. Gall // *Journal of Research on the Lepidoptera*. – 1985. – Vol. 24, No 2. – P. 97–116/
- Geiger, H. Evidence for speciation within nominal *Pontia daplidice* (Linnaeus, 1758) in southern Europe (Lepidoptera: Pieridae) / H. Geiger, H. Descimon, A. Scholl // *Nota lepid.* – 1988. – Vol. 11, No 1. – P. 7–20.
- Gómez-Aparicio, L. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants / L. Gómez-Aparicio, R. Zamora, J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro, E. Baraza // *Ecol. Appl.* – 2004. – Vol. 14 (4). – P. 1128–1138.
- Gorbunov, P. Y. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea) / P. Y. Gorbunov. – Ekaterinberg: Thesis, 2001. – 320 p.
- Gorbunov, P. The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature / P. Gorbunov, O. Kosterin. – Moscow: Rodina and Fodio – Cheliabinsk: Gallery Fund, 2003. – Vol. 1. – 392 p.
- Gorbunov, P. The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature / P. Gorbunov, O. Kosterin. Moscow: Rodina and Fodio, 2007. – Vol. 2. – 408 p.
- Greishuber, J. Guide to the Butterflies of the Palearctic region. Pieridae. Part 2. Subfamily Coliadinae. Tribe Coliadini / J. Greishuber. – Milano: Omnes Artes, 2014. – 86 p.

- Greishuber, J. The Genus *Colias* Fabricius, 1807. Jan Haugum's annotated catalogue of the Old World *Colias* (Lepidoptera, Peiridae) / J. Greishuber, B. Worthy, G. Lamas. – Pardubice: Tshikolovets Publications, 2012. – 438 p.
- Haila, Y. Quantitative versus qualitative distribution patterns of birds in the western Palearctic taiga / Y. Haila, O. Järvinen, S. Raivio // Ann. Zool. Fennici. – 1987. – Vol. 24. – P. 179–194.
- Hanus, J. *Parnassius phoebus* (Fabricius, 1793), a misidentified species (Lepidoptera: Papilionidae) / J. Hanus, M.-L. Theye // Nachr. entomol. – Ver. Apollo, 2010. – Vol. 31, No 1–2. – P. 71–84.
- Hanus, J. Supplements to *Parnassius phoebus* (Fabricius, 1793), a misidentified species (Lepidoptera: Papilionidae) / J. Hanus, M.-L. Theye // Nachr. entomol. Ver. Apollo, 2011. – Vol. 32, No 1–2. – P. 25–27.
- Higgins, L. G. Butterflies of Britain and Europe / L. G. Higgins, N. D. Riley London: Harper Collins Publisher, 1993. – 384 p.
- Hubalek, Z. Measures of species diversity in ecology: an evaluation / Z. Hubalek // Folia Zool. – 2000. – Vol. 49. – No 4. – P. 241–260.
- Hulten, E. Outlines of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary Period / E. Hulten Stockholm, 1937. – 168 p.
- Huston, M. A. Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes / M. A. Huston. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. – 681 p.
- Karsholt, O. The Lepidoptera of Europe. A distributional Checklist / O. Karsholt, J. Razowski. – Venmark: Apollo Books, 1996. – 380 p. + CD-ROM.
- Kogure, M. Illustrated catalogue of the genus *Erebia* in color / M. Kogure, Y. Iwamoto // Yadoriga. – 1992. – No 150. – P. 2–33.
- Kogure, M. Illustrated catalogue of the genus *Erebia* in color / M. Kogure, Y. Iwamoto // Yadoriga. – 1993. – No 154. – P. 2–38.
- Kostrowicki, A. S. Geography of the Palearctic Papilionidea / A. S. Kostrowicki. – Krakow, 1969. – 378 p.
- Kozlov, M. V. Lepidoptera of Arkhangelsk oblast of Russia: a regional checklist / M. V. Kozlov, Ja. Kullberg, V. E. Zverev // Entomol. Fennica. – 2014. – Vol. 25. – P. 113–141.
- Kullberg, J. Moths and Butterflies (Insecta: Lepidoptera) of the Russian Arctic islands in the Barents Sea / J. Kullberg, B. Yu. Filippov, V. M. Spitsyn, N. A. Zubrij, M. V. Kozlov // Polar Biology – 2019. – No 42. – P. 335–346.
- Layberry R.A., Hall P.W., Lafontaine D.J. The Butterflies of Canada. / R.A. Layberry, P.W. Hall, D.J. Lafontaine. – Toronto: University of Toronto Press, 1998. 280 p.

- Lukhtanov, V. A. Nymphalidae V, *Oeneis* / V. A. Lukhtanov, U. F. J. Eitschberger // Erich Bauer, Thomas Frankenbach. Butterflies of the World. – Keltern, 2000. – Part 11. – 12 p. – 26 pl. – pl. A,B.
- Lukhtanov, V. A. Catalogue of the genera *Oeneis* and *Davidiana* / V. A. Lukhtanov, U. F. J. Eitschberger // Erich Bauer, Thomas Frankenbach. Butterflies of the World. – Keltern, 2001. – Supplement 4. – 36 p.
- Lukhtanov, V. A. Die Tagfalter Nordwestasiens (Lepidoptera, Diurna) / V. A. Lukhtanov, A. G. Lukhtanov. – Herbiopoliana, 1994. – No 3. – 440 p. – 56 Taf.
- Lukhtanov, V. A. *Papilio phoebus* Fabricius, 1793 (currently *Parnassius phoebus*; Insecta, Lepidoptera): proposed conservation of prevailing usage of the specific name and that of *Doritis ariadne* Lederer, 1853 (currently *Parnassius ariadne*) by the designation of a neotype / V. A. Lukhtanov, J. P. Pelham, A. V. Cotton, J. V. Colhoun // Bulletin of Zoological Nomenclature. – 2019. – Vol. 76. – P. 14–22.
- MacArthur, R. H. Geographical ecology: Patterns in the distribution / R. H. MacArthur. – London: Harper and Row, 1972. – 262 p.
- Mutanen, M. Comprehensive gene and taxon coverage elucidates radiation patterns in moths and butterflies / M. Mutanen, N. Wahlberg, L. Kaila // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2010. – Vol. 277. – P. 2839–2848. – doi: 10.1098/rspb.2010.0392.
- Nesina, M. V. Statistical analysis of the phenological communities / M. V. Nesina // Proceedings of the International Meeting «Ecology and Statistical Methods». – Niort, 1994.
- Nieukerken van, E.J. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758 / E. J. Nieukerken van, L. Kaila, I. J. Kitching, N. P. Kristensen et al. // Zootaxa. – 2011. – No 3148. – P. 212–221.
- Pekkarinen, A. Notes on the biology and taxonomy of *Clossiana thore* (Hb.) (Lepidoptera, Nymphalidae) / A. Pekkarinen // Ann. Ent. Fenn. – 1977. – Vol. 43, No 1. – P. 3–6.
- Penev, L. Concrete biotas – a neglected concept in biogeography? / L. Penev // Global Ecology and Biogeography. – 1997. – Vol. 6. – P. 91–96.
- Pohl, G.R. An annotated list of the Lepidoptera of Alberta, Canada / G. R. Pohl, G. G. Anweiler, B. Ch. Schmidt, N. G. Kondla // Zookeys. – 2010. – Vol. 38. – P. 1–549.
- Pollard, E. A method for assessing changes in the abundance of butterflies / E. Pollard // Biol. Conserv. – 1977. – Vol. 12, No 2. – P. 115–134.
- Pollard, E. Monitoring butterflies for ecology and conservation. The British butterfly monitoring scheme / E. Pollard, T. J. Yates. – London: Chapman & Hall, 1993. – 274 p.
- Poppius, B. Beitrage zur Kenntniss der LepidoptereFauna der Halbinsel Kanin / B. Poppius // Acta Societatis Pro Fauna et Flora Fennica. – 1906. – B. 28, No 3. – S. 1–11.

- Porter, A. H. The *Pontia daplidice* – *edusa* hybrid zone in Northwestern Italy / A. H. Porter, R. Wenger, H. Geiger, A. Scholl, A. M. Shapiro // *Evolution*. – 1997. – Vol. 51(5). – P. 1561–1573.
- Ramires-Restrepo L. Butterflies in the city: a review diurnal Lepidoptera / L. Ramires-Restrepo, I. MacGregor-Fors // *Urban Ecosyst.* – 2016. – 12 p. – DOI: 10.1007/s11252-016-0579-4.
- Rebel, H. Lepidoptera von Novaja Semlja / H. Rebel // Report of the Scientific Results of the Norwegian Expedition to Novaya Zemlya 1921. – 1923. – No 7. – 15 S. – 1 Taf.
- Regier, J.C. Toward reconstructing the evolution of advanced moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia): an initial molecular study / J. C. Regier, A. Zwick, M. P. Cummings, A. Y. Kawahara et al. // *Evolutionary Biology*. – 2009. – Vol. 9(1). – 280 p. – doi: 10.1186/1471-2148-9-280.
- Rohde, K. Rapoport's Rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity / K. Rohde // *Biodiversity Letter*. – 1996. – Vol. 3. – No 1. – P. 10–13.
- Roine, A. Butterflies of Europe. / A. Roine – Lepibase Software. – 2000. – CD. – Ver.2.0.
- Sañudo-Restrepo, C. P. Biogeography and systematics of *Aricia* butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae) / C. P. Sañudo-Restrepo, V. Dincă, G. Talavera, R. Vila // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2013. – Vol. 66. – P. 369–379.
- Scott, J. A. The Butterflies of North America. A natural History and Field Guide / J. A. Scott–Stanford, 1986. – 583 p.
- Seebohm, H. Siberia in Europe: a visit to the valley of the Petchora, in North-East Russia; with description of the natural history, migration of birds, etc. / H. Seebohm. – London: John Murray, 1880. – 311 p.
- Shields, O. Hilltopping / O. Shields // *Journal of Research of Lepidoptera*. – 1968. – Vol. 6. – P. 69–179.
- 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*. – 2014. – Vol. 25 (for 2012), No 7. – P. 393–400.
- Tennet, J. A checklist of the satyrine genus *Erebia* (Lepidoptera) (1758–2006) / J. Tennet // *Zootaxa*. – 2008. – No 1900. – 109 p.
- Tolman, T. Butterflies of Britain & Europe. Collings Field Guide / T. Tolman. – London, 2001. – 320 p.
- Tshikolovets, V. V. Butterflies of Eastern Europe, Urals and Caucasus. A new illustrated guide / V. V. Tshikolovets – Kiev, 2003. – 176 p.
- Tshikolovets, V. V. Butterflies of Europe and the Mediterranean area / V. V. Tshikolovets. – Pardubice: Tshikolovets Publications, 2011. – 544 p.

- Turin, H. Checklist and atlas of the genus *Carabus* Linnaeus in Europe (Coleoptera, Carabidae) / H. Turin, A. Casale, O.L. Kryzhanovskij, K.V. Makarov, L.D. Penev. – Leiden: Univ. Book, 1993. – 80 p.
- Tuzov, V. K. Guide to the Butterflies of the Palearctic region. Nymphalidae. Part I / V. K. Tuzov. – Milano: Omnes Artes, 2003. – 64 p.
- Tuzov, V. K. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera) / V. K. Tuzov, P. V. Bogdanov, S. V. Churkin et al. – Sofia–Moscow: Pensoft, 1997. – Vol. 1. – 480 p. – 79 col. pl.
- Tuzov, V. K. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera) / V. K. Tuzov, P. V. Bogdanov, S. V. Churkin et al. Sofia-Moscow: Pensoft, 2000. – Vol. 2. – 600 p. – 88 col. pl.
- Tuzov, V. K. Guide to the Butterflies of the Palearctic region. Nymphalidae. Part II / V. K. Tuzov, G. C. Bozano. – Milano: Omnes Artes, 2006. – 57 p.
- Yamamoto, M. Notes on the methods of belt transect census of butterflies / M. Yamamoto // J. Fac. Sci. Hockaido Univ. – 1975. – Ser. VI. Zool. – Vol. 20. – № 1. – P. 53–58.
- Velichko, A. A. Late Pleistocene paleoclimatic reconstructions / A. A. Velichko // Late Quaternary environments of the Soviet Union. – Minneapolis: Univ. Minnesota Press, 1984. – P. 261–285.
- Verhulst, J. T. Les *Colias* du Globe. Monograph of the genus *Colias* / J.T. Verhulst. – Koltern, 2000a. – Vol. 1. – 263 p.
- Verhulst, J. T. Les *Colias* du Globe. Monograph of the genus *Colias* / J.T. Verhulst. – Koltern, 2000b. – Vol. 2. – 368 p.
- Virtanen, T. Climate change and macrolepidopteran biodiversity in Finland / T. Virtanen, S. Neuvonen // Chemosphere: Global Change Science. – 1999. – Vol. 1. – P. 439–448.
- Wahlberg, N. Towards a better understanding of the higher classification of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea) / N. Wahlberg, E. Weingartner, S. Nylin // Molecular phylogenetics and evolution. – 2003. – Vol. 28. – P. 473–484.
- Wahlberg, N. Phylogenetic relationship and historical biogeography of tribe and genera in the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae) / N. Wahlberg, A. W. Z. Brower, S. Nylin // Biol. J. of the Linnean Soc. – 2005. – Vol. 86. – P. 227–251.
- Warren, B.C.S. Monograph of the genus *Erebia* / B.C.S. Warren. – London: British Museum (Natural History), 1936. – 407 p. – 104 pl.
- Whittaker, R. N. Communities and ecosystems / R. N. Whittaker. – New-York– London: Macmillan, 1970. – 162 p.

- Whittaker, R. N. Evolution and measurement of species diversity / R. N. Whittaker // *Taxon*. – 1972. – Vol. 21, No 2/3. – P. 213–251.
- Whittaker, R. N. Evolution of species diversity in land communities / R. N. Whittaker // *Evol. Biol.* – 1977. – Vol. 10. – P. 1–67.
- Williams, P. H. Measuring more of biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness? / P. H. Williams, K. J. Gaston // *Biol. Conserv.* – 1994. – Vo. 67. – P. 2011–2017.

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА УРАЛЬСКОГО
ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

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)

03.02.05 – Энтомология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

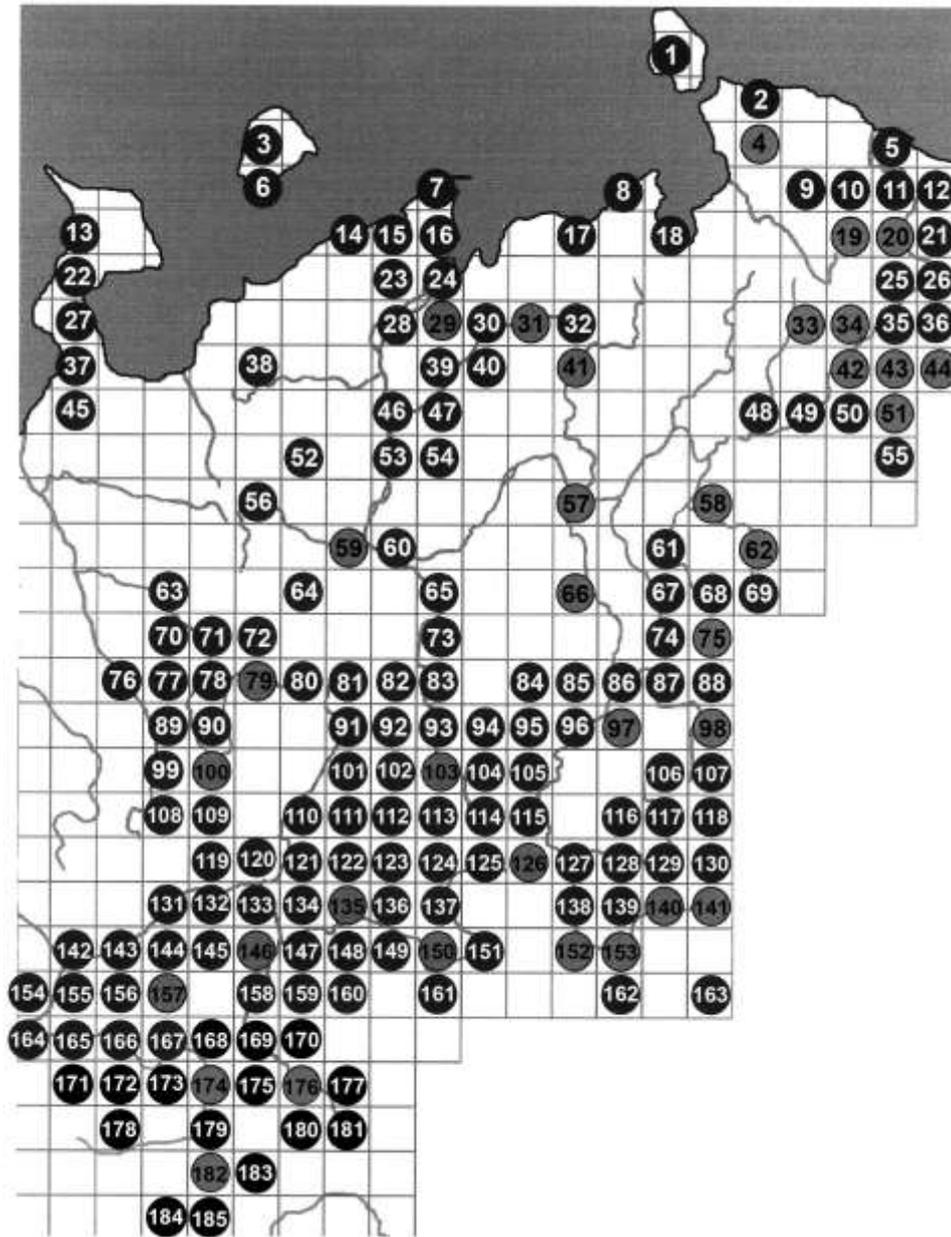
ТОМ II
ПРИЛОЖЕНИЯ

Сыктывкар – 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

Приложение 1 Локальные фауны булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.....	383
Приложение 2 Аннотированный список булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.....	394
Приложение 3 Состав и номенклатура ареальных групп видов булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России	433
Приложение 4 Видовой состав аркто-бореальных фаун булавоусых чешуекрылых различных географических секторов Евразии и Северной Америки.....	449
Приложение 5 Карты-схемы распространения и представленности булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России.....	464
Приложение 6 Изменение региональной активности видов булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте европейского Северо-Востока России.....	501
Приложение 7 Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России.....	528
Приложение 8 Состав, показатели обилия и разнообразия видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России.....	549
Приложение 9 Перечень (список) видов булавоусых чешуекрылых, включенных в Красную книгу Республики Коми.....	603

**Локальные фауны булавоусых чешуекрылых европейского
Северо-Востока России**



Кружками на карте обозначены обследованные ЛФ. В таблице представлен их список с привязкой к географическим объектам на местности (населенный пункт, горная вершина, река, озеро и т.п.), расположением в схеме ландшафтно-зонального районирования, указанием источников материала. ЛФ перечисляются по порядку в направлении с северо-запада на юго-восток. Условные названия им присвоены по одному из географических объектов. Серым цветом выделены наиболее полно изученные и анализируемые в работе 34 ЛФ булавоусых чешуекрылых ЕСВР. В таблице они выделены курсивом.

№ п/п	Условное название фауны	Краткое описание
1	Вайгач	Ненецкий АО, о. Вайгач. Подзона типичных тундр. Сборы А.А. Колесниковой в 2004 г., материалы ИЭПС УрО РАН.
2	Амдерма	Ненецкий АО, Югорский п-ов, окрестности пос. Амдерма. Подзона типичных тундр. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, ИЭПС УрО РАН.
3	Кривое	Ненецкий АО, о. Колгуев, окрестности оз. Кривое. Подзона типичных тундр. Материалы Зоомузея СыктГУ.
4	<i>Малая Падея</i>	Ненецкий АО, Пай-Хой, гряда Малая Падея, озера Сейрахато, Васьяхалто, Янгорейто, верховья рр. Васьяха и Янгорей. Подзона типичных тундр. Сборы автора и А.Н. Зиновьевой в 2010 г.
5	Усть-Кара	Ненецкий АО, окрестности пос. Усть-Кара. Подзона типичных тундр. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
6	Бугрино	Ненецкий АО, о. Колгуев, окрестности пос. Бугрино. Подзона южных тундр. Материалы Зоомузея СыктГУ, лит. сведения (Болотов, 2011).
7	Кузнецкая	Ненецкий АО, Малоземельская тундра, сев. побережье Кузнецкой губы. Печорская провинция, подзона типичных тундр. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
8	Варандей	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, окрестности пром. пос. Варандей, оз. Большой Торавэй. Печорская провинция, подзона типичных тундр. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
9	Сибирчатаяха	Ненецкий АО, юж. отроги Пай-Хоя, верховья р. Сибирчатаяха. Подзона типичных тундр. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
10	Ховраты	Граница Республики Коми и Ненецкого АО, сев.-вост. окраина Большеземельской тундры, ср. теч. р. Силоваяха, озера Парматы, Ховраты, Уткагы, гряда Изьямыльк. Подзона типичных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2015 г., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
11	Средняя Кара	Граница Ненецкого АО и Ямало-Ненецкого АО, Полярное Приуралье, ср. теч. р. Кара. Подзона типичных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2007, 2018 гг., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, лит. сведения (Кузнецов, 1925).
12	Константинов Камень	Ямало-Ненецкий АО, Заполярный Урал, горный массив Константинов Камень. Подзона типичных тундр. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
13	Канинский Камень	Ненецкий АО, п-ов Канин, ср. теч. р. Месна. Канинско-Тиманская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2014 г.
14	Сенгейский	Ненецкий АО, Малоземельская тундра, пос. Сенгейский, юж. побережье Сенгейского прол. Печорская провинция, подзона южных тундр. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
15	Колоколкова	Ненецкий АО, Малоземельская тундра, юж. побережье губы Колоколкова. Подзона южных тундр. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
16	Коровинская	Ненецкий АО, Малоземельская тундра, сев. побережье Коровинской губы. Печорская провинция, подзона типичных тундр. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
17	Черная	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, ниж. теч. р. Черная (Пайяха). Печорская провинция, подзона типичных тундр. Сборы С.К. Кочанова в 2009 г.
18	Море-Ю	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, ниж. теч. и устье р. Море-Ю. Печорская провинция, подзона южных тундр. Сборы С.К. Кочанова в 2013 г.
19	<i>Хальмер-Ю</i>	Граница Республики Коми и Ненецкого АО, Заполярное Предуралье, ниж. теч. р. Хальмер-Ю от водопадов до устья, оз. Хальмерты, р. Силоваяха в районе озер Тройное и Круглое. Воркутинская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2004, 2012 гг.
20	<i>Верхняя Кара</i>	Граница Республики Коми и Ямало-Ненецкого АО, Заполярный Урал,

		верх. течение р. Кары в районе г. Борзова и хр. Оченыр. Подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2007, 2010 гг.
21	Щучьи озера	Ямало-Ненецкий АО, Заполярный Урал, озера Б. и М. Щучье. Подзона южной тундры. Сборы автора в 1993 г.
22	Шойна	Ненецкий АО, п-ов Канин, окрестности пос. Шойна. Канинско-Тиманская провинция, подзона южных тундр. Лит. сведения (Болотов, 2011).
23	Ненецкая гряда	Ненецкий АО, Малоземельская тундра, Ненецкая гряда. Печорская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2012 г.
24	Голодная губа	Ненецкий АО, Малоземельская тундра, оз. Голодная губа. Печорская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2012 г.
25	Малая Уса	Республика Коми, Заполярный Урал, ср. течение р. М. Уса. Подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2008 г.
26	Проточное	Республика Коми, Заполярный Урал, озера Проточное и Усваты, г. Саурипэ, верх. теч. р. М. Уса. Подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2008 г.
27	Сяторей	Ненецкий АО, п-ов Канин, оз. Щучье (Сяторей). Канинско-Тиманская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2014 г.
28	Великовисочное	Ненецкий АО, окрестности с. Великовисочное. Печорская провинция, полоса лесотундры. Сборы автора и А.В. Юркина в 1997 г.
29	<i>Нарьян-Мар</i>	Ненецкий АО, окрестности г. Нарьян-Мар. Печорская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора, А.В. Юркина и О.И. Кулаковой в 1997, 2003, 2012, 2016 гг.
30	Веснию	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, р. Веснию. Печорская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2003 г.
31	<i>Шапкина-1</i>	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, верх. теч. р. Шапкина, якорная стоянка «Буровая-23». Печорская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2003 г.
32	Янгеч-Мыльк	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, верховья р. Янгеч-Вож, гряда Янгеч-Мыльк. Печорская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора и А.В. Юркина в 1997 г.
33	<i>Падимейты</i>	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, Б. и М. Падимейские озера, оз. Коматы, верх. теч. р. Б. Роговая. Печорская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2009 г.
34	<i>Воркута</i>	Республика Коми, окрестности г. Воркуты. Заполярное Предуралье, Воркутинская провинция, подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1993, 1997, 2004, 2007–2010, 2012, 2015 гг., лит. сведения (Седых, 1974, 1977, Горбунов, Ольшванг, 1993; Татаринцов, Горбунов, 2014).
35	Хребтовый	Республика Коми, Заполярный Урал, комплексный заказник «Хребтовый», нижнее течение р. Няю. Подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2008 г.
36	Ханмей	Ямало-Ненецкий АО, Заполярный Урал, хр. Ханмей-Хой. Подзона южных тундр. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1993, 2013 гг.
37	Несь	Ненецкий АО, п-ов Канин, окрестности с. Несь, оз. Феклистова. Канинско-Тиманская провинция, южная полоса лесотундры. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2014 г., лит. сведения (Болотов, 2011).
38	Светлая	Ненецкий АО, Тиманская тундра, междуречье Б. Светлой и Белой. Канинско-Тиманская провинция, полоса лесотундры. Сборы О.Ю. Минеева в 2014 г.
39	Шапкина-2	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, ср. теч. р. Шапкина, бывший пос. геологов, якорная стоянка «Буровая-1». Печорская провинция, южная полоса лесотундры. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2003 г.
40	Шапкина-3	Республика Коми, Большеземельская тундра, ср. теч. р. Шапкина, изба Вонга. Печорская провинция, южная полоса лесотундры. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2003 г.
41	<i>Харьягинский</i>	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, окрестности пром. пос. Харьягинский. Печорская провинция, северная полоса лесотундры. Сборы автора и А.В. Юркина в 1997 г.
42	<i>Сейда</i>	Ненецкий АО, окрестности ст. Сейда, ниж. теч. р. Сейда. Полярное Приуралье. Северная полоса лесотундры. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1993, 1994, 1997, 1999, 2001, 2007, 2008, 2013, 2017–2019 гг., лит. сведения

		(Седых, 1974, 1977; Горбунов, Ольшванг, 1993).
43	<i>Полярный Урал</i>	Республика Коми, Полярный Урал, 98–120-й км ж/д ветки Сейда – Лабьтнанги, верх. теч. р. Собь, южные отроги хребтов Б. и М. Пайпудынский, северная полоса лесотундры. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1993, 1994, 1997, 1999, 2001, 2008, 2013 гг., 2017–2019 гг., лит. сведения (Седых, 1974, 1977; Коршунов и др., 1985; Горбунов, Ольшванг, 1993; Татаринов, Горбунов, 2014).
44	<i>Красный Камень</i>	Ямало-Ненецкий АО, Полярный Урал, 129–150 км ж/д ветки Сейда – Лабьтнанги, вост. отроги горного массива Рай-Из (Красный Камень), горные вершины Яркеу, Сланцевая. Северная полоса лесотундры. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1993, 1994, 1997, 1999, 2001, 2008, 2017–2019 гг. лит. сведения (Седых, 1974, 1977; Коршунов и др., 1985; Горбунов, Ольшванг, 1993; Татаринов, Горбунов, 2014).
45	Кабанова	Ненецкий АО, окрестности оз. Кабанова. Канинско-Тиманская провинция, порубежье лесотундры и таежной зоны. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2014 г.
46	Новый Бор	Республика Коми, окрестности пос. Новый Бор, устье р. Шапкина. Печорская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2003 г.
47	Шапкина-4	Республика Коми, Большеземельская тундра, окрестности бывшей дер. Шапкино. Печорская провинция, порубежье полосы лесотундры и крайнесеверной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2003 г.
48	Большая Роговая	Граница Республики Коми и Ненецкого АО, ниж. теч. р. Б. Роговая. Печорская провинция, южная полоса лесотундры. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2010 г.
49	Абезь	Республика Коми, окрестности ж/д ст. Абезь. Печорская провинция, Полярное Приуралье, южная полоса лесотундры. Сборы автора в 1993, 1994, 2013 гг.
50	Юньяха	Республика Коми, пос. Мескашор, ср. теч. р. Юньяха. Печорская провинция, южная полоса лесотундры. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2007 г.
51	<i>Пагаты</i>	Республика Коми, озера Пагаты, Б. Лохорта. Полярный Урал, южная полоса лесотундры. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2007, 2010 гг.
52	Тобыш	Республика Коми, ср. теч. р. Тобыш. Тиманская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2009 г.
53	Окунев Нос	Республика Коми, оз. Ыджид-Косты, с. Окунев Нос. Печорская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2009 г.
54	Океан	Республика Коми, болотный заказник «Океан», оз. Нижнее Маерское. Печорская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2009 г.
55	Кокпела	Граница Республики Коми и Ханты-Мансийского АО, перевал Кокпельский. Полярный Урал, полоса лесотундры. Сборы автора в 1990 г.
56	Косма	Республика Коми, нижн. теч. р. Косма, оз. Косминское. Тиманская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Материалы музея Природы Земли г. Ухты.
57	<i>Усинск</i>	Республика Коми, окрестности г. Усинска, с. Усть-Уса. Печорская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора в 1990, 1997 гг., материалы Зоомузея СыктГУ и научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
58	<i>Инта</i>	Республика Коми, окрестности г. Инты. Печорская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора в 1989, 1990, 1997, 2000, 2006, 2019 гг., материалы Зоомузея СыктГУ и научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН., лит. сведения (Седых, 1974).
59	<i>Усть-Цильма</i>	Республика Коми, окрестности с. Усть-Цильма, нижн. теч. рр. Цильма и Пижма. Печорская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора, О.И. Кулаковой, С.В. Пестова в 1989, 1990, 2003, 2006, 2009 гг., лит. сведения (Седых, 1974).
60	Щельяюр	Республика Коми, окрестности пос. Щельяюр, с. Усть-Ижма. Печорская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора, О.И. Кулаковой в 1989, 2003 гг.
61	Косью	Республика Коми, ср. теч. р. Косью, окрестности ст. Косью. Печорская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора в 2011 г.

62	<i>Малды-Нырџ</i>	Республика Коми, Приполярный Урал, сев. отроги хр. Малды-Нырџ (Северные Малды), терр. национального парка «Югџд ва». Подзона крайне-северной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2000, 2019 гг., Н.И. Филиппова в 2013, 2014 гг., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
63	Вожгора	Архангельская обл., окрестности с. Вожгора. Двинско-Мезенская провинция, подзона северной тайги. Сборы А.В. Бобрецова, материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, лит. сведения (Kozlov et al., 2014).
64	Пижма	Республика Коми. Комплексный заказник «Пижемский». Тиманская провинция, подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора в 1989 г., А.В. Бобрецова в 2013 г., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
65	Ижма	Республика Коми, окрестности с. Ижма. Печорская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1983, 1984, 1989, 1990, 1991, 2000, 2003 гг., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
66	<i>Печора</i>	Республика Коми, окрестности г. Печора, пос. Кожва. Печорская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1989, 1990, 1991, 1997, 2000, 2005, 2006 гг., лит. сведения (Седых, 1974), материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
67	Вангыр-1	Республика Коми, Приполярный Урал и Предуралье, р. Вангыр от горных вершин Сундук и Лапа-Пай до устья, терр. национального парка «Югџд ва». Подзона северной тайги. Сборы автора в 2011 г.
68	Манарага	Республика Коми, Приполярный Урал, г. Манарага, истоки р. Ломесьвож, плато Оленеводов, терр. национального парка «Югџд ва». Подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2006 г., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
69	Балбанты	Республика Коми, Приполярный Урал, оз. Верхние Балбанты, истоки р. Балабан-Ю, терр. национального парка «Югџд ва», г. Карпинского. Подзона крайнесеверной тайги. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
70	Пысса	Республика Коми, комплексный заказник «Пысский». Двинско-Мезенская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1991 г., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
71	Большая Пысса	Республика Коми, окрестности с. Большая Пысса. Двинско-Мезенская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1991 г., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
72	Нижняя Пузла	Республика Коми, комплексный заказник «Удорский», верх. и ср. теч. р. Нижняя Пузла. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2011 г.
73	Том	Республика Коми, окрестности пос. Том, ср. теч. р. Ижма. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1983, 1984, 1989, 1990, 1991, 1998, 2000, 2003 гг.
74	Большая Сыня	Республика Коми, Приполярный Урал, верх. теч. р. Б. Сыня, терр. национального парка «Югџд ва». Подзона крайнесеверной тайги. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, лит. сведения (Кузнецов, 1925).
75	<i>Вангыр-2</i>	Республика Коми, Приполярный Урал, верх. теч. р. Вангыр от ручья Медвежий до горных вершин Сундук и Лапа-Пай, терр. национального парка «Югџд ва». Подзона крайнесеверной тайги. Сборы автора в 2011 г.
76	Важгорт	Республика Коми, окрестности с. Важгорт. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1998 г., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
77	Содзим	Республика Коми, комплексный заказник «Содзимский». Двинско-Мезенская провинция, подзона северной тайги. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
78	Чернутьево	Республика Коми, окрестности с. Чернутьево. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1991 г., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
79	<i>Верхнемезенск</i>	Республика Коми, окрестности бывшего пос. Верхнемезенск. Республика Коми. Двинско-Мезенская провинция, подзона северной тайги. Сборы

		автора и О.И. Кулаковой в 1991, 1998, 2011 г., А.А. Медведева в 1997 г.
80	Ворыквa	Республика Коми, ср. теч. р. Ворыквa. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1990 г.
81	Верхняя Вымь	Республика Коми. Верховья р. Вымь. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1990 г.
82	Белая Кедва	Республика Коми, комплексный заказник «Белая Кедва». Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1989, 1990, 1991 гг., А.А. Медведева в 2005 г.
83	Кедвавом	Республика Коми. Окрестности с. Кедвавом, ниж. теч. р. Кедва. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1983, 1984, 1989, 1990, 1991, 2000, 2003 гг.
84	Малая Пера	Республика Коми, окрестности ж.-д. ст. и р. Малая Пера. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1983, 1984, 1989, 2000 гг.
85	Лемью	Республика Коми, ср. и нижн. теч. р. Лемью. Печорская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 2000 г.
86	Усть-Щугер	Республика Коми, Северное Предуралье, окрестности д. Усть-Щугер. Подзона северной тайги. Сборы автора в 1983, 2005 гг., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
87	Нижний Щугер	Республика Коми, Северный Урал, ниж. теч. р. Щугер, терр. национального парка «Югыд ва». Подзона северной тайги. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
88	Паток	Республика Коми, Приполярный Урал, верховья рр. Паток и М. Паток до среднего течения, г. Лорцемпея, терр. национального парка «Югыд ва». Подзона северной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1995, 2006 гг., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
89	Ертом	Республика Коми, окрестности с. Ертом. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1991, 1998 гг.
90	Макар-Ыб	Республика Коми, окрестности д. Макар-Ыб. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1991, 1998 гг.
91	Касьян-Кедва	Республика Коми. окрестности пос. Касьян-Кедва. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора 1989, 1990, 2005 гг.
92	Сюзью	Республика Коми, комплексный заказник «Чутынский», ср. теч. р. Сюзью. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990, 1991, 2000, 2005, 2013 гг.
93	Аким	Республика Коми, окрестности д. Аким, нижнее течение р. Сюзью. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1983, 1984, 1989, 1990, 2000, 2005, 2014 гг.
94	Керки	Республика Коми, окрестности пос. Керки. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1983, 1984, 1989, 2000, 2005 гг.
95	Велью	Республика Коми. Верх. и ср. теч. р. Велью. Печорская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2000, 2005, 2013 гг.
96	Дутово	Республика Коми, окрестности с. Дутово. Печорская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1983, 1990, 2000 гг.
97	<i>Вуктыл</i>	Республика Коми, окрестности г. Вуктыл, пос. Лемтыбож, с. Подчерье. Печорская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1984, 1986, 1989, 1991, 1995, 1996, 2000, 2005 гг.
98	<i>Верхний Щугер</i>	Республика Коми, Приполярный Урал, бывшая метеостанция «Верхний Щугор», горные массивы Сумах-Ньер, Ууты, Шохтар-Орнарт, терр. национального парка «Югыд ва». Подзона северной тайги. Сборы автора и А.В. Юркина в 1996 г.
99	Лоптюга	Республика Коми, нижн. теч. р. Лоптюга. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2011 гг., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
100	<i>Кослан</i>	Республика Коми, окрестности с. Кослан, пос. Усогорск. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1991, 1998, 2011 гг., материалы Зоомузея СыктГУ, научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
101	Коин	Республика Коми, ниж. и ср. теч. р. Коин, бывшая д. Усть-Коин. Двинско-Мезенская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 2005 г., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
102	Тобысь	Республика Коми, ср. теч. р. Тобысь. Тиманская провинция, порубежье

		подзона северной и средней тайги. Сборы автора в 1993–2014 гг.
103	Ухта	Республика Коми, окрестности г. Ухты, поселки Водный, Ярега, Гэрдбель. Тиманская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1982–1986, 1989–2019 гг., лит. сведения (Седых, 1974, 1977).
104	Нижний Одес	Республика Коми, окрестности пос. Нижний Одес. Тиманская провинция, подзона северной тайги. Сборы автора в 1989–2014 гг., лит. сведения (Седых, 1974).
105	Шердино	Республика Коми, окрестности сел Шердино, Дёма. Печорская провинция, порубежье подзона средней тайги. Сборы автора в 2000 г.
106	Подчерье	Республика Коми, Северное Предуралье, верх. теч. Подчерье. Подзона северной тайги. Сборы автора в 2013 г.
107	Сотчем-Парма	Граница Республики Коми и Ханты-Мансийского АО, Северный Урал, вершины Сотчем-Парма, Пеленер. Подзона северной тайги. Сборы автора в 2013 г.
108	Верхневашкинский	Республика Коми, комплексный заказник «Верхневашкинский». Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
109	Яренга	Республика Коми, окрестности пос. и верх. теч. р. Яренга. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1998, 2011 гг.
110	Емва	Республика Коми, окрестности г. Емва. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1990–2014 гг.
111	Синдор	Республика Коми, окрестности пос. Синдор, оз. Синдорское. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1990–2015 гг.
112	Чинья-Ворык	Республика Коми, окрестности ж.-д. ст. Чинья-Ворык, пос. Месью. Тиманская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1998–2019 гг.
113	Седью	Республика Коми, комплексный заказник «Седьюсский», окрестности пос. Седью. Тиманская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1989–2015 гг.
114	Вой-Вож	Республика Коми, окрестности пос. Вой-Вож. Тиманская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1989–2015 гг.
115	Митрофаново	Республика Коми, окрестности с. Митрофаново. Печорская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 2000 г.
116	Когель	Республика Коми, р. Когель от верховьев до нижн. теч. (избы Горбалёк). Печорская провинция, подзоны северной и средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2014 г.
117	Верхний Илыч	Республика Коми, Северное Предуралье, верховья р. Илыч. Подзона северной тайги. Материалы Зоомузея СыктГУ, научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
118	Кожим-Ю	Республика Коми, Северный Урал, верховья р. Кожим-Ю, г. Кожим-Из, терр. Печоро-Илычского заповедника. Подзона северной тайги. Сборы А.А. Колесниковой в 2007 г., материалы Зоомузея СыктГУ, научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
119	Яренск	Архангельская обл., окрестности с. Яренск, ниж. теч. р. Яренга. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1998, 2011 гг.
120	Микунь	Республика Коми, окрестности г. Микунь, с. Айкино. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990–2018 гг.
121	Ляли	Республика Коми, окрестности пос. Ляли и с. Серегово. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990–2018 гг.
122	Вишера	Республика Коми, комплексный заказник «Вишерский», ср. теч. р. Вишера. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2012 г.
123	Лымва	Республика Коми, комплексный заказник «Лымва», окрестности с. Нившера. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2012 г.
124	Пузла	Республика Коми, окрестности пос. Пузла. Тиманская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2012 г.

125	Вычегда	Республика Коми. Комплексный заказник «Вычегда». Тиманская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2012 г.
126	<i>Троицко-Печорск</i>	Республика Коми, окрестности с. Троицко-Печорск, пос. Нижняя Омра. Печорская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1989–2014 гг., лит. сведения (Седых, 1974, 1977).
127	Усть-Илыч	Республика Коми. Окрестности с. Усть-Илыч. Печорская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1992, 1993, 2014 гг.
128	Антон	Республика Коми, устье р. Когель, д. Антон, ниж. теч. р. Илыч. Печорская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2014 г.
129	Усть-Ляга	Республика Коми, Северный Урал, кордон Усть-Ляга, терр. Печоро-Илычского заповедника. Подзона средней тайги. Материалы Зоомузея СыктГУ, научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
130	Маньятумп	Граница Республики Коми и Ханты-Мансийского АО, Северный Урал, вершины Маньятумп, Иотхури, истоки р. Манья. Подзона средней тайги. Материалы Зоомузея СыктГУ.
131	Урдома	Архангельская обл., окрестности ж.-д. ст. Урдома. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1989, 1990 гг.
132	Мадмас	Республика Коми, окрестности ж.-д. ст. Мадмас. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1989, 1990 гг.
133	Палевицы	Республика Коми, окрестности сел Палевицы, Слудка. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1990–2015 гг.
134	Маджа	Республика Коми, окрестности с. Маджа. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора О.И. Кулаковой в 1990–2013, 2019 гг.
135	<i>Биостанция</i>	Республика Коми, окрестности биостанции СыктГУ, с. Усть-Локчим, пос. Приозерный, д. Пезмог. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора О.И. Кулаковой в 1991–2019 гг., материалы Зоомузея СыктГУ.
136	Сторожевск	Республика Коми, окрестности с. Сторожевск. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2012 г.
137	Помоздино	Республика Коми, окрестности с. Помоздино. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990, 2012 гг.
138	Комсомольск-на-Печоре	Республика Коми, окрестности пос. Комсомольск-на-Печоре, д. Знаменка. Печорская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1992, 1993, 1998, 2000, 2005, 2008, 2013 гг.
139	Шайтановка	Республика Коми, Северное Предуралье, кордоны Шайтановка, Собинская (Заостровка), терр. Печоро-Илычского заповедника. Подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1992, 1993, 2013, 2015 гг., А.Ф. Ишкаевой 1996–2002 гг., Л.Ю. Савельевой 2002–2009 гг., материалы А.В. Бобрецова.
140	<i>Гаревка</i>	Республика Коми, Северное Предуралье, научный стационар Печоро-Илычского заповедника «Гаревка», кордон Шежим Печорский, устье р. Гаревка Левобережная. Подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1992, 1993, 2013, 2015 гг., материалы А.В. Бобрецова.
141	<i>Яны-Пупу-Ньер</i>	Республика Коми, Северный Урал, научный стационар Печоро-Илычского заповедника, хр. Яны-Пупу-Ньер, горы Койп, Медвежий Камень. Подзона средней тайги. Сборы автора 1992 г., А.А. Медведева в 2002 г., материалы А.В. Бобрецова.
142	Котлас	Архангельская обл., окрестности г. Котлас. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1990, 2007, 2014 гг., А.А. Медведева и А.Н. Мариева в 1991–1995 гг., лит. сведения (Круликовский, 1909; Kozlov et al., 2014).
143	Коряжма	Архангельская обл., окрестности г. Коряжма. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1990, 2007, 2014 гг., А.А. Медведева и А.Н. Мариева в 1991–1995 гг., лит. сведения (Kozlov et al., 2014).
144	Никольск	Архангельская обл., окрестности с. Никольск. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1990, 2007, 2014 гг.
145	Сорово	Архангельская обл., окрестности пос. Фоминский. Двинско-Мезенская

		провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2007 г.
146	<i>Сыктывкар</i>	Республика Коми, окрестности г. Сыктывкара. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990–2019 гг., материалы Зоомузея СыктГУ, научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, лит. сведения (Седых, 1972, 1974, 1977; Крылова, 1998).
147	Позтыкерес	Республика Коми, окрестности с. Позтыкерес. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2000–2011 гг.
148	Керес	Республика Коми, окрестности пос. Керес. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 2006 г.
149	Руч	Республика Коми, окрестности с. Руч. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 2006 г.
150	<i>Усть-Кулом</i>	Республика Коми, окрестности с. Усть-Кулом, д. Дон. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990–2013 гг., материалы Зоомузея СыктГУ, научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, лит. сведения (Седых, 1974).
151	Усть-Нем	Республика Коми, окрестности с. Усть-Нем, пос. Югыдъяг. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2012 г.
152	<i>Якша</i>	Республика Коми, окрестности пос. Якша, терр. Печоро-Илычского заповедника. Печорская провинция, Северное Приуралье, подзона средней тайги. Сборы автора в 1992, 1993, 2000 гг., материалы А.В. Бобрецова, Зоомузея СыктГУ, научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, лит. сведения (Седых, 1974, 1976).
153	<i>Усть-Унья</i>	Республика Коми, окрестности д. Усть-Унья, нижнее течение р. Унья. Северное Предуралье, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1992, 1993, 1998, 2007, 2008, 2013, 2015 гг.
154	Красавино	Вологодская обл., окрестности с. Красавино. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 2009, 2014 гг.
155	Ильинско-Подомское	Архангельская обл., окрестности сел Ильинско-Подомское, Павловское. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2000, 2007, 2014 гг.
156	Широкий Прилук	Архангельская обл., окрестности д. Широкий Прилук. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2000, 2007, 2014 гг.
157	<i>Шугрэм</i>	Республика Коми, окрестности поселков Шугрэм и Визиндор. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1999, 2000, 2007, 2014 гг.
158	Визинга	Республика Коми, окрестности с. Визинга. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора в 1990–2014 гг.
159	Нювчим	Республика Коми, окрестности с. Нювчим. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990, 1991, 1999, 2007 гг.
160	Намск	Республика Коми. Окрестности с. Намск. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2000, 2005, 2012, 2013 гг.
161	Канава	Республика Коми, окрестности д. Канава, Северо-Екатерининский канал. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора в 1990, 2005, 2013 гг.
162	Унья	Республика Коми, Северное Предуралье, верх. и ср. течение р. Унья, буферная зона Печоро-Илычского заповедника. Подзона средней тайги. Сборы автора в 1998, 2005 гг., материалы научного музея Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН.
163	Отортен	Граница Республики Коми и Свердловской обл., Северный Урал, гора Отортен, истоки р. Елима. Подзона средней тайги. Сборы Н.И. Филиппова в 2012 г.
164	Великий Устюг	Вологодская обл., окрестности г. Великий Устюг. Двинско-Мезенская провинция, подзона средней тайги. Сборы автора в 1990, 2009, 2014 гг., лит. сведения (Долганова, Шабунов, 2008).

165	Луза	Кировская обл., окрестности г. Луза, пгт Лальск. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой, 1990, 1991, 2007 гг., лит. сведения (Седых, 1974; Шернин, Чарушина, 1974).
166	Лойма	Республика Коми, окрестности с. Лойма. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора в 1999, 2000 гг.
167	Занулье	Республика Коми, окрестности с. Занулье. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора в 1999, 2000, 2007, 2015 гг.
168	Читаево	Республика Коми, окрестности деревень Читаево, Кидзьявидзь. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1999, 2000, 2007, 2015 гг.
169	Палауз	Республика Коми, окрестности с. Палауз. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990, 1991, 2011 гг.
170	Нючпас	Республика Коми, окрестности пос. Нючпас. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990, 1991 гг.
171	Подосиновец	Кировская обл., окрестности пгт Подосиновец. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора в 2007 г., лит. сведения (Шернин, Чарушина, 1974).
172	Пинюг	Кировская обл. Окрестности пгт Пинюг. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора в 2007 г., лит. сведения (Шернин, Чарушина, 1974).
173	Ула	Граница Кировской обл. и Республики Коми, Ульское болото, р. Ула. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора в 1999 г.
174	<i>Обьячево</i>	Республика Коми, окрестности с. Обьячево. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990, 1991, 1999, 2000, 2007 гг., лит. сведения (Седых, 1974, 1977).
175	Изяшор	Республика Коми, окрестности пос. Изяшор. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора в 2000 г.
176	<i>Койгородок</i>	Республика Коми, окрестности с. Койгородок. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990, 1991, 1999, 2000, 2007, 2011, 2016 гг., лит. сведения (Седых, 1974, 1977)
177	Нижний Турунью	Республика Коми, окрестности пос. Нижний Турунью. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора О.И. Кулаковой в 1998, 2011 гг.
178	Опарино	Кировская обл., окрестности пгт Опарино. Провинция Северных Увалов, подзона южной тайги. Сборы автора в 1990, 1991 гг., лит. сведения (Круликовский, 1909; Шернин, Чарушина, 1974).
179	Ношуль	Республика Коми, окрестности с. Ношуль. Провинция Северных Увалов, подзона средней тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990, 1991, 2007 гг., лит. сведения (Седых, 1974).
180	Кобра	Республика Коми, окрестности д. Кобра. Провинция Северных Увалов, подзона южной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 2011, 2016 г.
181	Боровой	Кировская обл., окрестности пос. Боровой. Провинция Северных Увалов, подзона южной тайги. Сборы автора в 1990, 1991 гг.
182	<i>Летка</i>	Республика Коми, окрестности с. Летка. Провинция Северных Увалов, подзона южной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990, 1991, 2007 гг., лит. сведения (Седых, 1974, 1977).
183	Тулашор	Граница Кировской обл. и Республики Коми, участок «Тулашор» заповедника Нургуш. Провинция Северных Увалов, подзона южной тайги. Сборы С.В. Пестова в 2014–2016 гг.
184	Мураши	Кировская обл., окрестности г. Мураши. Провинция Северных Увалов, подзона южной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой, 1990, 1991, 2007, 2014 гг., лит. сведения (Шернин, Чарушина, 1974).
185	Прокопьевка	Республика Коми, окрестности деревень Прокопьевка, Галица, Березовка. Провинция Северных Увалов, подзона южной тайги. Сборы автора и О.И. Кулаковой в 1990, 1991, 2007, 2017 гг.

Аннотированный список булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

Каждый очерк в списке содержит следующие в порядке перечисления сведения о виде: 1) Научное латинское и русское названия вида, 2) тип ареала, 3) ландшафтно-зональное распределение на территории Русской равнины и Уральской горной страны с указанием обитаемых зон, подзон, полос и горных поясов растительности, 4) характерные для региона биотопический и гигротический преферендумы с указанием основных типов местообитаний, 5) растения, на которых в естественных местообитаниях региона установлено развитие гусениц или кладка яиц, 6) число поколений, обобщенные по региону сроки лёта имаго и стадия зимовки, 7) подвидовая принадлежность региональных популяций. Указан природоохранный статус видов, занесенных в Красные книги (КК) Российской Федерации (РФ) (2001), Республики Коми (РК) (2019), Ненецкого автономного округа Архангельской области (НАО) (2006), Ямало-Ненецкого автономного округа (ЯНАО) (2010) и Ханты-Мансийского автономного округа – Югра (ХМАО) (2013) Тюменской области, Архангельской (АО) (2008), Вологодской (ВО) (2010), Кировской (КО) (2014), Свердловской (СО) (2008) областей и Пермского края (ПК) (2008), а также в Красную книгу булавоусых чешуекрылых Европы (BRDBE) (Swaay, Warren, 1999) и Красный список Международного союза охраны природы (МСОП) версии 2020-1 (IUCN, 2020). Для каждого вида указаны результаты оценки риска исчезновения на территории Республики Коми и Ненецкого автономного округа, сделанной на основе системы категорий и критериев МСОП.

Русские названия кормовых растений гусениц взяты из книги «Современная номенклатура сосудистых растений европейского Северо-Востока России» (Груздев и др., 1999). В сроках лёта имаго римские цифры обозначают месяцы года, арабские – декады месяца.

Семейство **Papilionidae** Latreille, [1802]

Подсемейство **Papilioninae** Latreille, [1802]

Триба **Papilionini** Latreille, [1802]

Род **Papilio** Linnaeus, 1758

Подрод **Papilio** s. str.

– **machaon** Linnaeus, 1758. Панголарктический. Таежная зона (зависимые популяционные группировки), лесотундра (псевдопопуляции и временные популяции) Русской равнины, Предуралья и горного Урала, мигрирует в тундровую зону до побережья Баренцева и Карского морей, поднимается в горные тундры Урала до высоты 1300 м. Эвритопный мезофил: луга различных типов, разнотравные лесные опушки

и поляны, открытые антропогенные местообитания, агроценозы. Кормовыми участками имаго служат сфагновые болота, травянистые редколесья, ерниковые, ивняковые и луговинные тундры. Бедренец-камнеломка, дудник лесной, д. лекарственный, купырь лесной, реброплодник уральский, сныть обыкновенная, тмин обыкновенный, борщевик сибирский, горчичник болотный, бутень Прескотта, толстореберник альпийский, укроп посевной, морковь посевная. Одно поколение, 2V–1VII, в теплые годы в южной и средней тайге в VIII возможно появление имаго второго поколения, которое смешивается с бабочками-мигрантами из южных областей. *P. machaon machaon* L. КК: РФ – бионадзор, РК – бионадзор, АО – бионадзор, НАО – 6, ВО – 3(LC), ПК – 2. РК – LC, НАО – NE.

Триба **Leptocircini** Kirby, 1896

Род *Iphiclides* Hübner, [1819]

- *podalirius* (Linnaeus, 1758). Западно-центральноевразийский суббореально-субтропический. Южная, частично средняя тайга Русской равнины, Северное Предуралье до 62° с.ш. (временные популяции, псевдопопуляции, сезонные миграции имаго). Опушечно-лесной мезофил: лиственные насаждения, сады и скверы, посадки плодовых культур в населенных пунктах, лесные опушки. Установлено развитие гусениц на черемухе обыкновенной, рябине обыкновенной, яблоне. Одно поколение, 2V–3VI. Отмечена успешная зимовка куколок в подзоне южной тайги в 2007, 2009, 2010 гг. *I. podalirius podalirius* (L.). КК: РФ – бионадзор, ВО – 4 (DD). РК – NE.

Подсемейство **Parnassiinae** Duponchel, [1835]

Триба **Parnassiini** Duponchel, [1835]

Подтриба **Parnassiina** Duponchel, [1835]

Род *Parnassius* Latreille, 1804

- *apollo* (Linnaeus, 1758). Евро-сибирско-центральноазиатский температурный. Указывается для восточного макросклона Приполярного Урала (Gorbunov, Kosterin, 2003). Особенности экологии вида в регионе не изучены. *P. apollo limicola* Stichel, 1907. КК: РФ – 2, ЯНАО – бионадзор, ХМАО – бионадзор, ВО – 0 (ER), КирО – 2, СО – 3, ПК – 2, BRDBE – VU.
- *phoebus* (Fabricius, 1793). Субтрансарктический (евразо-алюскинский) субаркто-гольцово-альпийский. Подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного, Припо-

лярного и Полярного Урала, Полярное Приуралье (гряда Чернышева). Указание о находке вида на Пай-Хое (Кузнецов, 1925) новыми материалами пока не подтверждается. Тундрово-луговой горный мезофил: смешанно-крупнотравные, разнотравные, мелкозлаковые подгольцовые луга, кустарниковые, луговинные и кустарничково-моховые, каменистые горные тундры на высотах до 1200 м. В Полярном Приуралье держится на крутых склонах речных берегов и вершинах холмов-мусоров. Родиола розовая, р. четырехчленная. В садках гусеницы кормятся очитком пурпурным, камнеломкой болотной, к. ручейной, к. точечной, к. поникающей. Одно поколение, 1VII–3VIII. Зимуют гусеницы первого возраста, обычно внутри яйца. В приполярных и полярных районах возможна факультативная двухгодичная генерация (Татаринов, Кулакова, 2013а). *P. phoebus uralensis* (Mènètriés, 1859). КК: РФ – бионадзор, РК – 3, НАО – 3, ЯНАО – 3, ХМАО – 4, СО – 3, BRDBE – VU. РК – NT, НАО – NT.

Род *Driopa* Korshunov, 1988

Подрод *Driopa* s. str.

- *mnemosyne* (Linnaeus, 1758). Евро-центральноазиатский температурно-субтропический. Локально в южной, средней, северной тайге Русской равнины, Северное Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного Урала до 63° с.ш. На Тимане и в Западном Притиманье известны единичные местонахождения в подзоне крайнесеверной тайги у 66 параллели. Опушечно-лесной, луговой мезофил: разнотравные лесные опушки и поляны, крупнотравные пойменные луга. Тяготеет к карстовым формам рельефа. Хохлатка дымянкообразная, х. Галлера. Одно поколение, 2VI–2VII. Зимуют гусеницы первого возраста, не покидая яйца. *D. mnemosyne timanica* (Eisner et Sedykh, 1964). КК: РФ – 2, РК – 2, НАО – 3, ХМАО – бионадзор, АО – 2 (V), ВО – 2 (EN), КирО – 3, ПК – 2. РК – VU, НАО – DD.

Семейство **Pieridae** Duponchel, [1835]

Подсемейство **Dismorphinae** Schatz, 1886

Род *Leptidea* Billberg, 1820

- *morsei* (Fenton, 1881). Центральноевро-трансзиатский температурный. Локально в южной, средней и северной тайге Русской равнины, Северном Предуралье и горно-лесном поясе Северного Урала. Опушечно-лесной мезофил: разреженные и подрастающие осиновые и березовые леса, опушки, лесные поляны, просеки, дороги. В местообитаниях обычно встречается совместно с видом *Leptidea sinapis*. Чина ве-

- сенняя, ч. луговая. Одно поколение, 2V–3VI. Зимуют куколки. *L. morsei morseides* Verity, [1911]. BRDBE – SR. PK – LC.
- *juvernica* Williams, 1946. Евро-сиби́ро-центра́льноазиатский температный. Единичные находки в средней тайге Русской равнины и Северного Предуралья. Вероятно распространен шире и встречается в подзоне южной тайги, на Северном Урале. Опушечно-лесной мезофил: разреженные и подрастающие мелколиственные леса, лесные опушки поляны. Экология вида в регионе не изучена. Бабочки регистрировались в период 2V–2VI. *L. juvernica jonvillei* Mazel, 2000. PK – DD.
- *sinapis* (Linnaeus, 1758). Евро-сиби́ро-центра́льноазиатский температно-субтропический. Таежная зона Русской равнины, Северное и Приполярное Предуралье, горно-лесной и подгольцовые пояса Северного и Приполярного Урала. По интразональным местообитаниям локально проникает в полосу лесотундры Русской равнины и Полярного Урала. Опушечно-лесной мезофил: разреженные и подрастающие травянистые березовые, осиновые леса, разнотравные лесные опушки, поляны, дороги, просеки. Чина весенняя, ч. луговая, горошек мышиный, г. заборный, г. лесной, астрагал датский. Одно поколение, 2V–3VI, в южной и средней тайге периодически появляется частичное второе поколение в 1–2VIII. Зимуют куколки. *L. sinapis sinapis* (L.). PK – LC, НАО – LC.

Подсемейство **Pierinae** Duponchel, [1835]

Триба **Pierini** Duponchel, [1835]

Подтриба **Pierina** Duponchel, [1835]

Род **Pieris** Schrank, 1801

Подрод **Pieris** s. str.

- *brassicae* (Linnaeus, 1758). Транспалеарктический температно-субтропический. Таежная зона Русской равнины, Северное и Приполярное Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного Урала, горно-лесной пояс Приполярного Урала. В подзоне крайнесеверной тайги, вероятно, постоянных популяций не образует, локально мигрирует в полосу лесотундры. Синантропный, луговой мезофил: различные агроценозы, разнотравные, злаково-разнотравные, клеверные луга. Брюква, капуста огородная, турнепс. В садках гусеницы кормятся пастушьей сумкой, сердечником луговым, сурепицей обыкновенной, яруткой полевой. В южных районах

два поколения, 3V–3VI и 3VII–3VIII, на севере одно, 1VI–1VII. Зимуют куколки. *P. brassicae brassicae* (L.). РК – LC.

Подрод *Artogeia* Verity, 1947

– *napi* (Linnaeus, 1758). Транспалеарктический полизональный (панпалеарктический). Таежная зона, полоса лесотундры, южная тундра Русской равнины и Предуралья, горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый пояса Урала до 1000 м над у.м. По интразональным местообитаниям проникает в подзону типичной тундры. Эврибионтный, синантропный мезофил: разнообразные луговые, рудеральные сообщества, агроценозы, сфагновые болота, лесные опушки и поляны, кустарниковые и луговинные тундры. Сурепица обыкновенная, турнепс, сердечник луговой, ярутка полевая, горчица полевая, крупка альпийская. В подзонах южной, средней и северной тайги ежегодно два поколения, 2V–3VI и 3VII–2IX, в крайнесеверной тайге вторая генерация факультативная, в полосе лесотундры и тундровой зоне одно поколение, 2VI–2VII. Зимуют куколки. Таежные популяции относятся к номинативному подвиду *P. napi napi* (L.). РК – LC, НАО – LC.

– *rarae* (Linnaeus, 1758). Мультирегиональный. Таежная зона Русской равнины, Северное и Приполярное Предуралье, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного и Приполярного Урала. По интразональным местообитаниям проникает в полосу лесотундры, южную и типичную тундру, на Полярный Урал. В Заполярье постоянных популяций, по-видимому, не образует. Синантропный, опушечно-лесной, луговой мезофил: агроценозы, луга разных типов, разнотравные лесные опушки и поляны, тундровые ерники, ивняки и луговины. Капуста огородная, брюква, турнепс, сурепица обыкновенная, ярутка полевая, сердечник луговой. В подзонах южной, средней и северной тайги ежегодно два поколения, 3V–3VI и 3VII–1IX, в крайнесеверной тайге вторая генерация факультативная, в полосе лесотундры и тундровой зоне встречается в VII. Зимуют куколки. *P. rarae rarae* (L.). РК – LC, НАО – LC.

Род *Pontia* Fabricius, 1807

– *daplidice* (Linnaeus, 1758). Транспалеарктический суббореально-субтропический. Южная, средняя и северная тайга Русской равнины, горно-лесной пояс Северного и Приполярного Урала (сезонные миграции имаго, псевдопопуляции). Луговой, синантропный мезо-ксерофил: различные луговые, антропогенные рудеральные ста-

ции, агроценозы. Бабочки встречаются в 2VI–3VIII. *P. daplidice edusa* (Fabricius, 1807). РК – LC.

- *callidice* (Hübner, [1800]). Субтрансголарктический (евразо-аляскинский) субаркто-гольцово-альпийский. Горно-тундровый и подгольцовый пояса Северного, Приполярного, Полярного Урала, Полярное Приуралье, южная часть Пай-Хоя. Устное сообщение К.Ф. Седых о находке вида на Южном Тимане дополнительными материалами пока не подтверждено. Тундрово-луговой мезо-ксерофил: каменистые, лишайниковые, кустарничково-моховые и луговинные тундры, разнотравные подгольцовые луга, пойменные луговины и бечевники. Брайя багрянистая, желтушник левкойный, крупка альпийская. Одно поколение, 3VI–2VII. Зимуют куколки. *P. callidice callidice* (Hbn.). РК – LC, НАО – LC.

Подтриба **Aporiina** Hübner, [1819]

Род *Aporia* Hübner, [1819]

- *crataegi* (Linnaeus, 1758). Транспалеарктический температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины, Северное и Приполярное Предуралье, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного и Приполярного Урала. Мигрирует в лесотундру и тундровую зону до побережья Баренцева и Карского морей. В полосе лесотундры может образовывать псевдопопуляции. Опушечно-лесной мезофил: мелколиственные и смешанные подрастающие леса и редколесья, лесные опушки, поляны, дороги и просеки, кустарниковые сообщества по берегам рек. Кормовыми участками имаго служат различные типы лугов, сфагновые и травяные болота, ерниковые, ивняковые и луговинные тундры. Черемуха обыкновенная, рябина обыкновенная. Отмечено питание зрелых гусениц на чернике. Одно поколение, 1VI–2VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возрастов группами в гнездах из листьев кормовых растений. *A. crataegi crataegi* (L.). РК – LC, НАО – LC.

Триба **Anthocharidini** Scudder, 1889

Род *Anthocharis* Boisduval, Rambur, Duméril et Graslin, [1833]

Подрод *Anthocharis* s. str.

- *cardamines* (Linnaeus, 1758). Трансевразиатский субаркто-температурно-субтропический. Таежная зона, полоса лесотундры, южная тундра Русской равнины, Предуралье, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Опушечно-лесной, болотный, тундрово-

луговой мезофил: разнотравные лесные опушки и поляны, хвойные и смешанные редколесья, сфагновые болота, ерниковые и луговинные тундры, пойменные тундровые ивняки и луговины. Сердечник луговой, с. горький, сурепица обыкновенная, ярутка полевая, пастушья сумка, гулявник лекарственный. Одно поколение: таежная зона – 2V–2VII, лесотундра и тундра – 1–2VII. Зимуют куколки. *A. cardamines cardamines* (L.). РК – LC, НАО – LC.

Подсемейство **Coliadae** Swainson, 1827

Род *Colias* Fabricius, 1807

- *crocea* (Geoffroy, 1785). Западнопалеарктический суббореально-субтропический. Единично в южной и средней тайге Русской равнины до 62° с.ш. (сезонные миграции имаго). Синантропный мезо-ксерофил: рудеральные сообщества вдоль ж.-д. и автомагистралей, пустыри, агроценозы. Бабочки встречаются в 3VII–2VIII. *C. crocea crocea* (Geoff.). РК – NE.

- *hecla* Lefebvre, 1836. Трансголарктический аркто-гольцовый. Подзона типичной тундры Пай-Хоя, Югорского п-ова, Печорской провинции Русской равнины, Полярный Урал и Приуралье на юг до 67° с.ш. Локально встречается в равнинной южной тундре (Большеземельская тундра). Вероятно нахождение вида на севере Малоземельской тундры, п-ова Канин, о-вах Колгуев и Вайгач. Тундровый мезофил: луговинные, кустарничково-моховые, травяно-моховые тундры, пойменные луговины и бечевники. Копеечник арктический, к. альпийский, остролодочник грязноватый, астрагал субарктический, а. холодный. В садках возможно выведение гусениц на клевере среднем, к. гибридном, горошке лесном, г. заборном, чине луговой, астрагале датском. Одно поколение, 2VII–1VIII. Зимуют гусеницы третьего возраста. *C. hecla sulitelma* Aurivillius, 1890. КК: РК – бионадзор, НАО – 3, ЯНАО – бионадзор, BRDBE – VU. РК – LC, НАО – LC.

- *hyale* (Linnaeus, 1758). Евро-сибиро-центральноазиатский температурный. Таежная зона Русской равнины, Северное и Приполярное Предуралье, горно-лесной пояс Северного и Приполярного Урала (сезонные миграции имаго, временные популяции, псевдопопуляции). Единичные особи отмечались в полосе лесотундры, подзоне южной тундры, на Полярном Урале. Луговой, синантропный мезофил: разнотравные и клеверные луга, рудеральные сообщества, агроценозы. Горошек мышьи-

- ный, г. заборный, клевер пашенный, к. луговой, к. средний. Бабочки встречаются в VI и 3VII–2VIII. *C. hyale hyale* (L.). РК – NE.
- *myrmidone* (Esper, [1781]). Европейский суббореальный. Находка двух самцов в черте г. Сыктывкара в 2010 г. Синантропный мезо-ксерофил: рудеральное разнотравье вдоль ж.-д. полотна. *C. myrmidone myrmidone* (Esp.). BRDBE – VU. РК – NE.
- *nastes* Boisduval, 1832. Субтрансголарктический аркто-гольцовый. Арктическая тундра Новой Земли. Тундровый мезо-ксерофил: кустарничково-моховые и травяно-моховые тундры. *C. nastes zemblica* Verity, 1911.
- *palaeno* (Linnaeus, 1761). Трансголарктический субаркто-борео-монтанный. Таежная зона, полоса лесотундры, южная и типичная тундры Русской равнины, Предуралье, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Урала. Болотный, опушечно-лесной, тундровый гигро-мезофил: сфагновые и травяные болота, разнотравные лесные опушки и поляны, хвойные и елово-березовые редколесья, ерниковые, луговинные, кустарничково-моховые тундры. Кормовыми участками имаго служат различные луга, в тундровой зоне – пойменные разнотравные ивняки, луговины, бечевники. Голубика. Перезимовавшие гусеницы в садках объедают молодые листья черники. Одно поколение: таежная зона – 2VI–1VIII, Заполярье – 2–3VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возрастов. *C. palaeno palaeno* (L.). РК – LC, НАО – LC.
- *tyche* (Vöber, 1812). Трансголарктический аркто-гольцовый. Локально в типичной тундре Пай-Хоя, единичные находки в бассейне р. Кара и на Полярном Урале. Тундровый мезофил: кустарничково-моховые и луговинные тундры. Особенности экологии вида в регионе не изучены. *C. tyche werdandi* Zetterstedt, 1840. КК: НАО – 3, ЯНАО – 3, BRDBE – VU. РК – DD, НАО – DD.

Род *Gonepteryx* Leach, [1815]

- *rhanni* (Linnaeus, 1758). Западно-центральнопалеарктический температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины, Северное и Приполярное Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. Одиночные бабочки мигрируют в полосу лесотундры и южную тундру, на Полярный Урал. Опушечно-лесной мезофил: мелколиственные леса, кустарниковые насажде-

ния, разнотравные лесные опушки и поляны, дороги, просеки, парки и скверы в населенных пунктах. Крушина ольховидная, жостер слабительный. В садках гусениц можно выкормить на рябине обыкновенной, черемухе обыкновенной, а, учитывая обилие и встречаемость вида в таежной зоне, можно предположить, что здесь эти породы являются кормовыми и в естественных местообитаниях. Одно поколение, 2IV–2VI, 3VII–1IX. Зимуют имаго. *G. rhamni rhamni* (L.). РК – LC, НАО – LC.

Семейство **Lycaenidae** Leach, [1815]

Подсемейство **Theclinae** Swainson, 1831

Триба **Theclini** Swainson, 1831

Род **Thecla** Fabricius, 1807

– *betulae* (Linnaeus, 1758). Трансевразиа́тский темпeратный. Единичные находки в южной и средней тайге Русской равнины, Северном Предуралье до 62° с.ш. Лесной мезофил: мелколиственные лесные насаждения. Бабочки регистрировались в 3VI–2VII. Других сведений по экологии вида в регионе нет. *Th. betulae betulae* (L.). КК РК – бионадзор. РК – DD.

Триба **Eumaeini** Doubleday, 1847

Род **Fixsenia** Tutt, [1907]

– *pruni* (Linnaeus, 1758). Трансевразиа́тский темпeратный. Южная и средняя тайга Русской равнины, Северное Предуралье, горно-лесной пояс Северного Урала до 63° с.ш. Опушечно-лесной мезофил: опушки лиственных и смешанных лесов, пойменные кустарниковые сообщества. Черемуха обыкновенная. В садках возможно выведение гусениц на рябине обыкновенной. Одно поколение, 3VI–1VIII. Зимуют гусеницы внутри яйца. *F. pruni pruni* (L.). КК РК – бионадзор. РК – LC.

Род **Callophrys** Billberg, 1820

– *rubi* (Linnaeus, 1758). Транспалеарктический субаркто-температно-субтропический. Таежная зона, полоса лесотундры, южная тундра Русской равнины и Предуралья, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Опушечно-лесной, болотный, тундровый гигро-мезофил: хвойные и смешанные редколесья, редины, вырубki, подрастающие леса, разнотравные лесные опушки, поляны, дороги и просеки, сфагновые и травяные болота, ерниковые тундры, пойменные тундровые ивняки и луговины. Малина обыкновенная, костяника обыкновенная, морошка, княженика, черника, голубика, клевер средний, к.

пашенный. Одно поколение: в таежной зоне – 1V–3VI, в Заполярье – 3VI–2VII. Зимуют куколки. *C. rubi rubi* (L.). РК – LC, НАО – LC.

Подсемейство **Lycaeninae** [Leach], [1815]

Род *Lycaena* Fabricius, 1807

Подрод *Lycaena* s. str.

– *phlaeas* (Linnaeus, 1761). Панголарктический. Локально в таежной зоне, полосе лесотундры и южной тундре Русской равнины, Северном Предуралье, горно-лесном поясе Северного Урала, на Полярном Урале. Луговой, тундровый мезофил: мелко-травные луга, ерниковые и травяно-моховые тундры, пойменные разнотравные луговины и бечевники. Щавель кислый, щ. лапландский, горец живородящий, г. большой. Одно поколение: таежная зона – 2VI–1VII, Заполярье – 3VI–2VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *L. phlaeas phlaeas* (L.). КК РК – бионадзор, ЯНАО – бионадзор. РК – DD, НАО – DD.

Подрод *Helleia* Verity, 1943

– *helle* ([Denis et Schiffermüller], 1775). Трансевразиа́тский субаркто-температный. Таежная зона, полоса лесотундры, южная тундра Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Опушечно-лесной, луговой, болотный гигро-мезофил: разнотравные луга, лесные опушки и поляны, сфагновые и травяные болота, пойменные тундровые ивняки и луговины. Горец живородящий, г. большой, г. земноводный, щавель лапландский, щ. кислый, щ. водный. Одно поколение: таежная зона – 3V–2VI, Заполярье – 1–3VII. Зимуют куколки, в тундровой зоне, возможно, гусеницы старших возрастов. *L. helle helle* ([Den. et Schiff.]). КК ВО – 3 (LC), BRDBE – VU. РК – LC, НАО – LC.

Подрод *Heodes* Dalman, 1816

– *virgaureae* (Linnaeus, 1758). **Червонец огненный**. Трансевразиа́тский температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины, Северное Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. Опушечно-лесной, луговой мезофил: крупнотравные, нивяниковые луга, разнотравные лесные опушки и поляны, травянистые окраины болот. Щавель кислый, щ. курчавый. Одно поколение в год, 2VII–3VIII. Зимуют гусеницы первого возраста внутри яйца. *L. virgaureae virgaureae* (L.). РК – LC.

Подрод *Palaeochrysophanus* Verity, 1943

- *hippotoe* (Linnaeus, 1761). **Червонец щавелевый**. Трансевразийский субарктико-температный. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. По интразональным местообитаниям проникает в полосу лесотундры и подзону южной тундры, на Полярный Урал. Опушечно-лесной, луговой, болотный гигро-мезофил: лесные опушки и поляны, крупнотравные, заболоченные горцовые луга, сфагновые и травяные болота, тундровые пойменные ивняки и луговины. Горец большой, г. живородящий, щавель кислый, щ. лапландский, щ. водный. Одно поколение: таежная зона – 2VI–2VII, лесотундра и тундра – 1–3VII. Зимуют гусеницы второго – четвертого возраста в зависимости от широты местности. *L. hippotoe hippotoe* (L.). РК – LC, НАО – LC.

Подрод *Thersamolycaena* Verity, 1957

- *dispar* (Haworth, 1803). **Червонец непарный**. Трансевразийский суббореальный. Локально в южной и средней тайге Русской равнины до 62° с.ш. Луговой мезофил: разнотравные луга, рудеральные сообщества вдоль железных и автомобильных дорог. Кормовые растения гусениц и тсация зимовки в регионе не установлены. Бабочки встречаются в 2VI–3VII. *L. dispar rutila* (Werneburg, 1864). РК – NE.

Подсемейство **Polyommatae** Swainson, 1827

Триба **Polyommataini** Swainson, 1827

Род *Celastrina* Tutt, 1906

- *argiolus* (Linnaeus, 1758). Транспалеарктический температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины, Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. По интразональным местообитаниям локально проникает в полосу лесотундры и южную тундру, на Полярный Урал. Опушечно-лесной мезофил: лесные опушки, поляны, просеки и окна вывала деревьев в хвойных и смешанных лесах, березовые редколесья, кустарниковые насаждения, окраины сфагновых болот. Малина обыкновенная, черника, голубика, толокнянка обыкновенная, вереск обыкновенный, крушина ольховидная, смородина красная, горошек лесной, г. мышинный, чина луговая. В подзонах южной и средней тайги обычно два поколения, 2V–2VI, 3VII–2VIII, в северной тайге вторая генерация факультативная, в Заполярье одно поколение, 1–3VII. Зимуют куколки. *C. argiolus argiolus* (L.). РК – LC, НАО – DD.

Род *Cupido* Schrank, 1801

Подрод *Cupido* s. str.

- *minimus* (Fuessly, 1775). Трансевразиа́тский субаркто-те́мператно-субтропический. Локально в таежной зоне Русской равнины, Северном Предуралье, горно-лесном поясе Северного и Приполярного Урала. По интразональным местообитаниям проникает в полосу лесотундры и подзону южной тундры, на Полярный Урал. Луговой мезо-ксерофил: мелкотравные луга, бечевники в поймах рек, тундровые разнотравные ивняки и луговины. Донник белый, д. лекарственный, астрагал датский, а. холодный, а. субарктический. Одно поколение: в таежной зоне – 2VI–1VII, в Заполярье – 1–3VII. Зимуют зрелые гусеницы. *C. minimus minimus* (Fuess.). КК РК – бионадзор. РК – DD, НАО – DD.

Подрод *Everes* Hübner, [1819]

- *alcetas* (Hoffmannsegg, 1804). Западно-центральноевразиа́тский те́мператный. Локально в южной (?), средней тайге Русской равнины, Предуралье, горно-лесном поясе Северного Урала. Местами проникает в подзону северной тайги. Опушечно-лесной, луговой мезофил: разнотравные луга, лесные опушки и поляны. Горошек мышиный, г. заборный, г. лесной. Одно поколение, 2VI–2VII. Зимуют гусеницы третьего или четвертого возраста. *C. alcetas alcetas* Hbn. КК РК – бионадзор. РК – DD.
- *argiades* (Pallas, 1771). Трансевразиа́тский те́мператно-субтропический. Локально в южной и средней тайге Русской равнины до 62° с.ш. Луговой, синантропный мезофил: разнотравные луга, лесные опушки и поляны, рудеральное разнотравье вдоль железных и автомобильных дорог. Донник лекарственный. Одно поколение 3V–3VI, второе факультативное, 1–2VIII. Стадия зимовки в регионе не установлена. *C. argiades argiades* Pall. РК – NE.

Род *Glaucopsyche* Scudder, 1872

- *alexis* (Poda, 1761). Западно-центральнопалеарктический те́мператно-субтропический. Локально в южной и средней тайге Русской равнины, Северном Предуралье. Луговой, синантропный мезо-ксерофил: рудеральное разнотравье вдоль железных и автомобильных дорог, клеверные и нивяниковые луга. Донник белый, д. лекарственный, клевер средний, к. пашенный, горошек мышиный. Одно поколение, 2VI–2VII. Стадия зимовки в регионе не установлена. *G. alexis alexis* (Poda). BRDBE – VU. РК – NE.

Род *Plebeius* Kluk, 1780

Подрод *Plebeius* s. str.

- *argus* (Linnaeus, 1758). Трансевразиа́тский температно-субтропический. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной пояс Северного и Приполярного Урала. Локально встречается в полосе лесотундры. Опушечно-лесной, луговой, болотный мезофил: разнотравные луга, лесные опушки и поляны, сфагновые болота. По численности и встречаемости значительно уступает виду *Plebeius idas*. Клевер средний, к. луговой, к. пашенный, горошек мышиный, г. лесной, г. заборный, донник белый, д. лекарственный. Одно поколение, 3VI–1VIII. Зимуют гусеницы первого возраста, обычно внутри яйца. *P. argus argus* (L.). РК – LC.

Подрод *Lycaeides* Hübner, [1819]

- *idas* (Linnaeus, 1761). Панголарктический. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной пояс Северного и Приполярного Урала. Локально проникает в полосу лесотундры и южную тундру, на Полярный Урал. Опушечно-лесной, луговой, болотный мезофил: разнотравные луга, лесные опушки и поляны, просеки, редколесья и редины, сфагновые болота. Клевер средний, луговой, горошек мышиный, г. лесной, г. заборный, донник белый, д. лекарственный, астрагал датский, голубика. Одно поколение, 3VI–1VIII. Зимуют гусеницы первого возраста внутри яйца. *P. idas idas* (L.). РК – LC, НАО – LC.

Подрод *Vacciniina* Tutt, [1909]

- *optilete* (Knoch, 1781). Субтрансголарктический субаркто-борео-монтанный. Таежная зона, полоса лесотундры, южная тундра Русской равнины, Предуралье, горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый пояса Северного, Приполярного, Полярного Урала. Локально проникает в типичную тундру. Опушечно-лесной, болотный, тундровый гигро-мезофил: сфагновые болота, хвойные и смешанные редколесья, лесные опушки и поляны, ерниковые и кустарничково-моховые тундры, тундровые пойменные ивняки и луговины. Голубика, черника, брусника, клюква болотная, к. мелкоплодная, вороника черная, в. гермафродитная, вереск обыкновенный. Одно поколение: таежная зона – 2VI–2VII, тундра – 1VII–1VIII. Зимуют зрелые гусеницы. *P. optilete optilete* (Knoch). РК – LC, НАО – LC.

Род *Agriades* Hübner, [1819]

Подрод *Agriades* s. str.

- *glandon* (de Prunner, 1798). Трансголарктический аркто-гольцово-альпийский. Полярный и Приполярный Урал на юг до 65° с.ш., Полярное Приуралье (гряда Чернышева). Тундровый мезо-ксерофил: луговинные, кустарничково-моховые, каменистые, лишайниковые тундры. Астрагал уральский, а. субарктический. Одно поколение, 2VII–1VIII. Стадия зимовки в регионе не установлена. *A. glandon aquilo* (Boisduval, 1832). КК: РК – 3, ЯНАО – бионадзор. РК – NT, НАО – DD.

Подрод *Albulina* Tutt, 1909

- *orbitulus* (Püngeler, 1798). Трансевразийский гольцово-альпийский. Локально в горно-тундровом и подгольцовом поясах Северного Урала (до 61° с.ш.). Тундрово-луговой мезофил: луговинные тундры, разнотравные луга. Особенности экологии в регионе не изучены. Подвидовая принадлежность уральских популяций не установлена. КК СО – 4.

Род *Aricia* Reichenbach, 1817

Подрод *Aricia* s. str.

- *artaxerxes* (Fabricius, 1793). Трансевразийский температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. По интразональным местообитаниям локально проникает в полосу лесотундры и подзону южной тундры. Опушечно-лесной, луговой мезофил: лесные опушки и поляны, разнотравные луга. Герань лесная, г. белоцветковая. Одно поколение, 2VI–3VII. Зимуют гусеницы третьего или четвертого возраста. *A. artaxerxes inhonora* (Jachontov, 1909). РК – LC, НАО – LC.

Подрод *Pseudoaricia* Vuert, 1959

- *nicias* (Meigen, 1830). Западно-центральноевразийский борео-монтанный. Южная (?), средняя и северная тайга Русской равнины, Северное Предуралье, горно-лесной пояс Северного Урала. Опушечно-лесной, луговой мезофил: разнотравные луга, лесные опушки и поляны. Герань лесная, г. белоцветковая. Одно поколение, 2VII–3VIII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *A. nicias nicias* (Meig.). КК РК – бионадзор. РК – LC.

Подрод *Eumedonia* Forster, 1938

- *eumedon* (Esper, [1780]). Трансевразийский температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. Локально проникает в полосу лесотундры и южную

тундру. Опушечно-лесной, луговой мезофил: разнотравные луга, лесные опушки и поляны. Герань лесная, г. белоцветковая. Одно поколение, 2VI–3VII. Зимуют гусеницы третьего и четвертого возраста. *A. eumedon eumedon* (Esp.). РК – LC, НАО – LC.

Род *Polyommatus* Latreille, 1804

Подрод *Polyommatus* s. str.

– *icarus* (Rottemburg, 1775). Транспалеарктический температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной пояс Северного и Приполярного Урала. По интразональным и антропогенным местообитаниям проникает в полосу лесотундры, местами в южную тундру, на Полярный Урал. Опушечно-лесной, луговой мезофил: разнотравные, клеверные луга, лесные опушки и поляны, рудеральное разнотравье. Клевер средний, к. луговой, к. пашенный, к. гибридный, горошек мышиный, г. лесной, астрагал холодный. Одно поколение, 1VI–3VII, в подзонах южной и средней тайги в VIII могут появляться бабочки второго поколения. Зимуют зрелые гусеницы или куколки. *P. icarus icarus* (Rott.). РК – LC, НАО – LC.

– *eros* (Ochsenheimer, [1808]). Трансевразийский субаркто-суббореально-монтанный. Полярный Урал, северная часть Приполярного Урала (на юг до 65° с.ш.), Полярное Приуралье. Тундровый, луговой мезофил: луговинные, ерниковые тундры, пойменные луговины и разнотравные ивняки, бечевники. Астрагал субарктический. Одно поколение, 1–3VII. Стадия зимовки в регионе не известна. *P. e. taimyrensis* Korshunov, 1982. КК: РК – 3. РК – NT, НАО – DD.

Подрод *Neolysandra* Koçak, 1977

– *amandus* (Schneider, 1792). Транспалеарктический температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной пояс Северного и Приполярного Урала. Луговой мезофил: разнотравные луга. Горошек мышиный, г. лесной, г. заборный, чина луговая. Одно поколение, 2VI–1VII. Зимуют гусеницы третьего или четвертого возраста. *P. amandus amandus* (Schn.). РК – LC.

Подрод *Cyaniris* Dalman, 1816

– *semiargus* (Rottemburg, 1775). Транспалеарктический температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. По интразональным и антропогенным место-

обитаниям проникает в полосу лесотундры, местами в южную тундру и на Полярный Урал. Опушечно-лесной, луговой мезофил: разнотравные, клеверные луга, лесные опушки и поляны, рудеральное разнотравье. Клевер средний, к. гибридный, к. пашенный. к. средний, к. ползучий, донник белый. Одно поколение с растянутым летом имаго, 2VI–2VIII. Зимуют гусеницы третьего или четвертого возраста. *P. semiargus semiargus* (Rott.). РК – LC, НАО – LC.

Семейство **Nymphalidae** Swainson, 1827

Подсемейство **Apaturinae** Boisduval, 1840

Род *Apatura* Fabricius, 1807

– *ilia* ([Denis et Schiffermüller], 1775). Амфиевразийский суббореальный. Локально в южной, частично (до 61° с.ш.) средней тайге Русской равнины. Статус обитания на изучаемой территории пока неясен, вероятно, сезонный мигрант. Опушечно-лесной мезофил: лесные опушки, мелколиственные редколесья, кустарниковые сообщества в поймах рек. Бабочки встречаются в 1–2VII. Особенности экологии в регионе не изучены. *A. ilia ilia* ([Den. et Schiff.]). КК ВО – 3 (VU). РК – NE.

– *iris* (Linnaeus, 1758). Амфиевразийский суббореальный. Локально в южной, частично (до 62° с.ш.) средней тайге Русской равнины. Также как у *Apatura ilia*, статус обитания неясен, но так как регулярно фиксируется на протяжении последних десяти лет, нельзя исключать, что в регионе уже сформировались локальные популяции. Опушечно-лесной мезофил: мелколиственные леса, опушки, пойменные ивняки. *A. iris iris* (L.). Особенности экологии в регионе не изучены. КК ВО – 3 (LC). РК – NE.

Подсемейство **Limenitidinae** Butler, 1869

Триба **Limenitidini** Butler, 1869

Род *Limenitis* Fabricius, 1807

– *camilla* (Linnaeus, 1764). Трансевразийский температурный. Южная тайга Русской равнины. В регионе обнаружены единичные особи имаго лишь в последнее десятилетие. Судя по динамике границ ареала, данный вид активно распространяется по таежной зоне за счет увеличения площадей вторичных мелколиственных и смешанных лесных насаждений. РК – NE.

– *populi* (Linnaeus, 1758). Трансевразийский температурный. Южная, средняя, частично (до 64° с.ш.) северная тайга Русской равнины, Северное Предуралье, горно-

лесной пояс Северного Урала. Опушечно-лесной мезофил: мелколиственные леса, опушки, поляны, просеки, лесные дороги. Осина дрожащая, тополь черный. В садках гусениц можно выкармливать на различных ивах. Одно поколение, 3VI–3VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *L. populi populi* (L.). КК РК – бионадзор. РК – LC.

Триба **Neptini**

Род *Neptis* Fabricius, 1807

- *rivularis* (Sopoli, 1763). Центральноевро-трансасиатский температурный. Локально в южной и средней тайге Русской равнины, Северном Предуралье, горно-лесном поясе Северного Урала. Единичная находка на восточном макросклоне Полярного Урала в долине р. Собь. Опушечно-лесной мезофил: разнотравные березняки, осинники, ивняки, лесные поляны, просеки, дороги. Лабазник вязолистный. Одно поколение, 3VI–1VIII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *N. rivularis rivularis* (Scop.). КК: РК – бионадзор, ВО – 3 (VU). РК – DD.
- *sappho* (Pallas, 1771). Центральноевро-трансасиатский суббореальный. Единственная известная локальная популяция в подзоне средней тайги у южных отрогов Тимана (р. Сойва). Возможно, встречается на Северном Урале. Опушечно-лесной мезофил, обнаружен в пойменном разнотравном березняке. Бабочки летают в 1–2VII. Особенности экологии в регионе не изучены. *N. sappho sappho* (Pall.). КК РК – бионадзор. РК – DD.

Подсемейство **Heliconiinae** Swainson, 1822

Триба **Argynnini** Duponchel, [1835]

Род *Argynnis* Fabricius, 1807

Подрод *Argynnis* s. str.

- *raphia* (Linnaeus, 1758). Транспалеарктический температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины до 66° с.ш., Северное Предуралье, горно-лесной пояс Северного и Приполярного Урала. Единичные особи регистрировались на Полярном Урале (Горбунов, Ольшванг, 1993). Опушечно-лесной мезофил: лесные просеки, дороги, опушки, поляны, «окна» вывала деревьев в смешанных и мелколиственных лесах, редколесья. Малина обыкновенная, шиповник майский, фиалка собачья, ф. сверхуголая, ф. трехцветная, ф. полевая. Одно поколение, 1VI–3VIII. Зимуют гусеницы первого возраста. *A. raphia raphia* (L.). КК РК – бионадзор. РК – LC.

Род *Fabriciana* Reuss, 1920

- *adippe* ([Denis et Schiffermüller], 1775). Трансевразиатский температурно-субтропический. Южная, средняя и северная тайга Русской равнины и Предуралья, горно-лесной пояс Северного и Приполярного Урала. Локально проникает в подзону крайнесеверной тайги. Луговой мезофил: разнотравные, клеверные луга. Фиалка собачья, ф. болотная, ф. сверхуголая, ф. полевая, ф. трехцветная, ф. Селькирка, ф. двухцветковая. Одно поколение, 3VI–1VIII. Зимуют молодые гусеницы внутри яйца. *F. adippe adippe* ([Den. et Schiff.]). РК – LC.

- *niobe* (Linnaeus, 1758). Евро-сибирско-центральноазиатский суббореально-субтропический. Единичные находки в южной, частично (до 62° с.ш.) средней тайге Русской равнины и Северном Предуралье. Луговой мезофил: разнотравные луга. Бабочки встречаются в 2–3VII. Особенности экологии в регионе не изучены. *F. niobe niobe* (L.). РК – DD.

Род *Speyeria* Scudder, 1872

- *aglaja* (Linnaeus, 1758). Транспалеарктический температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. Локально проникает в горно-тундровый пояс, полосу лесотундры, южную тундру, на Полярный Урал. Луговой мезофил: разнотравные луга. Фиалка собачья, ф. болотная, ф. сверхуголая, ф. полевая, ф. трехцветная, ф. Селькирка, ф. двухцветковая. Одно поколение, 3VI–2VIII. Зимуют гусеницы первого или второго возраста, иногда внутри яйца. *S. aglaja aglaja* (L.). РК – LC.

Род *Issoria* Hübner, [1819]

Подрод *Issoria* s. str.

- *lathonia* (Linnaeus, 1758). Западно-центральнопалеарктический суббореально-субтропический. Южная (зависимые локальные популяции), средняя и северная тайга Русской равнины, горно-лесной пояс Северного и Приполярного Урала (сезонные миграции имаго). Луговой мезо-ксерофил: разнотравные, клеверные луга, агроценозы, рудеральные сообщества. Фиалка трехцветная, ф. полевая. Бабочки встречаются с 2VI до 1IX. В южной тайге установлена зимовка гусениц второго возраста. *I. lathonia lathonia* (Hbn.). РК – LC.

Подрод *Kuekenthaliella* Reuss, 1922

- *eugenia* (Eversmann, 1847). Восточноевро-трансзиатский субаркто-бореомонтанный. Подзона крайнесеверной тайги, полоса лесотундра и южная тундра Русской равнины, Полярный и Приполярный Урал. Обнаружен на юге подзоны типичной тундры. Локально встречается на Северном Урале и у южных отрогов Пай-Хоя. Опушечно-лесной, тундрово-луговой мезофил: пойменные разнотравные ивняки и луговины, елово-березовые и лиственничные редколесья и редины, на Полярном и Приполярном Урале луговинные, ерниковые и кустарничково-моховые горные тундры до 1200 м над у.м. Фиалка двухцветковая. Одно поколение, 1VII–1VIII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *I. eugenia eugeina* (Ev.). КК: РК – 3, НАО – 3, ЯНАО – 3, ХМАО – бионадзор. РК – LC, НАО – VU.

Род *Brenthis* Hübner, [1819]

- *ino* (Rottemburg, 1775). Трансевразиатский температурный. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. По интразональным местообитаниям проникает в полосу лесотундры и на Полярный Урал. Опушечно-лесной, луговой, болотный гигро-мезофил: лесные опушки, поляны, редколесья, разнотравные луга, сфагновые и травяные болота. Лабазник вязолистный, малина обыкновенная, княженика, кровохлебка лекарственная, черноголовка обыкновенная, горец большой. Одно поколение, 2VII–3VIII. Зимуют молодые гусеницы, иногда внутри яйца. *B. ino ino* (Rott.). РК – LC.

Род *Boloria* Moore, 1900

- *aquilonaris* (Stichel, 1908). Западно-центральноевразиатский субаркто-бореальный. Таежная зона, полоса лесотундры, южная тундра Русской равнины, Предуралье, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Болотно-лесной, тундровый гигрофил: сфагновые болота, хвойные и смешанные редколесья, ерниковая тундра. Кормовыми участками имаго служат разнотравные луга, лесные опушки и поляны. Клюква болотная, к. мелкоплодная. В садках зрелые гусеницы питаются листьями голубики, горца большого, г. живородящего, фиалки болотной, ф. двухцветковой. Одно поколение, 1VII–2VIII. Зимуют гусеницы первого или второго возраста. *B. aquilonaris aquilonaris* (Stich.). КК ВО – 3 (LC). РК – LC, НАО – LC.
- *alaskensis* (Holland, 1900). Субтрансголарктический аркто-гольцовый. Типичная, южная тундра Русской равнины, горно-тундровый и подгольцовый пояса Полярного, Приполярного и Северного Урала. Тундровый мезофил: кустарничково-

моховые, травяно-моховые, луговинные тундры. В Полярном Приуралье и равнинной тундре встречается на склонах крутых речных берегов и в пойменных луговинах. Горец живородящий, г. большой. Одно поколение, 2VII–1VIII. Зимуют гусеницы первого возраста. *B. alaskensis sedykhi* Crosson du Cormier, 1977. РК – LC, НАО – LC.

- *napaea* (Hoffmannsegg, 1804). Трансевразиатский гольцово-альпийский. Подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного и Приполярного Урала. Тундрово-луговой мезофил: кустарничково-моховые, луговинные тундры, разнотравные луга. Особенности экологии в регионе не изучены. *B. napaea contaminata* P. Gorbunov et Kosterin, 2007. РК – NE.

Род *Clossiana* Reuss, 1920

Подрод *Procllossiana* Reuss, 1920

- *eunomia* (Esper, [1799]). Трансглоарктический субаркто-борео-монтанный. Таежная зона, полоса лесотундры, южная тундра Русской равнины и Предуралья, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Локально проникает в подзону типичной тундры. Болотный, опушечно-лесной, тундровый гигро-мезофил: сфагновые болота, хвойные редколесья, разнотравные лесные опушки и поляны, ерниковые тундры, тундровые пойменные ивняки и луговины. Кормовыми участками имаго служат разнотравные луга. Клюква болотная, к. мелкоплодная, г. большой, г. живородящий, фиалка болотная, ф. двухцветковая. В садках гусеницы питаются листьями фиалки собачьей, ф. сверхуголой, голубики, морошки. Одно поколение, 3VI–3VII. Зимуют гусеницы третьего или четвертого возраста. *C. eunomia ossianus* (Herbst, 1800). КК ВО – 3 (LC). РК – LC, НАО – LC.

Подрод *Clossiana* s.str.

- *angarensis* (Ershoff, 1870). Восточноевро-трансазиатский субаркто-бореальный. Подзона крайнесеверной тайги, полоса лесотундры и южная тундра Русской равнины и Полярного Урала, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Приполярного Урала. Локально встречается в подзонах северной и средней тайги Русской равнины и горно-лесном поясе Северного Урала. Болотно-лесной мезофил: тундровые пойменные ивняки, елово-березовые и лиственничные редколесья и редины, в средней и северной тайге – сфагновые болота. Голубика, фиалка двух-

- цветковая. Одно поколение: в таежной зоне – 3VI–2VII, в тундре – 2–3VII. Стадия зимовки в регионе не известна. *C. angarensis angarensis* (Ersh.). РК – LC, НАО – LC.
- *chariclea* (Schneider, 1792). Трансголарктический аркто-гольцовый. Арктические тундры Новой Земли и Вайгача, типичные тундры Югорского п-ова, Пай-Хоя и Печорской провинции Русской равнины. Локально встречается в подзоне южной тундры, на Полярном Урале (на юг до 67° с.ш.). Тундровый мезофил: травяно-моховые, кустарничково-моховые, луговинные, редкоивняковые тундры, разнотравные пойменные ивняки. Одно поколение, 1VII–1VIII. Стадия зимовки в регионе не известна. *C. chariclea chariclea* (Schn.). КК: РК – бионадзор, НАО – 3, ЯНАО – 3. РК – LC, НАО – NT.
- *dia* (Linnaeus, 1767). Трансевразитский температурный. Южная, частично (до 62° с.ш.) средняя тайга, Северное Предуралье. Луговой мезофил: разнотравные луга. Фиалка полевая, ф. трехцветная, ф. собачья. Одно поколение, 3V–2VI. Зимуют зрелые гусеницы. *C. dia dia* (L.). КК РК – бионадзор. РК – DD.
- *euphrosyne* (Linnaeus, 1758). Трансевразиатский субаркто-температно-субтропический. Таежная зона Русской равнины, Северное и Приполярное Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. Локально проникает в полосу лесотундры и южную тундру, на Полярный Урал. Опущечно-лесной, луговой, болотный гигро-мезофил: лесные опушки, поляны, просеки, дороги, редколесья, сфагновые болота, разнотравные луга. Голубика, фиалка собачья, ф. полевая, ф. свехуголая, ф. Селькирка, ф. болотная, ф. двухцветковая. В садках гусеницы питаются черникой, малиной обыкновенной, костяникой обыкновенной, княженикой. Одно поколение, 1VI–2VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *C. euphrosyne euphrosyne* (L.). РК – LC, НАО – LC.
- *freiija* (Thunberg, 1791). Трансголарктический субаркто-бореальный. Таежная зона, лесотундра, южная тундра Русской равнины, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Локально встречается в типичной тундре. Тундровый, болотный, лесной гигро-мезофил: ерниковые, кустарничково-моховые и луговинные тундры, сфагновые болота, хвойные и смешанные редколесья. Морошка, голубика, вороника гермафродитная, толокнянка альпийская. Одно поколение: таежная зона – 1–3VI, тундра – 3VI–3VII. Зимуют гу-

- сеницы третьего или четвертого возраста, в таежной зоне, возможно, зрелые. *C. freija freija* (Thnb.). РК – LC, НАО – LC.
- *frigga* (Thunberg, 1791). Трансглоарктический субаркто-бореальный. Таежная зона, лесотундра, южная и типичная тундра Русской равнины, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Болотный, тундровый гигро-мезофил: ерниковые, травяно-моховые, кустарничково-моховые, луговинные тундры, сфагновые болота. Морошка. Зрелые гусеницы в садках питаются княженикой, малиной. Одно поколение, 1–3VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *C. frigga frigga* (Thnb.). КК СО – 3. РК – LC, НАО – LC.
- *improba* (Butler, 1877). Циркумполярный. Арктические тундры Новой Земли и Вайгача, типичные тундры Югорского п-ова, Пай-Хоя и Русской равнины. Локально встречается в южной тундре, на Полярном Урале (на юг до 67° с.ш.). Тундровый мезофил: травяно-моховые, кустарничково-моховые, луговинные, редкостебельные тундры, пойменные разнотравные сообщества. Ива сетчатая, и. полярная. Одно поколение, 1–3VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *C. improba improbula* (Bryk, 1920). КК: РК – бионадзор, НАО – 3. РК – DD, НАО – NT.
- *polaris* (Boisduval, 1829). Циркумполярный. Арктические тундры Новой Земли и Вайгача, типичные тундры Югорского п-ова, Пай-Хоя, Колгуева и Русской равнины. Локально встречается в южной тундре, на Полярном Урале (на юг до 66° с.ш.). Тундровый мезо-ксерофил: травяно-моховые, кустарничково-моховые, лишайниковые, каменистые тундры. Кормовыми участками имаго часто служат луговинные тундры, пойменные разнотравные луговины и бечевники. Дриада восьмилепестная. Одно поколение, 3VI–3VII. Зимуют гусеницы дважды: первый раз в первом возрасте, второй – в четвертом возрасте или зрелой. *C. polaris polaris* (Bsd.). КК: РК – бионадзор, НАО – бионадзор. РК – DD, НАО – NT.
- *selene* ([Denis et Schiffermüller], 1775). Трансглоарктический субаркто-температный. Таежная зона, полоса лесотундры, южная тундра Русской равнины, Предуралья, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Опушечно-лесной, луговой, болотный, тундровый мезофил: лесные опушки, поляны, разнотравные луга, просеки, смешанные и хвойные редколесья, сфагновые и травяные болота, ерниковые, ивняковые, луго-

- винные тундры. Фиалка собачья, ф. полевая, ф. трехцветная, ф. сверхуголая, ф. болотная, ф. двухцветковая. Одно поколение с растянутым лётном имаго, 1VI–1VIII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *C. selene selene* ([Den. et Schiff.]). РК – LC, НАО – LC.
- *selenis* (Eversmann, 1837). Восточноевро-трансзиатский субаркто-температный. Единственное местонахождение в Северном Предуралье (Печоро-Илычский заповедник). Приводится для южной части Северного Урала (Баранчиков, 1980), указание вида для Полярного Урала (Горбунов, Ольшванг, 1993) пока не подтверждается новыми материалами. Луговой мезо-ксерофил. Обнаружен на пойменном разнотравном лугу в 2VII. Особенности экологии *C. selenis selenis* (Ev.). КК: ПК – бионадзор, ЯНАО – бионадзор, ХМАО – бионадзор, РК – бионадзор, СО – 4. РК – DD.
- *thore* (Hübner, [1803]). Трансевразийский субаркто-борео-монтанный. Горно-лесной и подгольцовый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала, полоса лесотундры и южная тундра Русской равнины, единичные находки в южной полосе типичной тундры. Локально встречается в равнинной средней и северной тайге. Опушечно-лесной мезофил: лесные опушки, поляны, просеки, редколесья и редины, окраины болот, тундровые пойменные ивняки. Фиалка двухцветковая, ф. болотная, ф. собачья. Одно поколение, 1–3VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *C. thore transuralensis* (Sheljuzhko, 1931). РК – LC, НАО – LC.
- *titania* (Esper, [1793]). Трансевразийский борео-монтанный. Южная, средняя и северная тайга Русской равнины, Северное и Приполярное Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. Опушечно-лесной, луговой гигро-мезофил: лесные опушки, поляны, просеки, редколесья, окраины сфагновых и травяных болот. Горец большой, лабазник вязолистный. В садках гусеницы питаются листьями фиалки двухцветковой, ф. собачей, ф. болотной, ф. сверхуголой. Одно поколение, 3VI–1VIII. Зимуют гусеницы разного возраста. *C. titania bivina* (Fruhstorfer, 1908). РК – LC.
- *tritonia* (Böber, 1812). Субтрансголарктический (урало-аляскинский) гольцовый. Полярный Урал. Тундровый ксерофил: каменистые, лишайниковые тундры, скальные обнажения, курумники. Бабочки летают в 1–2VII. Кормовые растения и стадия

зимовки в регионе не известны. *C. trironia machati* Korshunov, 1987. КК: РК – 3, ЯНАО – 3. РК – VU.

Подсемейство **Nymphalinae** Swainson, 1827

Триба **Nymphalini** Swainson, 1827

Подтриба **Nymphalina** Swainson, 1827

Род **Nymphalis** Kluk, 1802

Подрод **Nymphalis** s. str.

– ***polychloros*** (Linnaeus, 1758). Западно-центральнопалеарктический суббореально-субтропический. Локально в южной, частично (до 61° с.ш.) средней тайге Русской равнины (сезонные миграции имаго и их потомство). Опушечно-лесной мезофил: лесные опушки, поросшие кустарниками обочины дорог. Ивы. Бабочки регистрировались в 2–3VI. *N. polychloros polychloros* (L.). РК – NE.

– ***xanthomelas*** (Esper, [1781]). Центральноевро-трансзиатский субаркто-температно-субтропический. Горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала, Предуралья, южная тундра и лесотундра Русской равнины. В последние десятилетия наблюдается активное распространение вида на территории равнинной тайги (Татаринов, Кулакова, 2013б). Опушечно-лесной мезофил: тундровые и таежные ивняковые сообщества, березовые редколесья, лесные опушки, поляны, просеки, закустаренные и облесенные обочины дорог. Кормовыми участками имаго служат крупнотравные, мелкотравные, клеверные луга, различные рудеральные местообитания, агроценозы. Ива филиколистная, и. козья, и. сетчатая. Одно поколение, 3VII–2IX – 2IV–3VI. Зимуют имаго. *N. xanthomelas xanthomelas* (Esp.). РК – LC, НАО – LC.

Подрод ***Euvanessa*** Scudder, 1899

– ***antiopa*** (Linnaeus, 1758). Панголарктический (антропогенный). Таежная зона Русской равнины, Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. Проникает в горно-тундровый пояс, полосу лесотундры и подзону южной тундры, на Полярный Урал. Опушечно-лесной мезофил: смешанные и мелколиственные леса, редколесья, кустарниковые сообщества, поляны, опушки, просеки, лесные дороги, окна вывала деревьев. Кормовыми участками имаго служат разнотравные луга, сфагновые болота, ерниковые, ивняковые тундры. Береза повислая, б. пушистая, б. извилистая, б. карликовая, ива козья, и. русская, и. фили-

колистная. В садках гусеницы питаются листьями осины, малины, шиповника. Одно поколение, 3VII–2IX – 2IV–3VI. Зимуют имаго. *N. antiopa antiopa* (L.). РК – LC, НАО – LC.

Подрод *Aglais* Dalman, 1816

– *urticae* (Linnaeus, 1758). Трансевразиатский субаркто-температно-субтропический. Таежная зона, полоса лесотундры Русской равнины, Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. По интразональным и антропогенно трансформированным местообитаниям проникает в подзону южной тундры. Синантропный, опушечно-лесной, луговой мезофил: различные антропогенные местообитания, разнотравные луга, лесные опушки, поляны, просеки, окраины сфагновых болот. Крапива двудомная, к. жгучая. В южной и средней тайге нередко два поколения, 3VI–3VII, 2VIII–2IX – 2IV–1VI. В северной и крайнесеверной тайге и в синантропных местообитаниях Заполярья развивается в одном поколении, 3VII–2VIII – 2VI–2VII. Зимуют имаго. *N. urticae urticae* (L.). РК – LC, НАО – LC.

Подрод *Inachis* Hübner, [1819]

– *io* (Linnaeus, 1758). Трансевразиатский температурно-субтропический. Южная, средняя тайга Русской равнины, Северное Предуралье (сезонные миграции имаго, временные популяции). Опушечно-лесной, луговой, синантропный мезофил: лесные поляны и опушки, разнотравные луга, различные антропогенные местообитания. Крапива двудомная. Одно поколение, 2VIII–1IX – 1V–2VI. Зимуют имаго. *N. io io* (L.). РК – NE.

Подрод *Roddia* Korshunov, 1995

– *vaualbum* ([Denis et Schiffermüller], 1775). Субтрансголарктический (антропогенный) температурный. Единично в южной, частично (до 62° с.ш.) средней тайге Русской равнины, Северном Предуралье (сезонные миграции имаго). Опушечно-лесной мезофил: лесные опушки, поляны, лиственные редколесья. Бабочки регистрировались в 3VI, 1–2VIII. *N. vaualbum vaualbum* ([Den. et Schiff.]). РК – NE.

Род *Polygonia* Hübner, [1819]

– *c-album* (Linnaeus, 1758). Транспалеарктический температурно-субтропический. Таежная зона Русской равнины, Северное и Приполярное Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. По интразональным место-

обитаниям проникает в полосу лесотундры, на Полярный Урал. Опушечно-лесной, синантропный мезофил: лесные поляны, опушки, просеки, дороги, редколесья, рудеральные сообщества в населенных пунктах. Кормовыми участками имаго служат различные луга, сфагновые и травяные болота. Крапива двудомная, смородина черная, с. красная, жимолость лесная. В садках гусеницы питаются листьями различных ив и берез. Одно поколение, 2VIII–1IX – 3IV–2VI. Зимуют имаго. *P. c-album c-album* (L.). РК – LC, НАО – LC.

Род *Vanessa* Fabricius, 1807

Подрод *Vanessa* s. str.

– *atalanta* (Linnaeus, 1758). Мультирегиональный. В таежной зоне встречаются только перелетные бабочки и их потомство, единичные особи иногда залетают в полосу лесотундры и подзону южной тундры. Политопный мезо-ксерофил: разнообразные открытые местообитания, луга, пустыри, рудеральные участки по обочинам дорог, агроценозы. Крапива двудомная, бодяк полевой. Бабочки встречаются в 1–3VI, 1VIII–1IX. *V. atalanta atalanta* (L.). РК – NE, НАО – NE.

Подрод *Cynthia* Fabricius, 1807

– *cardui* (Linnaeus, 1758). Субкосмополитический. На всей территории от южной тайги до типичной тундры встречаются только перелетные особи и их потомство. В южной и средней тайги иногда формируются локальные псевдопопуляции. Политопный мезофил: разнообразные открытые местообитания, луга, пустыри, агроценозы. Бодяк полевой, б. обыкновенный, б. огородный, чертополох курчавый, лопух войлочный, пижма обыкновенная, полынь обыкновенная, п. горькая. Бабочки встречаются в 3IV–3VI, 1VIII–1IX. *V. cardui cardui* (L.). РК – NE, НАО – NE.

Род *Araschnia* Hübner, [1819]

– *levana* (Linnaeus, 1758). Трансевразийский температурный. Таежная зона Русской равнины, Северное и Приполярное Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. По интразональным и антропогенным местообитаниям проникает в полосу лесотундры, на Полярный Урал. Опушечно-лесной, синантропный мезофил: лесные опушки, поляны, редколесья, окраины сфагновых болот, рудеральные сообщества. Крапива двудомная, к. жгучая. В подзонах южной и средней тайги часто два поколения, 3V–3VI, 3VII–2VIII. В северных районах моновольтинный тип развития, 1VI–1VII. Зимуют куколки. *A. levana levana* (Hbn.). РК – LC, НАО – LC.

Триба **Melitaeini** Newman, 1870

Подтриба **Melitaeina** Newman, 1870

Род **Melitaea** Fabricius, 1807

Подрод **Melitaea** s. str.

- **diamina** (Lang, 1789). Трансевразиа́тский темпeратный. Южная, средняя и северная тайга Русской равнины, Северное Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного Урала. Локально проникает в крайнесеверную тайгу. Опушечно-лесной, луговой мезофил: лесные опушки и поляны, разнотравные луга. Подорожник большой, п. средний, п. ланцетный, вероника длиннолистная, марьянник лесной, м. луговой. Перезимовавшие гусеницы в садках могут питаться листьями горца большого. Одно поколение, 3VI–2VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *M. diamina diamina* (Lang). РК – LC.

Подрод **Mellicta** Billberg, 1820

- **athalia** (Rottemburg, 1775). Трансевразиа́тский темпeратно-субтропический. Таежная зона Русской равнины, Северное Предуралье, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного Урала. Отмечен в крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала. Опушечно-лесной, луговой мезофил: разнотравные луга, лесные опушки и поляны. Подорожник большой, п. средний, п. ланцетный, вероника длиннолистная, марьянник лесной, м. луговой, горец большой. Одно поколение, 2VI–3VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *M. athalia athalia* (Rott.). РК – LC, НАО – LC.

Подтриба **Euphydryina** Higgins, 1978

Род **Euphydryas** Scudder, 1872

Подрод **Hypodryas** Higgins, 1978

- **ichnea** (Boisduval, [1833]). Центральноевро-трансазиатский борео-монтанный. Локально в средней тайге Приуралья и Тимана, Северном Предуралье, горно-лесном поясе Северного Урала. Опушечно-лесной мезофил: лесные опушки поляны, просеки. Бабочки встречаются в 3VI–2VII. Кормовые растения и стадия зимовки в регионе не известны. *E. ichnea ichnea* (Bsd.). КК РК – бионадзор. РК – DD.
- **iduna** (Dalman, 1816). Трансевразиа́тский субаркто-гольцово-альпийский. Полоса лесотундры и южная тундра Русской равнины, Полярный Урал. Тундрово-луговой, болотный гигро-мезофил: пойменные разнотравные ивняки и луговины, ерничко-

вые, редкоивняковые и луговинные, плоскобугристые болота. Одно поколение, 1–3VII. Кормовые растения и стадия зимовки в регионе не известны. *E. iduna iduna* (Dalm.). КК: РК – 3, НАО – 3, ЯНАО – бионадзор. РК – NT.

– *matura* (Linnaeus, 1758). Евро-сибиро-центральноазиатский температурный. Таежная зона Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. Локально проникает в полосу лесотундры и на Полярный Урал. Опушечно-лесной, луговой мезофил: лесные опушки поляны, просеки, дороги, крупнотравные луга. Вероника длиннолистная, марьянник лесной, м. луговой, подорожник большой, п. средний, п. ланцетный. После зимовки, покинув гнезда гусеницы питаются также листьями фиалки собачьей, ф. сверхуголой, ф. полевой, трехцветной, ф. болотной, ф. двухцветковой, жимолости лесной, осины дрожащей, ивы филиколистной, василистника малого. Бабочки летают в 2VI–2VII. Гусеницы зимуют дважды, первый раз группами в паутинных в гнездах, второй – по-одиночке. *E. matura matura* (L.). КК ВО – 3 (LC). РК – LC, НАО – LC.

Семейство **Satyridae** Boisduval, [1833]

Подсемейство **Satyrinae** Boisduval, [1833]

Триба **Parargini** Tutt, 1896

Подтриба **Parargina** Tutt, 1896

Род **Pararge** Hübner, [1819]

– *aegeria* (Linnaeus, 1758). Западнопалеарктический температурно-субтропический. Локально в южной и средней тайге Русской равнины, Предуралья, горно-лесном поясе Северного Урала. Опушечно-лесной мезофил: разреженные лиственные и смешанные насаждения, лесные опушки, поляны, дороги, просеки, «окна» вывала деревьев. Мятлик обыкновенный, перловник поникший. В садках гусениц можно вырастить на многих других злаках. Одно поколение, 1VI–1VII. Зимуют куколки. *P. aegeria tircis* Godart, 1821. КК: ВО – 3 (NT), РК – бионадзор. РК – DD.

Род **Lopinga** Moore, 1893

– *achine* (Scopoli, 1763). Трансевразийский суббореальный. Локально в подзоне южной тайги Русской равнины. Опушечно-лесной мезофил: лесные опушки, поляны, дороги, просеки, разреженные лиственные древесные и кустарниковые насаждения. Бабочки встречаются в 1–3VI. Кормовые растения и стадия зимовки в регионе не известны. *L. achine achine* (Scop.). КК ВО – 3 (NT). РК – NE.

- *deidamia* (Eversmann, 1851). Урало-трансзиатский борео-монтанный. Локально в горно-лесном поясе Северного Урала и Северном Предуралье (до 62° с.ш.). Опушечно-лесной мезофил: лесные опушки, поляны, просеки, разреженные лиственные древесные и кустарниковые насаждения, каменистые речные берега, бечевники. Бабочки встречаются в 2VII–1VIII. Кормовые растения и стадия зимовки в регионе не известны. *L. deidamia deidamia* (Ev.). КК: СО – 3, РК – бионадзор. РК – DD.

Род *Lasiommata* Westwood, 1841

- *maera* (Linnaeus, 1758). Западно-центральнопалеарктический температурно-субтропический. Локально в южной и средней тайге Русской равнины, Северном Предуралье. Опушечно-лесной мезофил: лесные опушки, поляны, дороги, просеки разреженные лиственные древесные и кустарниковые насаждения. Овсяница овечья, тимофеевка луговая. В садках гусениц можно вырастить на костре безостом, пырее ползучем и др. злаках. Одно поколение, 3VI–2VII. Зимуют зрелые гусеницы или куколки. *L. maera maera* (L.). КК РК – бионадзор. РК – DD.
- *petropolitana* (Fabricius, 1787). Трансевразиатский борео-монтанный. Южная, средняя и северная тайга Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного и Приполярного Урала. Локально проникает в подзону крайнесеверной тайги. Опушечно-лесной, горно-луговой мезофил: лесные опушки, поляны, разреженные лиственные насаждения, лесные дороги, просеки, бечевники, мелко-травные горные луга у скал и останцов. Мятлик обыкновенный, колосок альпийский. В садках гусеницы питаются мятликом альпийским, м. арктическим, зубровкой альпийской, колоском душистым, овсяницей овечьей, тимофеевкой альпийской и др. злаками. Одно поколение: равнинная тайга и Северный Урал – 3V–3VI, Приполярный Урал – 1VII–1VIII. Зимуют зрелые личинки или куколки (Татаринов, Кулакова, 2008). *L. petropolitana petropolitana* (F.). РК – LC.

Триба **Satyrini** Boisduval, [1833]

Подтриба **Melanargiina** Wheeler, 1903

Род *Melanargia* Meigen, [1829]

- *russiae* Esper, [1793]. Суббореальный западно-центральноевразиатский. В подзоне южной и средней тайги в 2016 г. обнаружены две особи имаго, являющиеся спора-

дическими сезонными мигрантами. Других сведений о распространении и экологии вида в регионе нет. РК – NE.

Подтриба **Coenonymphina** Tutt, 1896

Род *Coenonympha* Hübner, [1819]

- *glycerion* (Borkhausen, 1788). Трансевразиа́тский температно-субтропический. Южная, средняя тайга Русской равнины, Северное Предуралье. Луговой, опушечно-лесной мезофил: разнотравные луга, лесные опушки, поляны. Тимофеевка луговая, лисохвост луговой, мятлик обыкновенный, зубровка душистая. В садках гусеницы питаются многими другими злаками. Одно поколение, 2VI–2VII. Зимуют гусеницы третьего или четвертого возраста. *C. glycerion glycerion* (Brkh.). РК – LC.
- *hero* (Linnaeus, 1761). Трансевразиа́тский температный. Локально в южной и средней тайге Русской равнины, Северном Предуралье (до 61° с.ш.). Опушечно-лесной мезофил: лесные опушки, поляны, разреженные лесные насаждения, травянистые окрайки сфагновых болот. Тимофеевка луговая. Одно поколение, 1VI–2VII. Стадия зимовки в регионе не известна. *C. hero hero* (L.). КК: РФ – бионадзор, РК – бионадзор. РК – DD.
- *pamphilus* (Linnaeus, 1758). Западно-центральнопалеарктический суббореально-субтропический. Локально в южной, частично (до 62° с.ш.) средней тайге Русской равнины. Луговой мезо-ксерофил: разнотравные и злаково-разнотравные луга. Одно поколение, 1VI–1VII. Кормовые растения и стадия зимовки в регионе неизвестны. *C. pamphilus pamphilus* (L.). РК – NE.
- *tullia* (Müller, 1764). Трансглоарктический субаркто-теператный. Таежная зона, лесотундра, южная тундра Русской равнины, Предуралье, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Локально проникает в типичную тундру. Болотный, луговой, опушечно-лесной, тундровый гигрофил: сфагновые, травяные и плоскобугристые болота, хвойные редколесья, лесные опушки и поляны, крупнотравные, злаково-разнотравные луга, ерниковые, ивняковые, луговинные тундры. Мятлик арктический, м. альпийский, овсяница овечья, осока топяная, о. черная и др. Одно поколение: таежная зона – 3VI–1VIII, Заполярье – 1VII–1VIII. Зимуют гусеницы третьего возраста. *C. tullia tullia* (Müll.) – таежная зона, *C. tullia fridolini* Kusnezov, 1941 – Полярный Урал, Большеземельская тундра. РК – LC, НАО – LC.

Подтриба **Maniolina** Grote, 1897Род **Maniola** Schrank, 1801

- *jurtina* (Linnaeus, 1758). Западнопалеарктический температурно-субтропический. Южная, средняя тайга Русской равнины и Предуралья, горно-лесной пояс Северного Урала. Локально проникает в подзону северной тайги. Луговой, опушечно-лесной мезофил: разнотравные и злаково-разнотравные луга, лесные опушки и поляны. Овсяница овечья, мятлик луговой, м. обыкновенный, тимофеевка луговая, зубровка душистая. В садках гусеницы питаются многими другими злаками. Одно поколение с растянутым летом имаго, 2VI–1VIII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *M. jurтина jurтина* (L.). РК – LC.

Род **Aphantopus** Wallengren, 1853

- *hyperantus* (Linnaeus, 1758). Трансевразийский температурный. Южная и средняя тайга Русской равнины, Северное Предуралье, горно-лесной пояс Северного Урала. Луговой мезофил: злаково-разнотравные, нивяниковые луга. Тимофеевка луговая, лисохвост луговой, ежа сборная, бор развесистый, мятлик луговой. В садках гусеницы питаются многими другими злаками. Одно поколение, 3VI–3VII. Зимуют гусеницы второго–четвертого возраста. *A. hyperantus hyperantus* (L.). РК – LC.

Подтриба **Satyrina** Boisduval, [1833]Род **Hyponephele** Muschamp, 1915

- *lycaon* (Rottemburg, 1775). Трансевразийский суббореально-субтропический. Южная, частично (до 62° с.ш.), средняя тайга Русской равнины, Северное Предуралье. Луговой мезофил: разнотравные и злаково-разнотравные луга. Мятлик луговой, овсяница овечья, лисохвост луговой. Одно поколение, 3VI–2VII. Стадия зимовки в регионе не известна. *H. lycaon lycaon* (Rott.). РК – LC.

Подтриба **Erebiina** Doherty, 1886Род **Erebia** Dalman, 1816

- *euryale* (Esper, [1805]). Европейский субаркто-борео-монтанный. Таежная зона, лесотундра, южная тундра Русской равнины и Предуралья, горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Опушечно-лесной, луговой мезофил: лесные опушки, поляны, разреженные лиственные и смешанные леса, окраины сфагновых и травянистых болот, разнотравные и злаково-разнотравные луга, тундровые пойменные ивняки и луговины, ерниковые,

- ивняковые, луговинные тундры. Тимофеевка луговая, лисохвост луговой, мятлик луговой, м. обыкновенный, м. альпийский, перловник поникший, овсяница овечья, бор развесистый, зубровка альпийская. В садках гусеницы питаются многими другими злаками. Двухгодичная генерация, 2VII–2VIII. Первый раз зимуют молодые гусеницы внутри яйца, второй раз в четвертом возрасте или зрелые. *E. euryale euryalides* Tengström 1869. РК – LC, НАО – LC.
- *jeniseiensis* Trybom, 1877. Восточноевро-трансазиатский субаркто-бореомонтанный. Южная тундра Русской равнины, Полярный Урал. Опушечно-лесной мезофил: интразональные травянистые ивняки, лиственничные и елово-березовые редколесья. Мятлик альпийский, арктагросис широколистная. Бабочки летают в 2–3VII. Стадия зимовки в регионе не известна. КК: РК – бионадзор, НАО – бионадзор, ЯНАО – 3. РК – DD, НАО – LC.
- *ligea* (Linnaeus, 1758). Трансевразиатский субаркто-бореомонтанный. Таежная зона, полоса лесотундры Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного, Приполярного, Полярного Урала. Локально проникает в южную тундру. Опушечно-лесной, луговой мезофил: лесные опушки, поляны, просеки, дороги, разреженные лесные насаждения, окрайки сфагновых и травяных болот разнотравные, злаково-разнотравные луга. Тимофеевка луговая, лисохвост луговой, ежа сборная, мятлик луговой, м. обыкновенный, перловник поникший, овсяница овечья. В садках гусеницы питаются многими другими злаками. Двухгодичная генерация, 2VII–2VIII. Первый раз зимуют молодые гусеницы внутри яйца, второй раз в четвертом возрасте или зрелые. *E. ligea ligea* (L.). КК ЯНАО – бионадзор. РК – LC, НАО – DD.
- *disa* (Thunberg, 1791). Субтрансголарктический (евразо-аляскинский) субаркто-гольцовый. Южная тундра, полоса лесотундры Русской равнины и Предуралья, горно-тундровый, подгольцовый пояса Полярного, Приполярного и Северного Урала. Проникает в типичную тундру, локально встречается в подзонах крайнесеверной и северной тайги. Тундровый, болотно-лесной гигро-мезофил: ерниковые, ивняковые, кустарничково-моховые, луговинные тундры, елово-березовые, лиственничные редколесья и редины, сфагновые болота. Осока топяная, о. лапландская, о. трехраздельная, о. аркто-сибирская. В садках гусеницы питаются многими другими осоками. Двухгодичная генерация, 2VII–2VIII. Первый раз зимуют гусеницы

- второго или третьего возраста, второй раз – зрелые. *E. disa disa* (Thnb.). РК – LC, НАО – LC.
- *edda* Mènètriés, 1851. Урало-трансзиатский бореальный. Единственная находка 26.06.1908 г. в подзоне крайнесеверной тайги в бассейне р. Сыня (Кузнецов, 1925). Вероятно, локально встречается на Приполярном и Северном Урале. Болотно-лесной гигрофил. Особенности экологии в регионе не известны. *E. edda edda* (Mèn.). КК ЯНАО – бионадзор, ХМАО – 4. РК – NE.
- *embla* (Thunberg, 1791). Трансевразийский субаркто-бореальный. Таежная зона, полоса лесотундры Русской равнины, Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. По аazonальным местообитаниям проникает в южную тундру. Болотно-лесной гигрофил: сфагновые болота, хвойные и смешанные редколесья и редины. Осока топяная, о. пепельно-серая, о. черная, о. буроватая. В садках гусеницы питаются многими другими осоками. Двухгодичная генерация, 2VII–2VIII. Первый раз зимуют гусеницы второго или третьего возраста, второй раз – зрелые или куколки. *E. embla embla*. (Thnb.). РК – LC, НАО – LC.
- *discoidalis* (Kirby, 1837). Субтрансголарктический субаркто-борео-монтанный. Крайнесеверная тайга, полоса лесотундры Русской равнины, Полярного Урала и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Приполярного Урала. Лесной, тундрово-болотный гигро-мезофил: хвойные редколесья и редины, плоскобугристые, сфагновые болота, ерниковые, ивняковые тундры. Осока трехраздельная. В садках гусеницы питаются многими другими осоками и злаками. Двухгодичная генерация, 3VI–2VII. Первый раз зимуют гусеницы второго или третьего возраста, второй раз – зрелые. *E. discoidalis lena* Christoph, 1889. КК: РК – бионадзор, НАО – 3, ХМАО – бионадзор. РК – LC, НАО – NT.
- *rossii* (Curtis, 1834). Субтрансголарктический аркто-гольцовый. Типичная и южная тундра, полоса лесотундры Русской равнины, Пай-Хой, Югорский п-ов, Предуралья, горно-тундровый пояс Полярного, Приполярного и Северного Урала. Тундровый гигро-мезофил: ерниковые, ивняковые, кустарничково-моховые, травяно-моховые, луговинные, лишайниковые тундры, бугристые болота. Осока топяная, о. лапландская, о. скальная, о. аркто-сибирская, о. ледниковая. В садках гусеницы питаются многими другими осоками. Двухгодичная генерация, 1VII–1VIII. Первый

- раз зимуют гусеницы второго или третьего возраста, второй раз – зрелые. *E. rossii dzhelindae* Sheljuzhko, 1925. РК – LC, НАО – LC.
- *fasciata* (Butler, 1868). Субциркумполярный. Типичная и южная тундра, северная лесотундра Русской равнины, Пай-Хой, Югорский п-ов, горно-тундровый пояс Полярного и Приполярного Урала (на юг до 65° с.ш.). Тундровый гигро-мезофил: кустарничково-моховые, травяно-моховые, ерниковые, ивняковые, луговинные, лишайниковые тундры, плоскобугристые болота. Осока трехраздельная, о. аркто-сибирская. В садках гусеницы питаются многими другими осоками. Двухгодичная генерация, 1VII–1VIII. Первый раз зимуют гусеницы второго или третьего возраста, второй раз – зрелые. *E. fasciata semo* Grun-Grshimailo, 1899. КК: РК – бионадзор, НАО – бионадзор. РК – LC, НАО – LC.
- *pandrose* (Borkhausen, 1788). Евро-южносибирский субаркто-гольцово-альпийский. П-ов Канин и о. Колгуев, единичные находки вида на северо-востоке Малоземельской тундры, вероятны местонахождения на севере Тиманского кряжа. Тундровый мезофил: мелкоерниковые тундры. Кормовые растения и стадия зимовки в регионе не известны. *E. pandrose lappona* (Thunberg, 1791). КК НАО – бионадзор. РК – LC, НАО – DD.
- *dabanensis* Ershoff, [1871]. Урало-трансзиатский гольцовый. Полярный Урал. Возможно, локально встречается в крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала. Тундрово-лесной мезо-ксерофил: каменистые, лишайниковые тундры, гольцы, лишайниковые лиственничники. Зубровка альпийская, мятлик арктический. В садках гусеницы питаются многими другими злаками и осоками. Двухгодичная генерация, 1VII–1VIII. Первый раз зимуют гусеницы второго или третьего возраста, второй раз – зрелые. *E. dabanensis olshvangi* P. Gorbunov, 1995. КК ЯНАО – 3. РК – DD.
- *callias* (Edwards, 1871). Субтрансголарктический гольцовый. Полярный Урал. Экология в регионе не изучена. *E. c. churkini* Bogdanov, 2008. РК – NE.
- *kefersteini* (Eversmann, 1851). Урало-сибирский гольцово-альпийский. Полярный Урал. Экология в регионе не изучена. *E. k. zaitsevi* Nikolaev 2005. РК – NE.

Подтриба **Oeneina** Wheeler, 1903

Род **Oeneis** Hübner, [1819]

- *ammon* (Elwes, 1899). Урало-сибирский гольцово-альпийский. Полярный Урал. Тундровый мезофил: ерниковые луговинные, кустарничково-моховые тундры. Бабочки летают в 1–2VII. Кормовые растения и стадии зимовки в регионе не известны. *Oeneis ammon tatarinovi* Korb, 1995. РК – DD.

- *bore* (Schneider, 1792). Трансголарктический субаркто-гольцовый. Южная тундра, полоса лесотундры Русской равнины и Предуралья, горно-тундровый и подгольцовый пояса Полярного и Приполярного Урала (на юг до 65° с.ш.). Локально проникает в типичную тундру и на Пай-Хой. Тундровый гигро-мезофил: ерниковые, ивняковые, луговинные, кустарничково-моховые тундры, елово-березовые и лиственничные редколесья. Осока аркто-сибирская, о. топяная, о. скальная, о. ледниковая, о. трехраздельная, мятлик арктический, м. альпийский, зубровка альпийская. В садках гусеницы питаются многими другими осоками и злаками. Двухгодичная генерация, 3VI–3VII. Первый раз зимуют гусеницы второго или третьего возраста, второй раз – зрелые. *Oe. bore bore* (Schn.). КК НАО – бионадзор. РК – LC, НАО – LC.

- *jutta* (Hübner, [1806]). Трансголарктический субаркто-бореальный. Таежная зона, полоса лесотундры Русской равнины и Предуралья, горно-лесной, подгольцовый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. По азональным местообитаниям проникает в южную тундру. Болотно-лесной гигрофил: сфагновые болота, хвойные редколесья и редины. Осока топяная, о. черная, о. пепельно-серая, о. аркто-сибирская, пушица влагалищная, п. стройная, п. широколистная. В садках гусеницы питаются многими другими осоками. Двухгодичная генерация, таежная зона – 1VI–2VII, Заполярье – 3VI–2VII. Первый раз зимуют гусеницы второго или третьего возраста, второй раз – зрелые. *Oe. jutta jutta* (Hbn.). КК СО – 3. РК – LC, НАО – LC.

- *magna* Graeser, 1888. Урало-трансзиатский субаркто-борео-монтанный. Локально в полосе лесотундры Полярного Урала и крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала. Лесной гигро-мезофил: лиственничные редколесья. Осока пепельно-серая. Двухгодичная генерация, 2VI–2VII. Первый раз зимуют гусеницы второго или третьего возраста, второй раз – зрелые. *Oe. magna pupavkini* Korshunov, 1995. КК: ЯНАО – 3, РК – бионадзор. РК – NT.

- *melissa* (Fabricius, 1775). Субтрансголарктический (урало-американский) гольцовый. Полярный, Приполярный и Северный Урал. Находки вида на южной границе Пай-Хоя (р. Сибирчатояха) требуют подтверждения дополнительными материалами. Тундровый горный ксерофил: каменистые, лишайниковые, кустарничково-моховые тундры, скальные обнажения, останцы, курумники. Мятлик альпийский, м. арктический, зубровка альпийская, осока скальная, о. лапландская. В садках гусеницы питаются многими другими злаками и осоками. Двухгодичная генерация, 3VI–3VII. Первый раз зимуют гусеницы второго или третьего возраста, второй раз – зрелые. *Oe. melissa karae* Kusnezov, 1925. КК: НАО – бионадзор, ЯНАО – бионадзор, ХМАО – 4, СО – 3. РК – LC, НАО – DD.

- *norna* (Thunberg, 1791). Субтрансголарктический (евразо-аляскинский) субаркто-гольцово-альпийский. Южной тундра, полоса лесотундры Русской равнины и Предуралья, горно-тундровый, подгольцовый, горно-лесной пояса Полярного, Приполярного, Северного Урала; локально проникает в типичную тундру. Тундрово-лесной гигро-мезофил: ерниковые, кустарничково-моховые, каменистые лишайниковые тундры, хвойные и смешанные редколесья, березовые криволесья. Мятлик арктический, осока топяная, о. черная, о. аркто-сибирская. В садках гусеницы питаются многими другими злаками и осоками. Двухгодичная генерация, 3VI–3VII. Первый раз зимуют гусеницы второго или третьего возраста, второй раз – зрелые. КК: НАО – бионадзор, СО – 3. РК – LC, НАО – LC.

- (*norna*) *patrushevae* Korshunov, 1985. Восточноевро-трансзиатский субаркто-гольцовый. Южная тундра, полоса лесотундры Русской равнины и Предуралья, горно-тундровый пояс Полярного, Приполярного, Северного (до 62° с.ш.) Урала. Локально проникает в типичную тундру, на Пай-Хой. Тундровый гигро-мезофил: ерниковые, мохово-кустарничковые, луговинные тундры. Осока трехраздельная. В садках гусеницы питаются осокой черной и пепельно-серой. КК ЯНАО – бионадзор. РК – NE, НАО – NE.

- *polixenes* (Fabricius, 1775). Субтрансголарктический (урало-американский) аркто-гольцовый. Полярный Урал, Полярное Приуралье. Тундровый мезо-ксерофил: каменистые лишайниковые и кустарничково-моховые тундры. Бабочки летают в 1–2VII. Кормовые растения и стадия зимовки в регионе не известны. КК НАО – бионадзор. *Oe. polixenes paior* Lukhtanov, 1989. РК – бионадзор.

Семейство **Hesperiidae** Latreille, 1809Подсемейство **Pyrginae** Burmeister, 1878Род **Pyrgus** Hübner, [1819]

- **alveus** (Hübner, [1803]). Субтранспалеарктический температурно-субтропический. Локально в южной, средней тайге Русской равнины, горно-лесном поясе Северного и Приполярного Урала (до 64° с.ш.). Опушечно-лесной, луговой мезофил: травянистые опушки мелколиственных и смешанных лесов, разнотравные луга. Малина обыкновенная, лапчатка гусиная. Одно поколение, 2VI–2VII. Зимуют гусеницы второго или третьего возраста. *P. alveus alveus* (Hbn.). РК – бионадзор.
- **andromedae** (Wallengren, 1853). Европейский гольцово-альпийский. Полярный и Приполярный Урал (на юг до 65° с.ш.). Тундровый мезофил: кустарничково-моховые, ерниковые тундры, пойменные разнотравные луговины и ивняки, бечевники. Лапчатка холодная. Одно поколение, 1–2VII. Стадия зимовки в регионе не известна. *P. andromedae andromedae* (Wall.). КК: РК –3, ЯНАО – 3.
- **centaureae** (Rambur, 1839). Трансголарктический субаркто-борео-монтанный. Южная тундра, полоса лесотундры, крайнесеверная и северная тайга Русской равнины, Предуралья, горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый пояса Полярного, Приполярного и Северного Урала. Локально проникает в среднюю тайгу. Тундровый, болотный, опушечно-лесной гигро-мезофил: ерниковые, ивняковые, луговинные тундры, хвойные и смешанные редколесья, сфагновые болота, лесные опушки и поляны, тундровые пойменные ивняки. Морошка, княженика, лапчатка холодная, л. гипоарктическая, л. Кузнецова, л. норвежская, л. Кранца. Одно поколение, в таежной зоне – 2VI–2VII, Заполярье – 1–VII. Зимуют гусеницы четвертого возраста или зрелые. *P. centaureae centaureae* (Ramb.). РК – бионадзор, НАО – LC.
- **malvae** (Linnaeus, 1758). Трансевразийский температурно-субтропический. Южная, средняя и северная тайга Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного Урала. Локально проникает в крайнесеверную тайгу. Луговой, опушечно-лесной мезофил: разнотравные луга, лесные опушки и поляны. Малина обыкновенная, лапчатка прямостоячая, л. гусиная, л. средняя, земляника лесная. Одно поколение, 1VI–1VII. Зимуют куколки. *P. malvae malvae* (L.). РК – LC.
- **serratulae** (Rambur, [1839]). Западно-центральноевразийский суббореально-субтропический. Локально в южной тайге Русской равнины. Луговой мезофил:

разнотравные луга. Одно поколение, 1–3VI. Кормовые растения и стадия зимовки в регионе не известны. *P. serratulae serratulae* (Ramb.). РК – DD.

Подсемейство **Heteropterinae** Duméril, 1806

Род *Carterocephalus* Lederer, 1852

– *palaemon* (Pallas, 1771). Трансголарктический субаркто-температный. Таежная зона, полоса лесотундры, южная тундра Русской равнины и Предуралья, горно-лесной, подгольцовый пояса Северного, Приполярного, Полярного Урала. Опушечно-лесной, луговой мезофил: лесные опушки и поляны, разнотравные луга, тундровые травянистые ивняки и пойменные луговины. Тимофеевка луговая, мятлик луговой, м. обыкновенный, костер безостый, зубровка душистая, овсяница овечья, о. красная, о. луговая. В садках гусеницы питаются многими другими злаками. Одно поколение, таежная зона – 2VI–2VII, тундра – 1–2VII. Зимуют зрелые гусеницы. *C. palaemon albiguttata* Christoph, 1893. РК – LC, НАО – LC.

– *silvicolus* (Meigen, 1829). Трансевразийский субаркто-температный. Таежная зона, полоса лесотундры, южная тундра Русской равнины и Предуралья, горно-лесной, подгольцовый пояса Северного, Приполярного, Полярного Урала. Опушечно-лесной, луговой мезофил: лесные опушки и поляны, разнотравные луга, тундровые травянистые ивняки и пойменные луговины. Тимофеевка луговая, мятлик обыкновенный, лисохвост луговой, бор развесистый, овсяница овечья. В садках гусеницы питаются многими другими злаками. Одно поколение, таежная зона – 2VI–2VII, тундра – 1–2VII. Зимуют зрелые гусеницы. *C. silvicolus silvicolus* (Meig.). РК – LC, НАО – LC.

Подсемейство **Hesperinae** Latreille, 1809

Род *Hesperia* Fabricius, 1793

Подрод *Hesperia* s. str.

– *comma* (Linnaeus, 1758). Панголарктический. Таежная зона, полоса лесотундры, локально в южной тундре Русской равнины и Предуралья, горно-лесной и подгольцовый пояса Северного, Приполярного и Полярного Урала. Луговой, опушечно-лесной мезофил: разнотравные и злаково-разнотравные луга, лесные опушки и поляны, тундровые луговины и бечевники. Тимофеевка луговая, мятлик обыкновенный, лисохвост луговой, колосок душистый, пырей ползучий, овсяница красная. Одно поколение, таежная зона – 3VI–2VIII, тундра – 2–3VII. Зимуют молодые гусеницы внутри яйца. *H. s. comma* (L.). РК – LC, НАО – DD.

Подрод *Ochlodes* Scudder, 1872

- *sylvanus* (Esper, 1777). Трансевразийский температурно-субтропический. Южная, средняя, частично (до 64° с.ш.) северная тайга Русской равнины и Предуралья, горно-лесной пояс Северного Урала. Опушечно-лесной, луговой мезофил: лесные опушки, поляны, разнотравные луга. Мятлик луговой, овсяница луговая, пырей ползучий, лисохвост луговой. Одно поколение с растянутым летом имаго, 2VI–2VIII. Стадия зимовки в регионе не известна. *H. sylvanus sylvanus* (Esp.). РК – LC.

Род *Thymelicus* Hübner, [1819]

- *lineola* (Ochsenheimer, 1808). Трансглоарктический температурно-субтропический. Южная, средняя, северная тайга Русской равнины и Предуралья, горно-лесной пояс Северного Урала. Опушечно-лесной, луговой мезофил: лесные опушки, поляны, разнотравные луга. Тимофеевка луговая, мятлик луговой, лисохвост луговой, овсяница красная, о. луговая. Одно поколение, 1VII–2VIII. Зимуют молодые гусеницы внутри яйца. *Th. lineiola lineola* (Ochs.). РК – LC.
- *sylvestris* (Poda, 1761). Западно-центральноевразийский температурно-субтропический. Локально в южной и средней тайге Русской равнины, Северном Предуралье. Луговой мезофил: разнотравные и злаково-разнотравные луга. Бабочки встречаются в 2VII–2VIII. Кормовые растения и стадия зимовки в регионе не известны. *Th. sylvestris sylvestris* (Poda). РК – LC.

Состав и номенклатура ареальных групп видов булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

Оригинальная номенклатура	Название вида	Номенклатуры других авторов*
Субкосмополитический	<i>Vanessa cardui</i> (L.)	Космополит (1, 2), голарктический арктобореальный (3), панголарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), космополитический (5), субкосмополит (6), субкосмополитический (7).
Мультирегиональный	<i>Pieris rapae</i> (L.)	Субциркумполизоновый (1), транспалеарктический температурный лугово-степной (2), голарктический арктобореальный (3), эвбореально-субтропический транспалеарктический (5), субкосмополит (6), субкосмополитический (7).
	<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	Голарктический с элементами повсеместного распространения (1), евро-сибирский арктобореальный (3), субголарктический гипоаркто-субтропический (5), субкосмополит (6), субкосмополитический (7).
Циркумпольный (трансголарктический метаарктический)	<i>Clossiana improba</i> (Butl.)	Циркумпольный арктический (1, 4).
	<i>C. polaris</i> (Bsd.)	Циркумпольный арктический (1, 4).
Трансголарктический аркто-гольцовый	<i>Colias hecla</i> Lfvy.	Циркумпольный арктический (1).
	<i>C. tyche</i> (Böb.)	Палеарктический аркто-гольцовый (1), сибирско-канадский северный внетропический полипоясный континентальный (4).
	<i>Clossiana chariclea</i> (Schn.)	Циркумпольный арктический (1, 4).
Трансголарктический субаркто-гольцовый	<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	Циркумпольный арктогольцовый (1).
Трансголарктический аркто-гольцово-альпийский	<i>Agriades glandon</i> (Prun.)	Циркумпольный арктоальпийский (1), трансголарктический (2), панголарктический гипоарктически-эвбореальный (аркто-альпийский полисекторный) (4).
Трансголарктический субаркто-бореальный	<i>Clossiana freija</i> (Thnb.)	Трансевроазиатский аркто-борео-монтанный (1), бореально-арктический трансголарт (2), евро-сибирский эвбореальный полисекторный (4), гипоарктическо-альпийский евросибирско-канадский (5).
	<i>C. frigga</i> (Thnb.)	Циркумаркто-бореальный (1), бореально-арктический трансевроазиатский

		(2), евро-сибирский эвбореальный полисекторный (4), гипоарктическо-альпийский евросибирско-канадский (5).
	<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	Транспалеарктический бореальный (1), трансевразиатский бореальный (2), трансевразиатский суббореальный (3), гипоарктическо-эвбореальный евро-сибирско-канадский (5).
Трансголарктический субаркто-борео-монтанный	<i>Colias palaeno</i> (L.)	Голарктический циркум-аркто-бореальный (1), трансевразиатский бореальный (2), трансевразиатский арктобореальный (3), панголарктический эвбореально-гемибореальный (бореомонтанный полисекторный) (4), гипоарктическо-эвбореальный европейско-сибирский (5), голарктический бореомонтанный (6), голарктический арктобореальный (7).
	<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	Циркум-аркто-борео-температно-кавказский (1), бореально-арктический трансголаркт (2), трансевразиатский гипобореальный (3), панголарктический эвбореально-гемибореальный (бореомонтанный полисекторный) (4), гипоарктическо-эвбореальный евросибирско-канадский (5), голарктический евродизъюнктивный бореальный (6), голарктический арктобореальный (7).
	<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	Трансголарктический бореомонтанный (2), евро-сибирский северный внутропический полипоясный континентальный (4), гипоарктическо-альпийский евросибирско-канадский (5).
Трансголарктический субаркто-температный	<i>Clossiana selene</i> ([Den. et Schiff.)	Циркумаркто-температный (1), трансголарктический полизональный лугово-лесной (2), трансевразиатский гипобореальный (3), панпалеарктический северный внутропический полипоясной полисекторный (4), трансголарктический гипоарктическо-неморальный (5), голарктический температурный (6,7).
	<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	Субциркумбореальный (1), голарктический (2), трансевразиатский гипобореальный (3), панголарктический эвбореальный полисекторный (4), гипоарктическо-эвбореальный евросибирско-канадский (5), голарктический борео-монтанный (6), голарктический арктобореальный (7).
	<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	Трансевразиатский температурный лугово-лесной (2), трансевразиатский арктобореальный (3), панголарктический северный внутропический полипоясной полисекторный (4), гипоарктическо-неморальный трансголарктический (5), голарктический температурный (6,7).

Панголарктический (трансголарктический субаркто-температно- субтропический)	<i>Papilio machaon</i> L.	Циркумпозональный (1), трансголарктический полизональный (2), транс-палеарктический гипобореальный (3), панголарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), трансголарктический гипоаркто-субтропический (5), голарктический полизональный (6,7).
	<i>Lycaena phlaeas</i> (L.)	Циркумпозональный (1), трансголарктический лугово-степной (2), трансевразиатский арктобореальный (3), панголарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), трансголарктический гипоаркто-субтропический (5), голарктический полизональный (6,7).
	<i>Plebeius idas</i> (L.)	Трансевроазиатский температурный полидизъюнктивный (1), трансевразиатский арктобореальный (3), гипоарктическо-неморальный европеиско-восточносибирский (5), евро-кавказский-западносибирский температурный (6), голарктический полизональный (7).
	<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	Циркумтемператно-субтропический (1), трансголарктический температурный (2), трансевразиатский гипобореальный (3), панголарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), гипоарктическо-неморальный трансголарктический (5), голарктический температурный (6), голарктический полизональный (7).
	<i>Hesperia comma</i> (L.)	Циркумтемператно-субтропический (1), транспалеарктический арктобореальный (3), трансголарктический гипоаркто-субтропический (5), трансевразиатский температурный (6), голарктический полизональный (7).
Трансголарктический температно-субтропический	<i>Thymelicus lineola</i> (Ochs.)	Циркумтемператно-субтропический (1), трансголарктический температурный лугово-лесной (2), трансевразиатский борельяный (3), панголарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), эвбореально-субтропический транспалеарктический (5), голарктический полизональный (6,7).
Субтрансголарктический метаарктический	<i>Erebia fasciata</i> (Butl.)	Циркумполярный арктический (1,4).
Субтрансголарктический гольцовый	<i>Erebia callias</i> (Edw.)	Сибирско-канадский гипоарктический-эвбореальный (аркто-альпийский полисекторный) (4).
	<i>Oeneis melissa</i> (Fabr.)	Циркумполярный арктогольцовый (2), сибирско-канадский гипоарктический-эвбореальный (аркто-альпийский полисекторный) (4).
Урало-аляскинский	<i>Clossiana tritonia</i> (Böb.)	Циркумполярный аркто-гольцовый (1), восточносибирско-

(субтрансголарктический) гольцовый		североамериканский горный (2), евро-сибирский гемибореальный континентальный (4).
Субтрансголарктический аркто-гольцовый	<i>Colias nastes</i> Bsd.	Циркумполярный аркто-гольцовый (1), арктически-гипоарктический полисекторный (4).
	<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	Циркумполярный арктический (1), сибирско-канадский гипоарктический-эвбореальный (аркто-альпийский полисекторный) (4).
	<i>Erebia rossii</i> (Curt.)	Циркумполярный арктогольцовый (1), горноарктический трансголаркт (2), сибирско-канадский гипоарктический-эвбореальный (аркто-альпийский полисекторный) (4).
	<i>Oeneis poli xenes</i> (Fabr.)	Циркумполярный арктический (4) .
Евразо-аляскинский (субтрансголарктический) субаркто-гольцовый	<i>Erebia disa</i> (Thnb.)	Циркумполярный аркто-гольцовый (1), горно-арктический трансголаркт (2), панголарктический гипоарктически-эвбореальный (аркто-альпийский полисекторный) (4).
Евразо-аляскинский (субтрансголарктический) субаркто-гольцово- альпийский	<i>Parnassius phoebus</i> (F.).	Голарктический аркто-альпийский (1), американо-сибирский горно-луговой (2), панголарктический гипоарктически-эвбореальный (аркто-альпийский полисекторный) (4).
	<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	Голарктический борео-альпийский (1), трансевразиатский бореомонтанный (2).
	<i>Oeneis norna</i> (Thnb.)	Палеарктический арктогольцовый (1), евроазиатский борео-монтанный (2)
Субтрансголарктический субаркто-борео-монтанный	<i>Erebia discoidalis</i> (Krb.)	Циркумполярный арктобореальный (1), бореально-арктический трансголаркт (2).
	<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	трансевразиатский гипобореальный (3), гипоарктическо-эвбореальный (5), голарктический арктобореальный (7).
Субтрансголарктический температный	<i>Nymphalis vaualbum</i> ([Den. et Schiff.])	Трансевразиатский суббореальный (1), субтрансголарктический лесной (1), бореально-температный полипоясной полисекторный евразийско-американский (4), неморальный восточноевропейско-сибирский (5), голарктический евродизъюнктивный температурный (6), голарктический температурный (7).
Панпалеарктический (транспалеарктический) субаркто-температно-	<i>Pieris napi</i> (L.)	Циркумтемператно-субтропический (1), трансевразиатский температурный лугово-лесной (2), трансевразиатский арктобореальный (3), трансголарктический гипоаркто-субтропический (5), транспалеарктический температурный

субтропический)		(6), транспалеарктический полизональный (7).
Транспалеарктический температно-субтропический	<i>Callophrys rubi</i> (L.)	Циркумпализональный температурный (1), трансевразийский температурный лугово-лесной (2), амфиевразийский гипобореальный (3), евро-сибирский эвбореально-гемибореальный (бореомонтанный полисекторный) (4), гипоаркто-субтропический транспалеарктический (5), транспалеарктический температурный (6), транспалеарктический полизональный (7).
	<i>Aporia crataegi</i> (L.)	Транспалеарктический температурно-субтропический (1), трансевразийский температурный лугово-лесной (2), транспалеарктический гипобореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), трансевразийский температурный (6), транспалеарктический полизональный (7).
	<i>Pieris brassicae</i> (L.)	Западно-центральнопалеарктический полизональный (1), транспалеарктический (2), голарктический арктобореальный (3), западнопалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), эвбореально-субтропический транспалеарктический (5), транспалеарктический температурный (6), транспалеарктический полизональный (7).
	<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	Циркумтемператно-субтропический (1), евро-байкальский (2), трансевразийский арктобореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), эвбореально-неморальный транспалеарктический (5), транспалеарктический полизональный (6), транспалеарктический полизональный (7).
	<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	Транспалеарктический полизональный (1), трансевразийский температурный лугово-степной (2), трансевразийский арктобореальный (3), гипоаркто-субтропический транспалеарктический (5), транспалеарктический полизональный (6), транспалеарктический полизональный (7).
	<i>P. amandus</i> (Schn.)	Транспалеарктический температурно-субтропический (1), трансевразийский температурный (2), трансевразийский бореальный (3), гемибореальный-температный паневразийский (4), эвбореально-неморальный транспалеарктический (5), транспалеарктический температурный (6), транспалеарктический полизональный (7).
	<i>P. semiargus</i> (Rott.)	Транспалеарктический температурно-субтропический (1), трансевразийский температурный (2), трансевразийский арктобореальный (3), эвбореально-

		неморальный транспалеарктический (5), транспалеарктический температурный (6), транспалеарктический полизональный (7).
	<i>Argynnis paphia</i> (L.)	Транспалеарктический температурно-субтропический (1), трансевразийский температурный (2), трансевразийский гипобореальный (3), эвбореально-неморальный транспалеарктический (5), транспалеарктический температурный (6,7).
	<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	Трансевразийский температурный (1,2), трансевразийский арктобореальный (3), эвбореально-неморальный транспалеарктический (5), транспалеарктический температурный (6), транспалеарктический полизональный (7).
	<i>Polygonia c-album</i> (L.)	Транспалеарктический температурно-субтропический (1), трансевразийский температурный лесной (2), трансевразийский арктобореальный (3), эвбореально-неморальный транспалеарктический (5), транспалеарктический полизональный (6), транспалеарктический полизональный (7).
Транспалеарктический суббореально-субтропический	<i>Pontia daplidice</i> (L.)	Трансевразийский температурный (1), трансевразийский температурно-южносибирский (2), евро-сибирский арктобореальный (3), панпалеарктический гемибореальный-температурный полисекторный (4), суббореальный среднеевропейско-азиатский (5), трансевразийский температурный (6,7).
Трансевразийский гольцово-альпийский	<i>Agriades orbitulus</i> (Prun.)	Транспалеарктический аркто-монтанный (1), евро-сибирский горный (2).
	<i>Boloria napaea</i> (Hoff.)	Евро-сибирский лугово-лесной (2).
Трансевразийский субаркто-гольцово-альпийский	<i>Euphydryas iduna</i> (Dalm.)	Палеарктический аркто-альпийский (1), евразийский тундрово-альпийский (2), евро-сибирский эвбореальный полисекторный (4).
Трансевразийский субаркто-бореальный	<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	Западно-центрально-пареарктический аркто-бореальный (1), трансевразийский бореальный (2), евро-сибирский гипобореальный (3), гипоарктическо-эвбореальный европейско-западносибирский (5), европейско-сибирский арктобореальный (7).
	<i>Erebia embla</i> (Thnb.)	Трансевроазиатский бореальный (1), трансевразийский бореально-арктический (2), евро-сибирский эвбореальный полисекторный (4), гипоарктическо-альпийский европейско-сибирский (5).

Трансевразиатский субаркто-борео-монтанный	<i>Clossiana thore</i> (Hbn.)	Трансевроазиатский бореомонтанный (1), палеарктический бореомонтанный лугово-лесной (2), трансевразиатский арктобореальный (3), евро-сибирский эвбореально-гемибореальный (бореомонтанный полисекторный) (4), европейско-сибирский эвбореально-монтанный (5), трансевразиатский бореомонтанный (7).
	<i>Erebia ligea</i> (L.)	Трансевроазиатский аркто-температный (1), трансевразиатский температурный лугово-лесной (2), трансевразиатский арктобореальный (3), евро-сибирский эвбореально-гемибореальный (бореомонтанный полисекторный) (4), европейско-сибирский эвбореально-монтанный (5), трансевразиатский бореальный (6), трансевразиатский бореомонтанный (7).
Трансевразиатский субаркто-субборео-монтанный	<i>Polyommatus eros</i> (Ochs.)	Восточно-палеарктический аркто-альпийский (1), евро-сибирский эвбореальный полисекторный (4).
Трансевразиатский борео-монтанный	<i>Clossiana titania</i> (Esp.)	Голарктический борео-монтанный (1), палеарктический бореомонтанный лугово-лесной (2), трансевразиатский арктобореальный (3), трансголарктический гемибореально-монтанный (5), субтрансевразиатский бореомонтанный (6), трансевразиатский бореомонтанный (7).
	<i>Lasiommata petropolitana</i> (Fabr.)	Трансевроазиатский борео-монтанный (1), трансевразиатский температурный (2), трансевразиатский арктобореальный (3), евро-сибирский эвбореальный полисекторный (4), европейско-сибирский эвбореально-монтанный (5), трансевразиатский борео-монтанный (6), трансевразиатский бореомонтанный (7).
Трансевразиатский температурный	<i>Thecla betulae</i> (L.)	Трансевроазиатский температурно-южно-сибирский (1), трансевразиатский температурный (2), трансевразиатский бореальный (3), панпалеарктический гемибореальный-температный полисекторный (4), неморальный европейско-сибирский (5), трансевразиатский температурный (6,7).
	<i>Fixsenia pruni</i> (L.)	Трансевроазиатский температурно-южно-сибирский (1), трансевразиатский суббореальный лугово-лесной (2), неморальный европейско-сибирский (5), трансевразиатский температурный (6,7).

	<i>Limenitis populi</i> (L.)	Трансевроазиатский температурно-южно-сибирский (1), трансевразийский суббореальный (2), трансевразийский бореальный (3), панпалеарктический гемибореальный-температный полисекторный (4), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (6,7).
	<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	Трансевроазиатский температурный (1), трансевразийский температурный лугово-лесной (2), трансевразийский арктобореальный (3), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (6,7).
	<i>Clossiana dia</i> (L.)	Трансевроазиатский температурный (1), трансевразийский бореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), трансевразийский температурный (6,7).
	<i>Araschnia levana</i> (L.)	Трансевроазиатский неморальный (1), трансевразийский бореальный лугово-лесной (2), трансевразийский арктобореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (6,7).
	<i>Melitaea diamina</i> (L.)	Трансевроазиатский суббореальный (1), трансевразийский температурный лугово-лесной (2), трансевразийский арктобореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), трансевразийский температурный (6,7).
	<i>Coenonympha hero</i> (L.)	Трансевроазиатский бореальный (1), трансевразийский температурный лугово-лесной (2), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), неморальный средневропейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (7).
	<i>Aphantopus hyperantus</i> (L.)	Транспалеарктический температурно-южно-сибирский (1), трансевразийский температурный лугово-лесной (2), трансевразийский бореальный (3), панпалеарктический гемибореальный-температный полисекторный (4), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (6,7).

Трансевразиацкий температно-субтропический	<i>Lycaena virgaureae</i> (L.)	Евро-сибирско-центральноеазиатский температурный (1), трансевразиацкий температурный (2), трансевразиацкий бореальный (3), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразиацкий температурный (6), трансевразиацкий полизональный (7).
	<i>Cupido argiades</i> (Pall.)	Субциркумтемператный (1), трансевразиацкий температурный лугово-степной (2), трансевразиацкий бореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), неморальный европейско-сибирский (5), трансевразиацкий температурный (6,7).
	<i>Plebeius argus</i> (L.)	Трансевроазиатский температурный (1), трансевразиацкий температурный лугово-степной (2), трансевразиацкий гипобореальный (3), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразиацкий полизональный (6), трансевразиацкий полизональный (7).
	<i>Aricia artaxerxes</i> (Fabr.)	Транспалеарктический температурно-субтропический (1), транспалеарктический температурный лугово-лесной (2), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), транспалеарктический эвбореально-монтанный (5), транспалеарктический температурный (6).
	<i>A. eumedon</i> (Esp.)	Трансевроазиатский температурный (1), трансевразиацкий температурный луговой (2), трансевразиацкий бореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразиацкий температурный (6,7).
	<i>Fabriciana adippe</i> ([Den. et Schiff.])	транспалеарктический температурно-субтропический (1), трансевразиацкий суббореальный лугово-степной (2), трансевразиацкий бореальный (3), эвбореально-неморальный транспалеарктический (5), транспалеарктический температурный (6), транспалеарктический полизональный (7).
	<i>Nymphalis io</i> (L.)	Трансевроазиатский температурный (1), трансевразиацкий суббореальный лугово-лесной (2), трансевразиацкий бореальный (3), гемибореально-температный паневразийский (4), неморальный транспалеарктический (5), трансевразиацкий температурный (6), трансевразиацкий полизональный (7).
	<i>Melitaea athalia</i> (Rott.)	Трансевразиацкий температурный (1), западно-центральноеазиатский температурный лугово-лесной (2), трансевразиацкий бореальный (3), эвбореально-неморальный европейско-восточносибирский (5), трансевразиацкий

		температный (6,7).
	<i>Coenonympha glycerion</i> (Brkh.)	Трансевроазиатский неморальный (1), трансевразийский температурный (2), трансевразийский бореальный (3), евро-сибирский эвбореальный-гемибореальный (бореомонтанный полисекторный) (4), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (6,7).
	<i>Pyrgus malvae</i> (L.)	Трансевразийский температурный лугово-степной (2), трансевразийский бореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (6), трансевразийский полизональный (7).
	<i>Ochlodes sylvanus</i> (Esp.)	Трансевразийский температурный (1), трансевразийский температурно-южносибирский лугово-лесной (2), трансевразийский бореальный (3), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (6), трансевразийский полизональный (7).
Трансевразийский суббореальный	<i>Lycaena dispar</i> (Haw.)	Трансевразийский (2), трансевразийский бореальный (3), панпалеарктический гемибореальный-температный полисекторный (4), неморальный средневропейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (6,7).
	<i>Lopinga achine</i> (Scop.)	Неморальный европейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (6,7).
Трансевразийский суббореально-субтропический	<i>Hyponephele lycaon</i> (Rott.)	Трансевроазиатский температурный (1), евро-забайкальский температурно-южносибирский (2), трансевразийский бореальный (3), западнопалеарктический гемибореально-температный полисекторный (4), евро-сибирско-центрально-азиатский суббореальный (6).
Трансевразийский субаркто-температный	<i>Lycaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	Трансевроазиатский температурный (1), трансевразийский температурный лугово-лесной (2), трансевразийский гипобореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), европейско-сибирский эвбореально-монтанный (5), субтрансевразийский бореальный (6), трансевразийский бореомонтанный (7).
	<i>L. hippothoe</i> (L.)	Трансевроазиатский аркто-температный (1), трансевразийский (2), трансевразийский арктобореальный (3), гипоарктическо-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразийский температурный (6,7).
	<i>Carterocephalus silvicolus</i>	Трансевразийский температурный лугово-лесной (2), трансевразийский арт-

	(Meig.)	обореальный (3), эвбореально-неморальный европейско-сибирский (5), суб-трансевразиаатский температурный (6,7).
Трансевразиаатский субаркто-температно-субтропический	<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	Панпалеарктический (1), трансевразиаатский температурный лугово-лесной (2), трансевразиаатский гипобореальный (3), бореально-температный поли-поясной паневразийский (4), гипоарктическо-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразиаатский температурный (6), трансевразиаатский пол-изональный (7).
	<i>Cupido minimus</i> (Fsl.)	Трансевроазиатский температурный (1), трансевразиаатский температурный лу-гово-лесной (2), траневразиаатский арктобореальный (3), трансконтинен-тальный европейско-азиатский суббореальный (5), трансевразиаатский тем-ператный (6,7).
	<i>Clossiana euphrosyne</i> (L.)	Трансевроазиатский аркто-температный (1), трансевразиаатский температ-ный лугово-лесной (2), трансевразиаатский гипобореальный (3), евро-сибирский эвбореально-гемибореальный (бореомонтанный полисекторный) (4), гипоарктическо-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразиа-атский температурный (6,7).
	<i>Aglais urticae</i> (L.)	Транспалеарктический аркто-температный (1), трансевразиаатский темпе-ратный (2), трансевразиаатский арктобореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), гипоарктичес-ко-неморальный европейско-сибирский (5), трансевразиаатский температ-ный (6), 6), трансевразиаатский полизональный (7).
Евро-сибиро-центральноазиатский температурный	<i>Parnassius apollo</i> (L.)	Евро-сибирско-центральноазиатский бореомонтанный (1), евро-ленский лу-говой (2), трансевразиаатский (3), панпалеарктический северный внетропи-ческий полипоясной полисекторный (4), суббореальный европейско-центральноазиатский (5), евро-сибирско-центральноазиатский борео-монтанный (6,7).
	<i>Leptidea juvernica</i> Will.	Евро-западносибирский бореомонтанный (1), европейско-западносибирский эвбореально-монтанный (5), европейско-кавказский-западносибирский температурный (7).
	<i>Colias hyale</i> (L.)	Евро-сибиро-центральноазиатский температурный (1), евро-ленский лугово-степной (2), трансевразиаатский арктобореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), суббореальный

		европейско-центральноазиатский (5), евро-сибирско-центральноазиатский температурный (6).
	<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	Евро-сибирско-центральноазиатский температурный (1), евро-ленский лугово-лесной (2), трансевразиатский арктобореальный (3), панпалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), эвбореально-неморальный европейско-восточносибирский (5), центрально-евросибирский температурный (6), европейско-сибирский-центральноазиатский температурный (7).
Евро-сибирско-центральноазиатский температурно-субтропический	<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	Западно-центральнопалеарктический евро-среднеазиатский (1), евро-сибирский (2), голарктический арктобореальный (3), западнопалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), эвбореально-неморальный европейско-западносибирский (5), западно-центральнопалеарктический температурный (6), европейско-кавказско-среднесибирский температурный (7).
Евро-сибирско-центральноазиатский суббореально-субтропический	<i>Fabriciana niobe</i> (L.)	Трансевроазиатский температурно-субтропический (1), евро-сибирский бореальный (3), западнопалеарктический северный внетропический полипоясной полисекторный (4), суббореально-субтропический западно-центральнопалеарктический (5), трансевразиатский температурный (6), западно-центральнопалеарктический полизональный (7).
Евро-центральноазиатский температурно-субтропический	<i>Driopa mnemosyne</i> (L.)	Евро-центральноазиатский температурно-монтанный (1), евро-сибирский бореальный (3), неморальный европейско-центральноазиатский (5), евро-центральноазиатский температурный (6), европейско-кавказско-центральноазиатский температурный (7).
Центральноевро-трансазиатский борео-монтанный	<i>Euphydryas ichnea</i> (Bsd.)	Урало-сибирский (1), евразиатский температурный (2).
Центральноевро-трансазиатский субаркто-температно-субтропический	<i>Nymphalis xanthomelas</i> (Esp.)	Трансевроазиатский неморально-восточно-европейский (1), трансевразиатский полизональный лесной (2), трансевразиатский арктобореальный (3), бореально-температный полипоясной паневразийский (4), неморальный восточноевропейско-сибирский (5), субтрансевразиатский температурный (6), трансевразиатский полизональный (7).
Центральноевро-	<i>Leptidea morsei</i> (Fent.)	Трансевроазиатский температурный (1), евразиатский бореальный лугово-

трансазиатский температурный		лесной (2), трансевразийский температурный (7).
Центральноевро-трансазиатский суббореальный	<i>Neptis rivularis</i> (Scop.)	Трансевроазиатский суббореально-восточноевропейский (1), трансевразийский суббореальный (2), трансевразийский арктобореальный (3), суб-трансевроазиатский температурный (6), трансевразийский температурный (7).
Центральноевро-трансазиатский суббореальный	<i>Neptis sappho</i> (Pall.)	Трансевроазиатский температурно-южно-сибирский (1), трансевразийский температурный лугово-лесной (2), панпалеарктический гемибореальный-температурный полисекторный (4), субтрансевроазиатский температурный (6), трансевразийский суббореальный (7).
Западно-центральнопалеарктический температурно-субтропический	<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	Западно-палеарктический температурно-субтропический (1), трансевразийский арктобореальный (3), западнопалеарктический гемибореально-температурный приокеанический (4), эвбореально-неморальный западно-палеарктический (5), западно-центральнопалеарктический температурный (6), западно-центральнопалеарктический полизональный (7).
	<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda)	Субтрансевроазиатский температурно-южно-сибирский (1), евро-сибирский суббореальный (3), евро-сибирский температурный континентальный (4), суббореально-субтропический западно-центральнопалеарктический (5), западно-центральнопалеарктический суббореальный (6).
	<i>Lasiommata maera</i> (L.)	Западно-центрально-палеарктический евро-западно-сибирский (1), евро-сибирский бореальный (3), эвбореально-неморальный западно-палеарктический (5), западно-центральнопалеарктический температурный (6), западно-центральнопалеарктический полизональный (7).
Западно-центральнопалеарктический суббореально-субтропический	<i>Issoria lathonia</i> (L.)	Транспалеарктический температурно-субтропический (1), евро-сибирский бореальный (3), западнопалеарктический северный внетропический полипо-ясный полисекторный (4), суббореально-субтропический западно-центральнопалеарктический (5), западно-центральнопалеарктический поли-зональный (6), западно-центральнопалеарктический полизональный (7).
	<i>Nymphalis polychloros</i> (L.)	Западно-центрально-палеарктический температурный (1), евро-сибирский бореальный (3), неморальный восточноевропейско-сибирский (5), западно-центральнопалеарктический температурный (6).
Субтранспалеарктический температурно-субтропический	<i>Pyrgus alveus</i> (Hbn.)	Трансевроазиатский температурно-субтропический (1), неморальный транс-палеарктический (5), западно-центральнопалеарктический температурный (6), западно-центральнопалеарктический полизональный (7).

Западно-центральноевразийский борео-монтанный	<i>Coenonympha pamphilus</i> (L.)	Западно-центрально-палеарктический полизональный (1), евро-сибирский бореальный (3), эвбореально-субтропический западнопалеарктический (5), западно-центральнопалеарктический температурный (6), западно-центральнопалеарктический полизональный (7).
	<i>Aricia nicias</i> (Meig.)	Западно-центрально-палеарктический евро-южносибирский (1), евро-южносибирско-монгольский лугово-лесной (2), западнопалеарктический гемибореально-температный полисекторный (4), европейско-восточносибирский (европейско-северозабайкальский) эвбореально-монтанный (5), европейско-байкальский бореомонтанный (7).
Западно-центральноевразийский температурный	<i>Cupido alcetas</i> (Hoff.)	Западно-центрально-палеарктический евро-южносибирский (1), суббореальный европейско-центральноазиатский (5), евро-сибирский суббореальный (6), европейско-байкальский бореомонтанный (7).
Западно-центральноевразийский суббореально-субтропический	<i>Iphiclides podalirius</i> (L.)	Западно-центральнопалеарктический евро-южносибирский (1), трансевразийский бореальный (3), западно-центральнопалеарктический суббореальный (6), западно-центральнопалеарктический суббореальный (7).
	<i>Pyrgus serratulae</i> (Ramb.)	Западнопалеарктический гемибореально-температный полисекторный (4), евро-сибирско-центральноазиатский суббореальный (6,7).
Западнопалеарктический температурно-субтропический	<i>Pararge aegeria</i> (L.)	Западно-палеарктический евро-переднеазиатский (1), евро-сибирский бореальный (3), неморальный европейско-гесперийский (5), западнопалеарктический суббореальный (6), западнопалеарктический полизональный (7).
	<i>Maniola jurtina</i> (L.)	Западно-центрально-палеарктический евро-среднеазиатско-южносибирский (1), трансевразийский бореальный (3), неморальный европейско-гесперийский (5), западно-центральнопалеарктический температурный (6), западнопалеарктический полизональный (7).
Западнопалеарктический суббореально-субтропический	<i>Colias crocea</i> (Geoff.)	Западно-палеарктический суббореально-субтропический (1), суббореально-субтропический европейско-средиземноморский (европейско-гесперийский) (5), западно-центральнопалеарктический суббореальный (6).
	<i>Thymelicus sylvestris</i> (Poda)	Западно-центрально-палеарктический евро-сибирский (1), евро-сибирский бореальный (3), неморальный европейско-средиземноморский (5), западнопалеарктический температурный (6), западнопалеарктический полизональный (7).

Европейский субаркто-борео-монтанный	<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	Европейский борео-монтанный (1), европейский бореальный (3), эвбореально-монтанный европейский (западноевропейско-зырянский) (5), европейский бореомонтанный (7).
Европейский суббореальный	<i>Colias myrmidone</i> (Esp.)	Центральноевро-западносибирский суббореальный (6), европейско-западносибирский суббореальный (7).
Европейский гольцово-альпийский	<i>Pyrgus andromedae</i> (Wall.)	Западнопалеарктический аркто-альпийский (1).
Восточноевро-трансзиатский субаркто-гольцовый	<i>Oeneis (norna) patrushevae</i> Korsh.	
Восточноевро-трансзиатский субаркто-бореальный	<i>Clossiana angarensis</i> (Ersch.)	Сибирский аркто-бореальный (1), двино-азиатский бореальный (2).
Восточноевро-трансзиатский субаркто-борео-монтанный	<i>Issoria eugenia</i> (Ev.)	Сибирско-монгольский тундрово-альпийский (2), евро-сибирский альпийский континентальный (4).
	<i>Erebia jeniseiensis</i> Tryb.	Урало-сибирский (1), центрально-восточнопалеарктический бореомонтанный (2), евро-сибирский эвбореальный континентальный (4).
Восточноевро-трансзиатский субаркто-температный	<i>Clossiana selenis</i> (Ev.)	Центрально-восточнопалеарктический евро-сибирский (1), центрально-восточнопалеарктический температурный (2), восточноеарвзиатский температурный (7).
Евро-южносибирский (западно-центральноевразийский) субаркто-гольцово-альпийский	<i>Erebia pandrose</i> (Brkh.)	Палеарктический арктоальпийский (1).
Урало-трансзиатский гольцовый	<i>Erebia dabanensis</i> Ersch.	Восточнопалеарктический сибирский аркто-гольцовый (1), сибирско-североамериканский горный (2), сибирско-канадский гипоарктический-эвбореальный (аркто-альпийский полисекторный) (4).
Урало-трансзиатский субаркто-борео-монтанный	<i>Oeneis magna</i> Gr.	Восточнопалеарктический урало-сибирский (1), центрально-восточнопалеарктический бореомонтанный (2), евро-сибирский эвбореальный полисекторный (4).

Урало-трансзиатский борео-монтанный	<i>Lopinga deidamia</i> (Ev.)	Урало-сибирский (1), центрально-восточнопалеарктический суббореальный лесной (2), евро-сибирский эвбореально-гемибореальный (бореомонтанный полисекторный) (4).
Урало-трансзиатский бореальный	<i>Erebia edda</i> Mén.	Восточнопалеарктический урало-сибирский (1), центрально-восточнопалеарктический температурный лесной (2), евро-сибирский эвбореальный полисекторный (4).
Урало-сибирский гольцово-альпийский	<i>Erebia kifersteini</i> (Ev.)	
	<i>Oeneis ammon</i> (Elw.)	Евро-сибирский альпийский континентальный (4).
Амфиевразийский суббореальный	<i>Apatura ilia</i> ([Den. et Schiff.])	Палеарктический гемибореальный-температный приокеанический (4), неморальный европейско-стенопейский (5), трансевразийский азиадизъюнктивный температурный (6,7).
	<i>A. iris</i> (L.)	Палеарктический гемибореальный-температный приокеанический (4), неморальный европейско-стенопейский (5), трансевразийский азиадизъюнктивный температурный (6,7).

* – названия типов ареалов взяты из лит. источников без изм., в объеме и транскрипции авторов: 1 – Плющ и др., 2005, 2 – Шодотова и др., 2007, 3 – Долганова, Шабун, 2008, 4 – Мартыненко, 2006а, 5 – Горбач, 2013, 6 – Большаков, 1998; 7 – Адаховский, 2010.

**Видовой состав аркто-бореальных фаун булавоусых чешуекрылых различных географических секторов
Евразии и Северной Америки**

Семейство, вид	Горная Фенноскандия	Равнинная Фенноскандия	Северо-Запад Русской равнины	Северо-Восток Русской равнины	Урал	Западно-Сибирская равнина	Средняя Сибирь	Северо-Восточная Сибирь	Север Дальнего Востока	Кордильеры Аляски и Канады	Тундровые и таежные территории Канады
Papilionidae											
<i>Papilio machaon</i> Linnaeus, 1758	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>P. canadensis</i> Rotschild and Jordan, 1906	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●	●
<i>P. zelicaon</i> Lucas, 1852	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	●
<i>Iphiclides podalirius</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Parnassius apollo</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	—	+	+	—	●	—	—	—	—
<i>P. corybas</i> Fisher de Waldheim, 1824	—	—	—	—	●	—	●	●	●	●	—
<i>P. smintheus</i> Doubleday, [1847]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●	—
<i>Driopa eversmanni</i> Ménériès, 1849	—	—	—	—	—	—	—	●	●	●	—
<i>D. mnemosyne</i> (Linnaeus, 1758)	●	●	●	●	●	+	—	—	—	—	—
<i>Sachaia tenedius</i> (Eversmann, 1851)	—	—	—	—	—	—	●	●	—	—	—
<i>S. arcticus</i> (Eisner, 1968)	—	—	—	—	—	—	—	●	—	—	—
Pieridae											
<i>Leptidea morsei</i> (Fenton, 1881)	—	—	●	●	●	●	●	●	—	—	—
<i>L. juvernica</i> Williams, 1946	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—
<i>L. sinapis</i> (Linnaeus, 1758)	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—
<i>Aporia crataegi</i> (Linnaeus 1758)	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—

Семейство, вид	Горная Фенноскандия	Равнинная Фенноскандия	Северо-Запад Русской равнины	Северо-Восток Русской равнины	Урал	Западно-Сибирская равнина	Средняя Сибирь	Северо-Восточная Сибирь	Север Дальнего Востока	Кордильеры Аляски и Канады	Тундровые и таежные территории Канады
<i>C. chrysotheme</i> (Esper, [1781])	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>C. crocea</i> (Geoffroy, 1785)	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. eurytheme</i> Boisduval, 1834	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	●
<i>C. hecla</i> Lefebvre, 1836	●	●	?	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>C. heos</i> (Herbst et Jablonsky, 1792)	-	-	-	-	-	+	●	-	-	-	-
<i>C. hyale</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>C. gigantea</i> Strecker, 1900	-	-	-	-	-	-	-	-	-	●	●
<i>C. johanseni</i> Troubridge & Philip, 1990	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	●
<i>C. interior</i> Scudder, 1862	-	-	-	-	-	-	-	-	-	●	●
<i>C. meadii</i> Edwards, 1871	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. myrmidone</i> (Esper, [1781])	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. nastes</i> (Boisduval [1834])	-	-	-	-	?	?	?	●	●	●	●
<i>C. palaeno</i> (Linnaeus, 1761)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>C. pelidne</i> Boisduval and Le Conte, 1829	-	-	-	-	-	-	-	-	-	●	●
<i>C. philodice</i> Godart [1819]	-	-	-	-	-	-	-	-	-	●	●
<i>C. tyche</i> Boeber 1812	●	-	?	?	●	●	●	●	●	●	●
<i>Gonepteryx rhamni</i> (Linnaeus, 1758)	●	●	●	●	●	●	-	-	-	-	-
Lycaenidae											
<i>Thecla betulae</i> (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-

Семейство, вид	Горная Фенноскандия	Равнинная Фенноскандия	Северо-Запад Русской равнины	Северо-Восток Русской равнины	Урал	Западно-Сибирская равнина	Средняя Сибирь	Северо-Восточная Сибирь	Север Дальнего Востока	Кордильеры Аляски и Канады	Тундровые и тасжные территории Канады
<i>C. dia</i> (Linnaeus 1758)	-	-	-	•	+	+	•	•	-	-	-
<i>C. thore</i> (Hübner [1803])	•	•	•	•	•	•	•	•	•	-	-
<i>C. epithore</i> (Edwards 1864)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•	-
<i>C. euphrosyne</i> (Linnaeus 1758)	•	•	•	•	•	•	•	•	•	-	-
<i>C. selene</i> ([Denis et Schiffermüller] 1775)	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>C. selenis</i> (Eversmann 1837)	-	-	-	-	+	•	•	•	-	-	-
<i>C. oscarus</i> (Eversmann 1844)	-	-	-	-	-	•	•	•	-	-	-
<i>C. freija</i> (Thunberg 1791)	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>C. natazhati</i> (Gibson 1920)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•	•
<i>C. frigga</i> (Thunberg 1791)	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>C. improba</i> (Butler 1877)	•	-	-	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>C. titania</i> (Esper [1793])	-	•	•	•	•	•	•	-	-	-	-
<i>C. polaris</i> (Boisduval 1829)	•	•	-	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>C. erda</i> (Christoph, 1893)	-	-	-	-	-	-	•	•	•	-	-
<i>C. astarte</i> (Doblday and Hewitson 1847)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•	-
<i>C. tritonia</i> (Boeber 1812)	-	-	-	-	•	-	•	•	•	-	-
<i>C. bellona</i> (Fabricius 1775)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•	•
<i>Nymphalis xanthomelas</i> (Esper, [1781])	-	+	+	•	•	•	•	•	•	-	-
<i>N. polychloros</i> (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-

Семейство, вид	Горная Фенноскандия	Равнинная Фенноскандия	Северо-Запад Русской равнины	Северо-Восток Русской равнины	Урал	Западно-Сибирская равнина	Средняя Сибирь	Северо-Восточная Сибирь	Север Дальнего Востока	Кордильеры Аляски и Канады	Тундровые и таяжные территории Канады
<i>N. antiopa</i> (Linnaeus 1758)	●	●	●	●	●	●	●	●	—	●	●
<i>N. vaualbum</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)	—	+	+	+	+	●	●	—	—	●	●
<i>N. urticae</i> (Linnaeus, 1758)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—
<i>N. milberti</i> (Godart, [1819])	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●	●
<i>N. io</i> (Linnaeus, 1758)	●	●	+	+	+	●	●	—	—	—	—
<i>Polygonia c-album</i> (Linnaeus, 1758)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—
<i>P. faunus</i> (Edwards, 1862)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●	●
<i>P. gracilis</i> (Grote & Robinson, 1867)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●	●
<i>P. progne</i> (Cramer, [1776])	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●	●
<i>P. satyrus</i> (Edwards, 1869)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●	●
<i>Vanessa atalanta</i> (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+
<i>V. cardui</i> (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+
<i>V. indica</i> (Herbst et Jablonsky, 1794)	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>V. virginensis</i> (Drury, [1773])	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Araschnia levana</i> (Linnaeus 1758)	—	+	●	●	●	●	●	●	—	—	—
<i>Melitaea cinxia</i> (Linnaeus 1758)	+	—	+	—	—	+	●	—	—	—	—
<i>M. diamina</i> (Lang 1789)	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—
<i>M. athalia</i> (Rottemburg 1775)	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—

Семейство, вид	Горная Фенноскандия	Равнинная Фенноскандия	Северо-Запад Русской равнины	Северо-Восток Русской равнины	Урал	Западно-Сибирская равнина	Средняя Сибирь	Северо-Восточная Сибирь	Север Дальнего Востока	Кордильеры Аляски и Канады	Тундровые и тасжные территории Канады
<i>M. arcesia</i> (Bremer, 1864)	-	-	-	-	-	-	-	•	-	-	-
<i>M. latonigena</i> (Eversmann, 1847)	-	-	-	-	-	-	•	•	-	-	-
<i>M. menetriesi</i> (Caradja, 1895)	-	-	-	-	-	-	•	•	•	-	-
<i>M. phoebe</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)	-	-	-	-	-	-	•	-	-	-	-
<i>Euphydryas aurinia</i> (Rottemburg 1775)	•	•	-	-	-	-	•	-	-	-	-
<i>E. ichnea</i> (Boisduval [1833])	-	-	-	•	•	•	•	•	-	-	-
<i>E. iduna</i> (Dalman 1816)	•	•	-	•	•	?	•	•	•	-	-
<i>E. maturna</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•	•	•	•	•	-	-	-	-
<i>E. chalcedona</i> (Doubleday, [1847])	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•	+
<i>Chlosyne gorgone</i> (Hübner, [1810])	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Phycoides batesii</i> (Reakirt, [1866])	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•
<i>Ph. cocyta</i> (Cramer, [1777])	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•	•
<i>Ph. pratensis</i> (Behr, 1863)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•	-
<i>Ph. pulchella</i> (Boisduval, 1852)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•	-
<i>Danais plexippus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	•
Satyridae											
<i>Enodia anthedon</i> Clark, 1936	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•
<i>Satyrodes eurydice</i> (Linnaeus, 1763)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•
<i>Pararge aegeria</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•	•	•	-	-	-	-	-	-

Семейство, вид	Горная Фенноскандия	Равнинная Фенноскандия	Северо-Запад Русской равнины	Северо-Восток Русской равнины	Урал	Западно-Сибирская равнина	Средняя Сибирь	Северо-Восточная Сибирь	Север Дальнего Востока	Кордильеры Аляски и Канады	Тундровые и таяжные территории Канады
<i>E. ajanensis</i> (Ménétriès, 1857)	—	—	—	—	—	—	—	●	—	—	—
<i>E. euryale</i> (Esper, [1805])	—	●	●	●	●	+	—	—	—	—	—
<i>E. jeniseiensis</i> (Trybom, 1877)	—	—	—	●	●	●	●	●	—	—	—
<i>E. aethiops</i> (Esper, [1777])	—	—	+	—	—	●	●	—	—	—	—
<i>E. medusa</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)	●	●	—	—	+	—	●	●	●	—	—
<i>E. rossii</i> (Curtis, 1834)	—	—	—	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>E. disa</i> (Thunberg, 1792)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	—
<i>E. mancinus</i> Doublday, [1849]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●	●
<i>E. embla</i> (Thunberg, 1792)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—
<i>E. epipsodea</i> Butler, 1868	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●	●
<i>E. cyclopius</i> (Eversmann, 1844)	—	—	—	—	+	●	●	●	—	—	—
<i>E. edda</i> Ménétriès, 1851	—	—	—	+	●	●	●	●	—	—	—
<i>E. magdalena</i> Strecker, 1880	—	—	—	—	—	—	—	●	—	●	—
<i>E. mackinleyensis</i> Gunder, 1932	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●	—
<i>E. discoidalis</i> (Kirby, 1837)	—	—	—	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>E. fasciata</i> Butler, 1868	—	—	—	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>E. pandrose</i> (Borkhausen, 1788)	●	●	—	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. callias</i> Edwards, 1871	—	—	—	—	+	—	—	●	—	—	—
<i>E. keferstenii</i> (Eversmann, 1851)	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—

Семейство, вид	Горная Фенноскандия	Равнинная Фенноскандия	Северо-Запад Русской равнины	Северо-Восток Русской равнины	Урал	Западно-Сибирская равнина	Средняя Сибирь	Северо-Восточная Сибирь	Север Дальнего Востока	Кордильеры Аляски и Канады	Тундровые и таяжные территории Канады
<i>P. themistocles</i> (Latreille, [1824])	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●
<i>Poanes hobomok</i> (Harris, 1862)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●
<i>Euphyes vestris</i> (Boisduval,	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	●
<i>Amblyscirtes vialis</i> (Edwards, 1862)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	●
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochsenheimer, [1808])	—	●	●	●	●	●	●	—	—	+	●
<i>Th. sylvestris</i> (Poda 1761),	—	—	+	●	+	—	—	—	—	—	—

Знаком «+» обозначены сезонные мигранты, пограничные виды, виды с неясным статусом обитания, сомнительные указания.

Карты-схемы распространения и представленности булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России

При картографировании использовались пять различных значков, которые позволяют судить о характере обитания вида в обследованных локалитетах. Специально подчеркнем, что предложенная шкала обозначений не отражает обилие вида. Это оценка его представленности на данной территории, сделанная на основе полевых исследований, обработки коллекций и анализа литературных данных. Объем материалов по ЛФ сильно разнится – от отрывочных сборов в течение одного летнего сезона до многолетних мониторинговых наблюдений, поэтому изобразить адекватную картину распределения видов с учетом количественных характеристик не представляется возможным. Тем не менее, мы посчитали полезным провести картографирование видовых ареалов в графически дифференцированной форме, так как это позволит отслеживать изменения фауны в дальнейшем.

1 – единичные находки, случайные заносы ветром или человеком, спорадические залёты имаго во время массового размножения популяций на основной части ареала или в аномальных погодных условиях, миграции высоко вагильных видов (например, *Vanessa cardui*) в зону стерильного выселения (экспатриации). Особей данной категории иногда называют «живыми мертвецами» (Дзунино, Дзуллини, 2010), так как на рассматриваемой территории они не размножаются или выживание их неполовозрелого потомства (гусениц, куколок) невозможно из-за отсутствия подходящей кормовой базы и/или экстремальных параметров климата. Этим же символом обозначены сообщения о находках вида и литературные указания, которые требуют подтверждения дополнительными материалами.

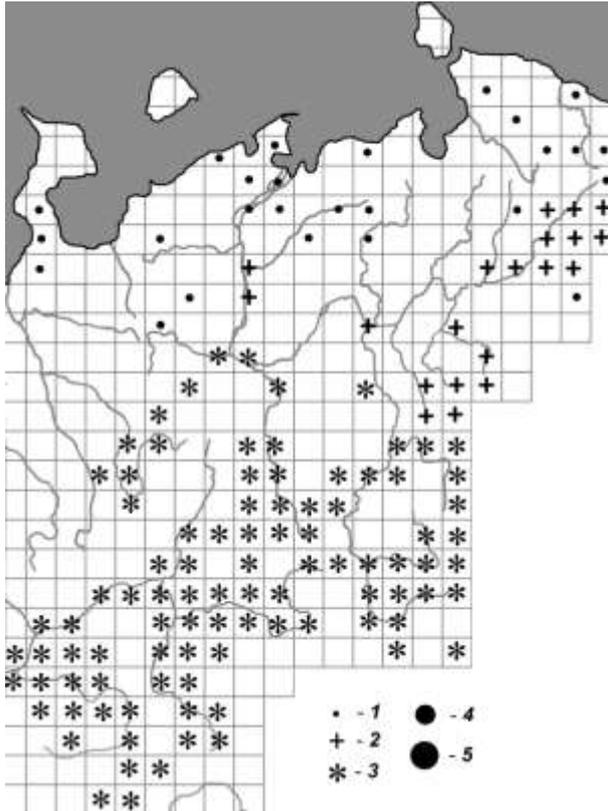
2 – регулярные миграции имаго, псевдопопуляции и временные популяции вида в зоне периодического вымирания, популяционные группировки, связанные с антропогенными местообитаниями. Этим символом также отмечены направления активного расселения бабочек, литературные указания и периодические находки вида с неясным статусом обитания на рассматриваемой территории.

3 – островное, ленточное или сетчатое распределение популяционных группировок вида в зоне прерывистого (островного) распространения. Здесь виды, как правило, заселяют местообитания с благоприятными отклонениями мезо- и микроклимата (азональные сообщества, места климатических инверсий, замкнутые котловины и горные ущелья, склоны южных экспозиций и т.п.), антропогенные станции (агроценозы, парки и скверы, рудеральные сообщества в населенных пунктах и вдоль коммуникационных сооружений и т.п.). Крайним выражением островного распространения являются удаленные популяционные изоляты (эксклавы), которые сохранились за пределами основного ареала вида со

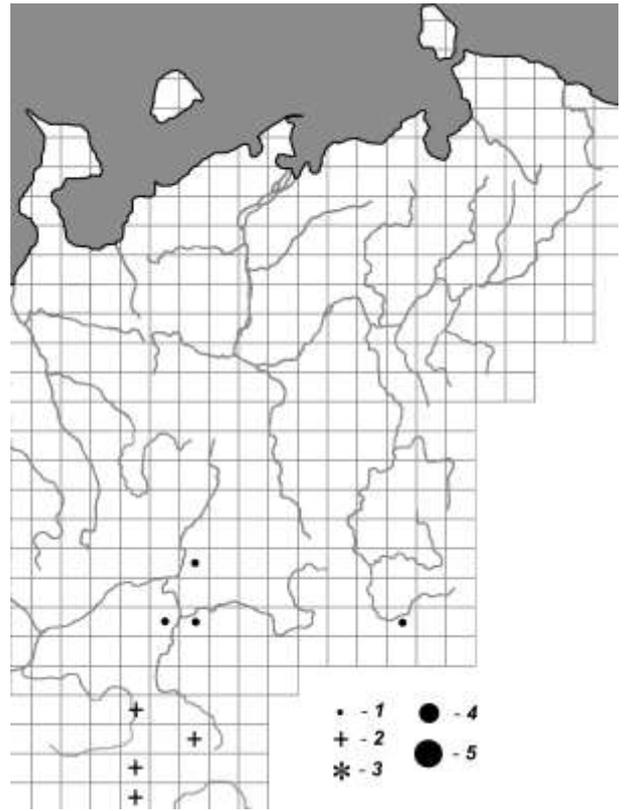
времен термических минимумов или максимумов послеледниковья и голоцена. Обычно подобные популяционные группировки немногочисленны, но могут существовать и крупные краевые популяции, а зона прерывистого распространения бывает очень протяженной (Арнольди, 1957; Городков, 1986). Этим же символом обозначены ежегодные, иногда массовые миграции высоко вагильных видов, за счет которых в периферическом кружеве ареала формируются относительно многочисленные и долговременные зависимые популяции.

4 – немногочисленные локальные популяции и метапопуляции вида на границе зоны сплошного распространения. Локализация местонахождений вида обычно увеличивается по направлению к периферии основного ареала, таким образом зона сплошного распространения постепенно переходит в зону прерывистого распространения. Однако у видов с т.н. «крупнозернистой», или «мозаичной» популяционной структурой зона сплошного распространения в буквальном смысле отсутствует: на всем протяжении основного ареала существуют изолированные популяционные группировки или сеть относительно обособленных субпопуляций (Яблоков, 1987). Это может быть вызвано стенотопностью вида или историческими факторами, однако в настоящее время топографическая изоляция между популяционными группировками чаще всего возникает из-за фрагментации и инсуляризации местообитаний в процессе антропогенного преобразования ландшафтов и природных сообществ.

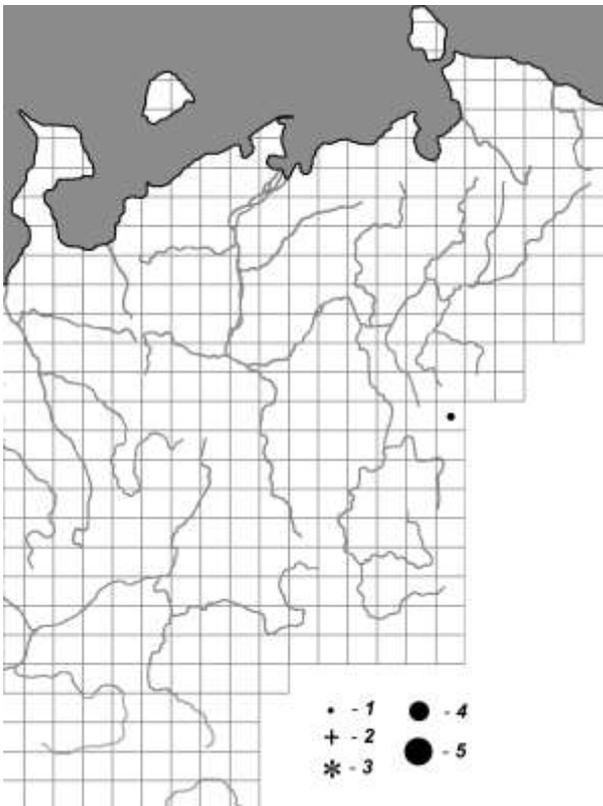
5 – независимые популяции вида в зоне сплошного распространения. Зона сплошного распространения обычно совпадает с зоной экологического оптимума, в которой виды широко представлены в свойственных им местообитаниях.



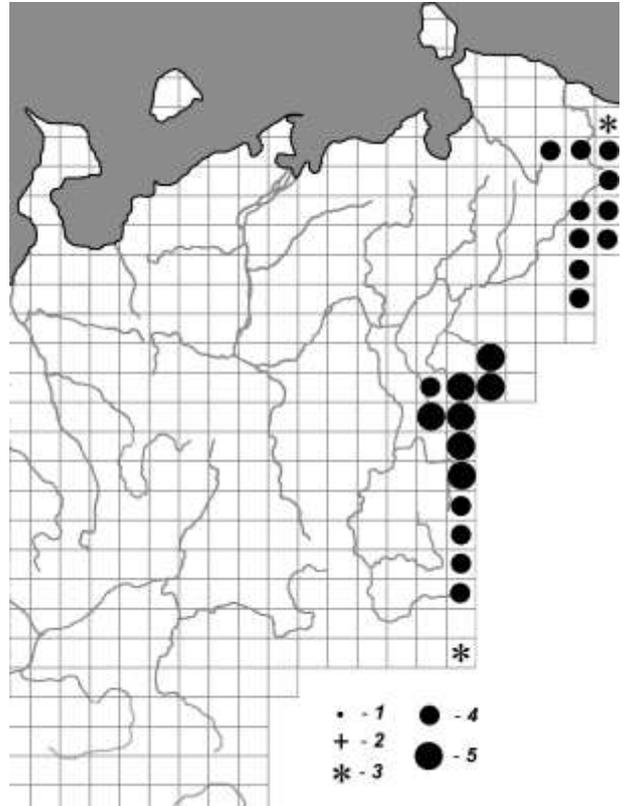
Papilio machaon (Linnaeus, 1758)



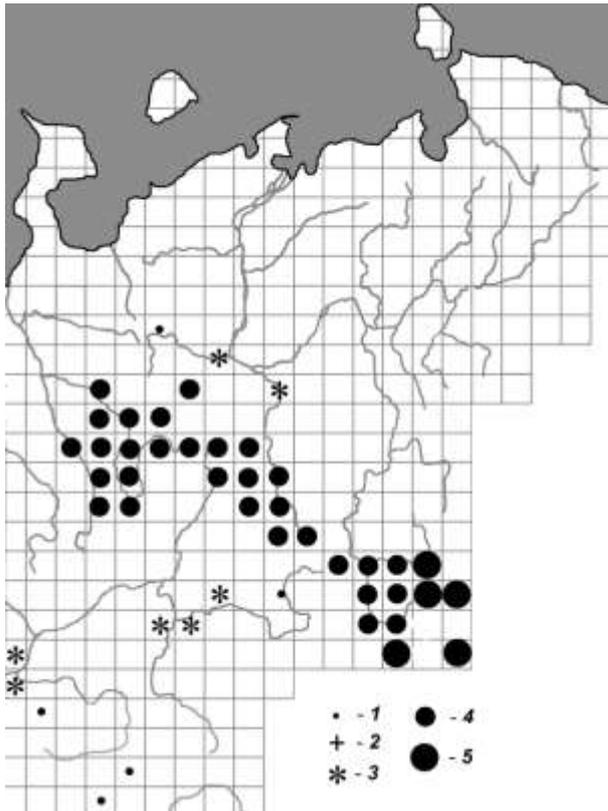
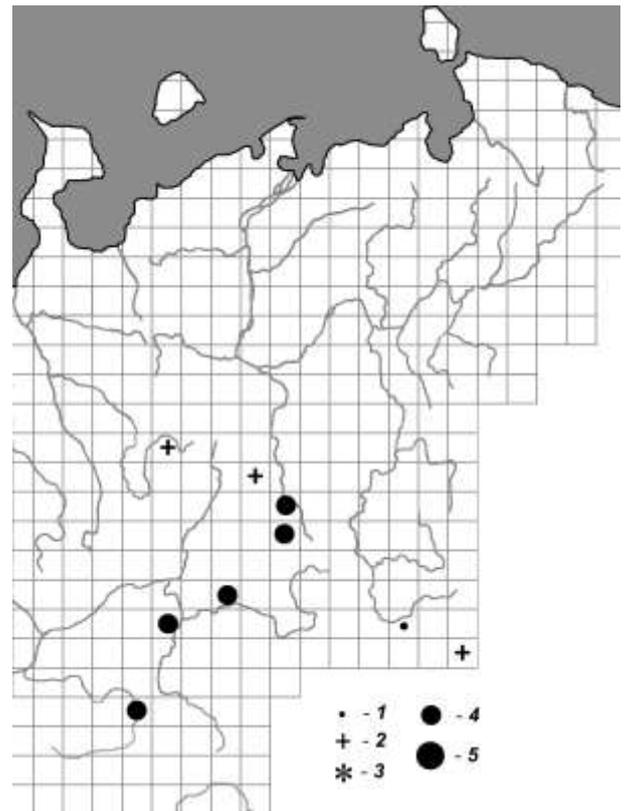
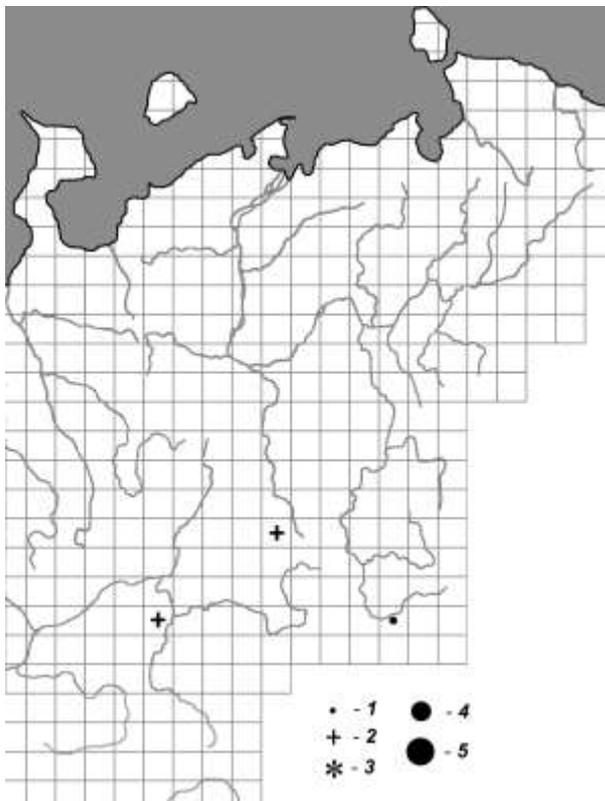
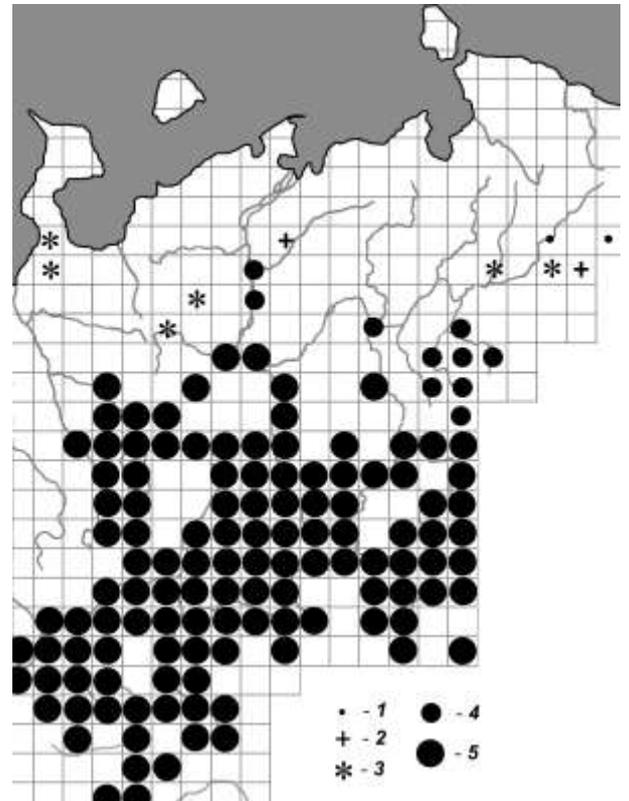
Iphiclydes podalirius (Linnaeus, 1758)

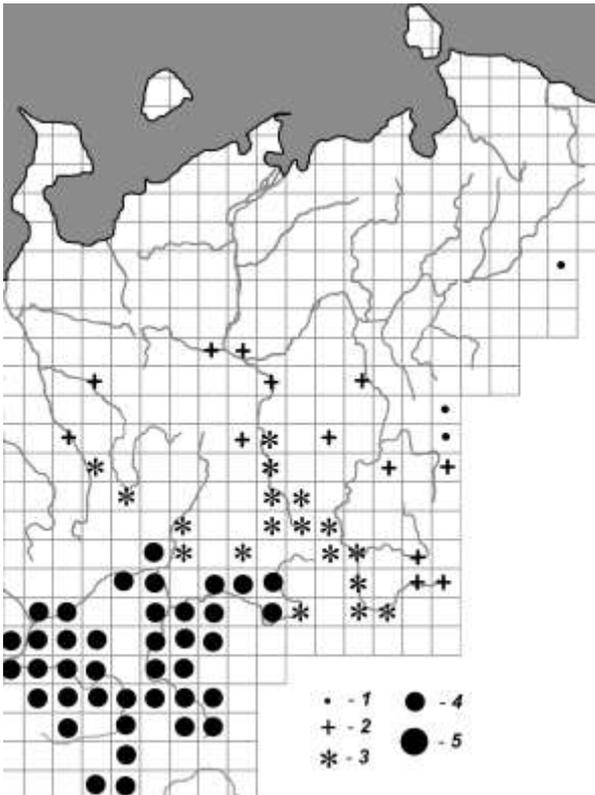
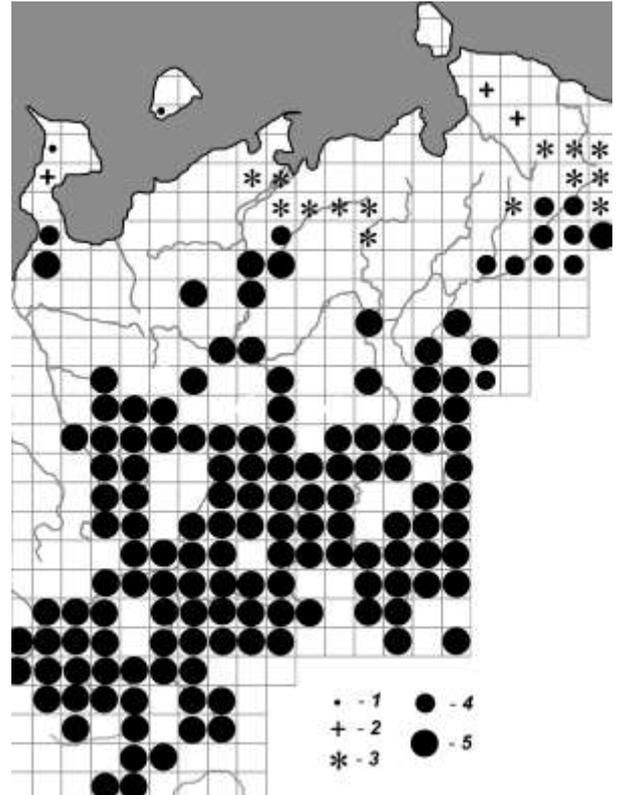
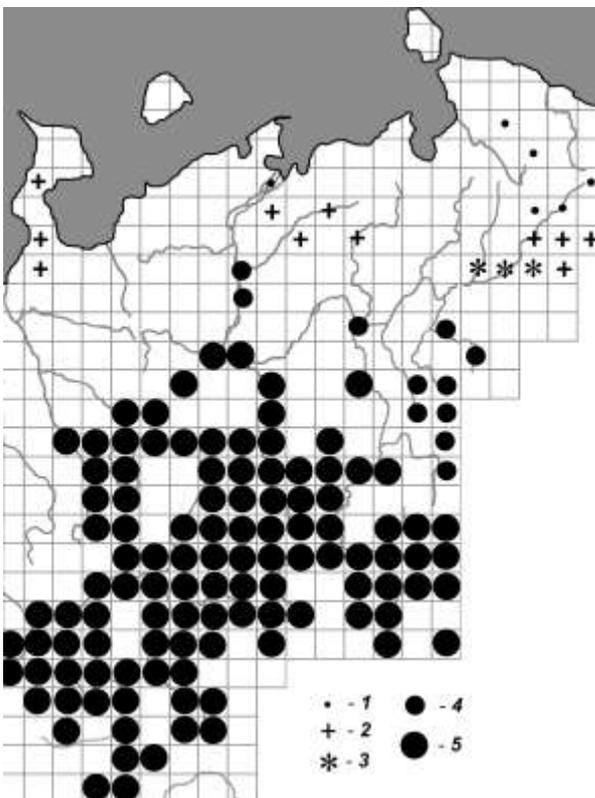
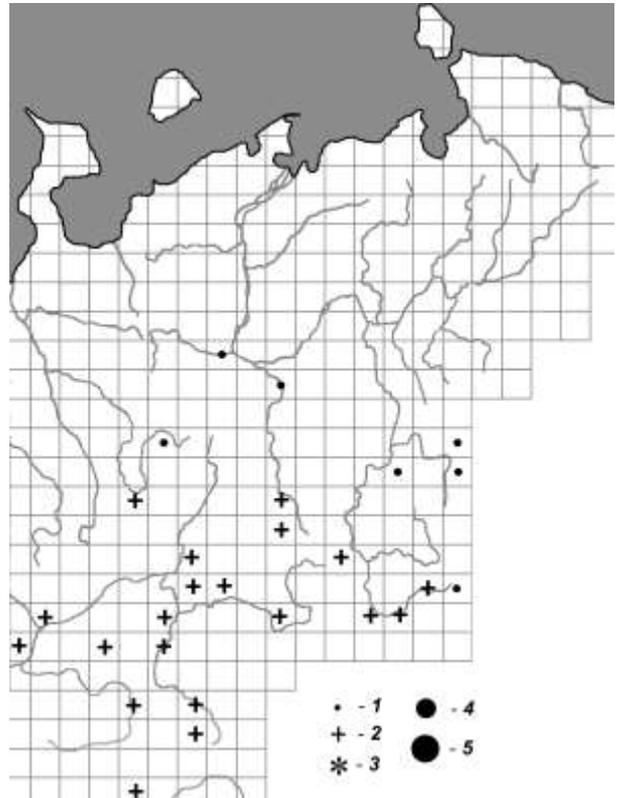


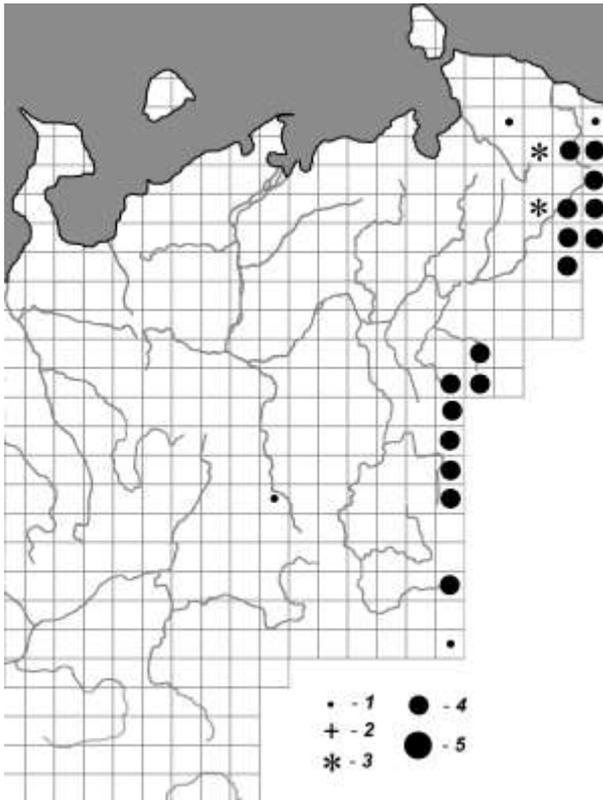
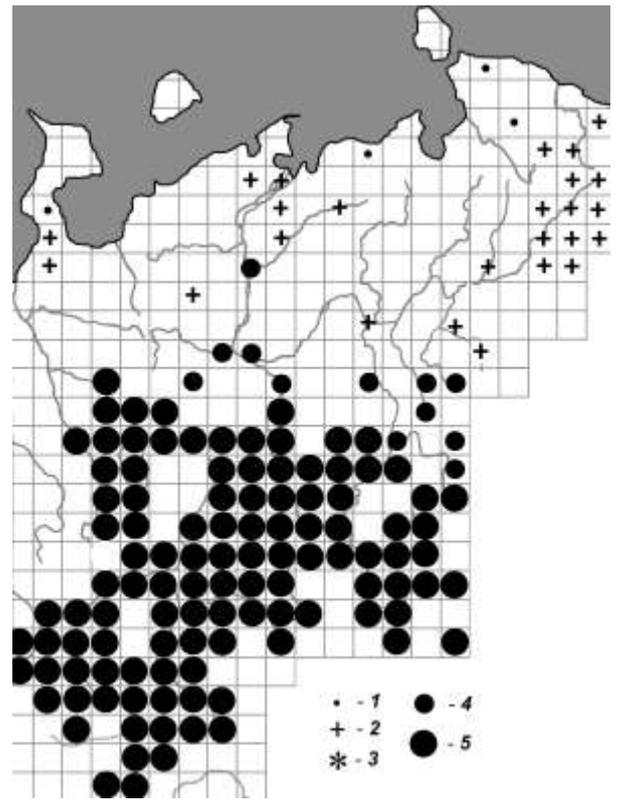
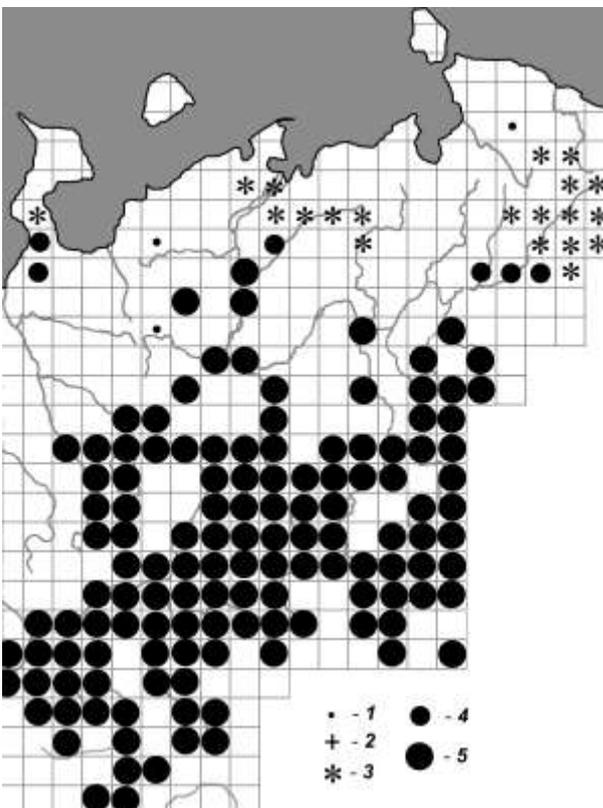
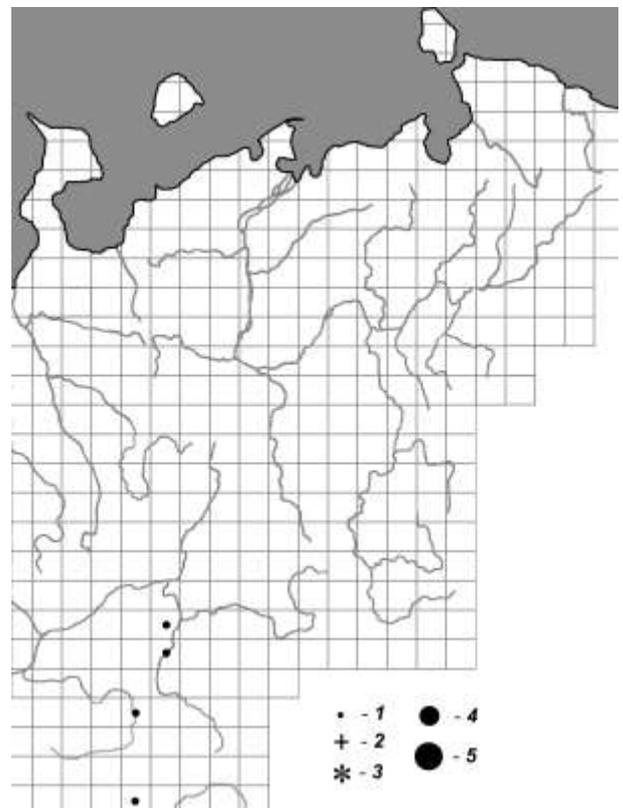
Parnassius apollo (Linnaeus, 1758)

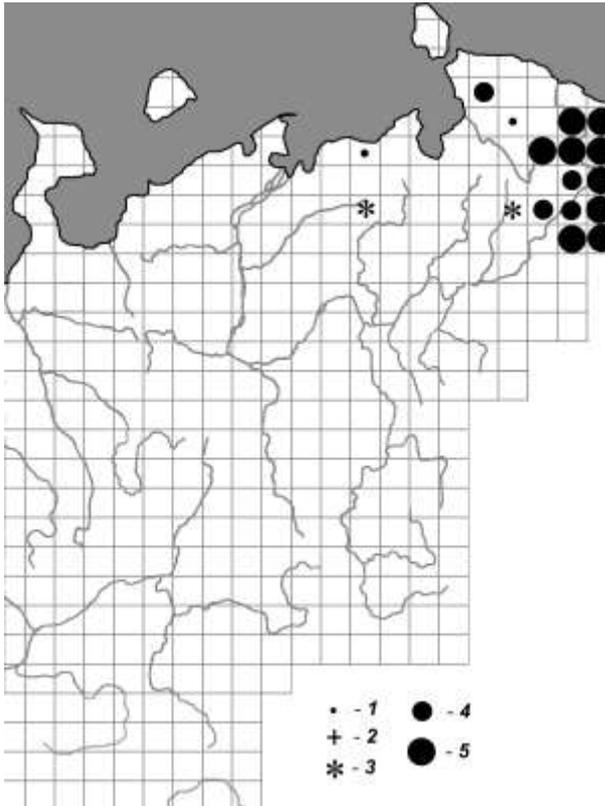
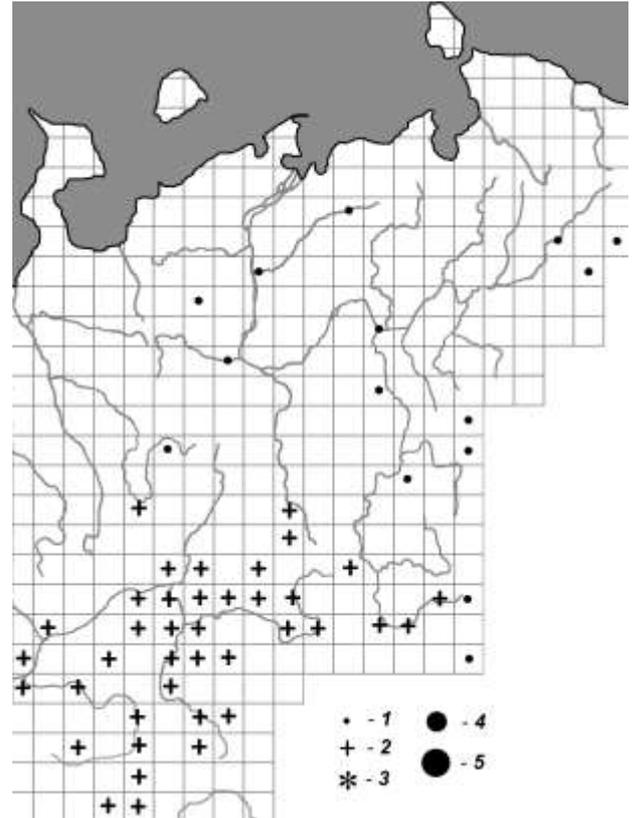
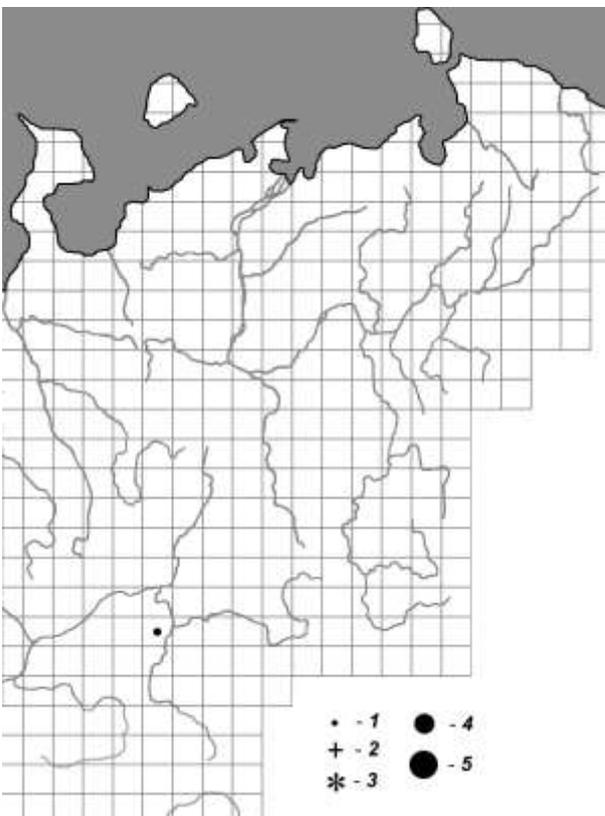
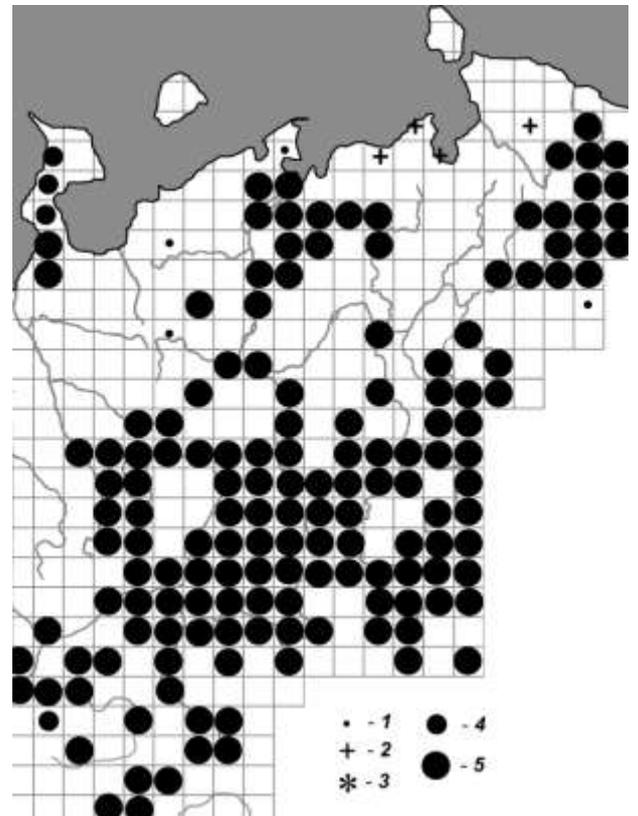


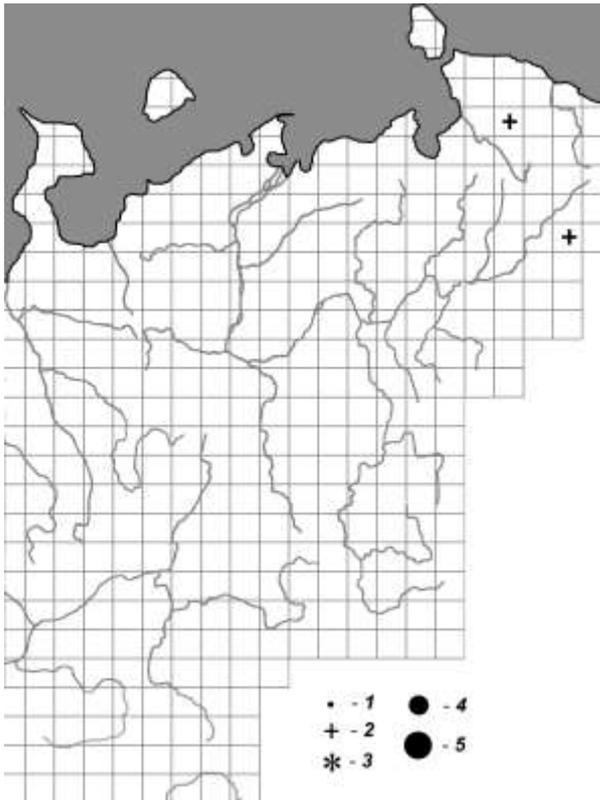
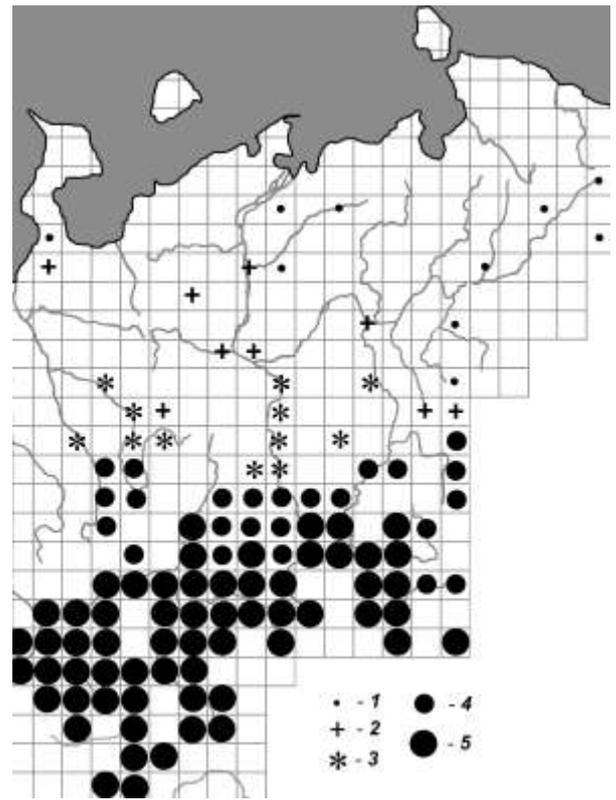
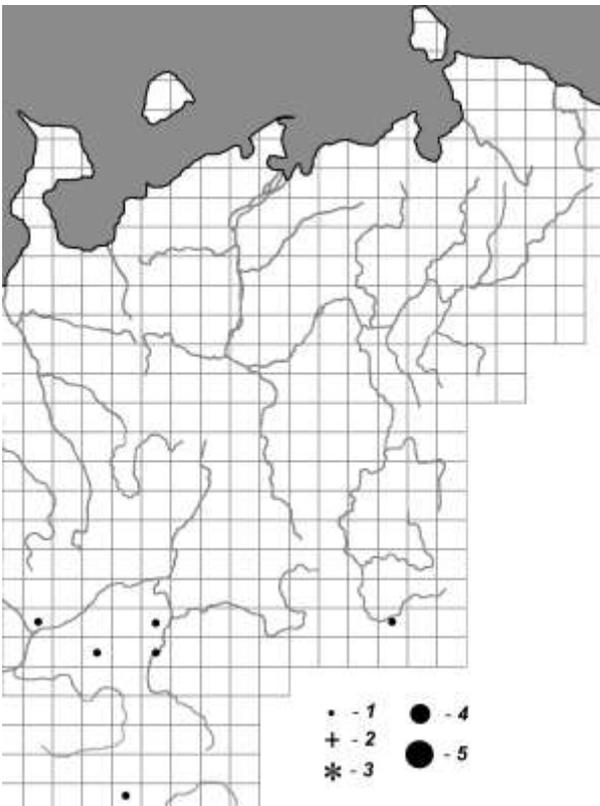
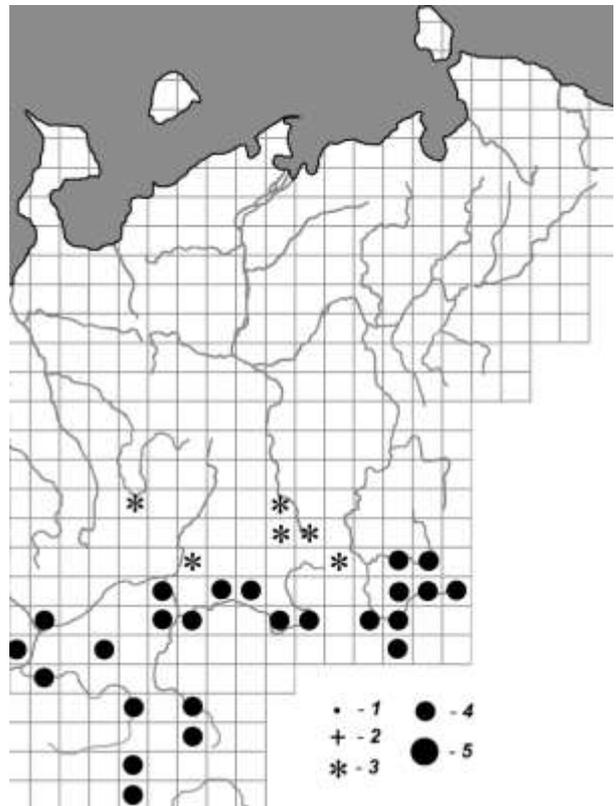
Parnassius corybas (Fischer de Waldheim, 1823)

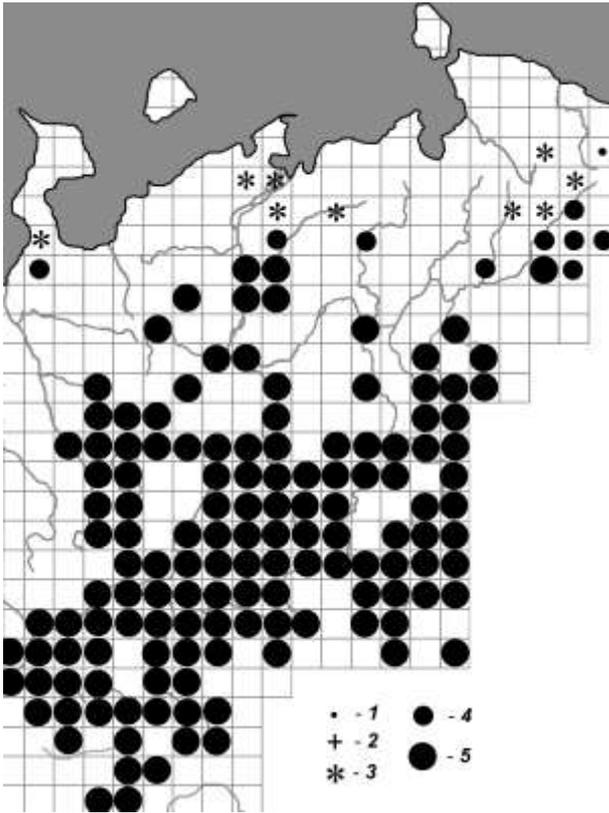
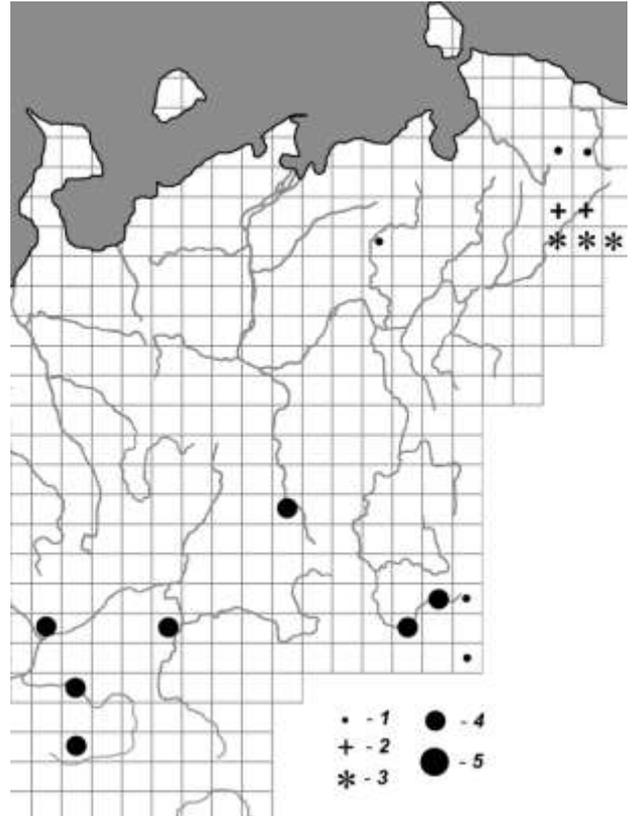
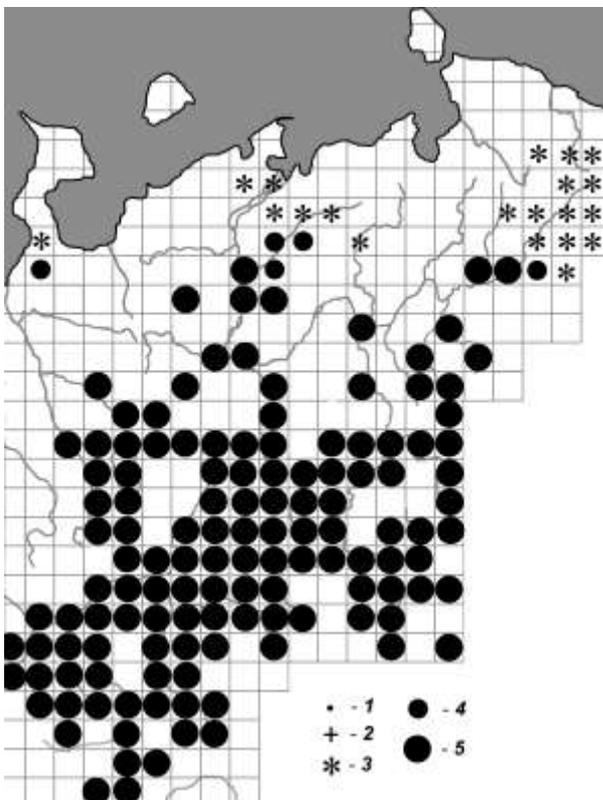
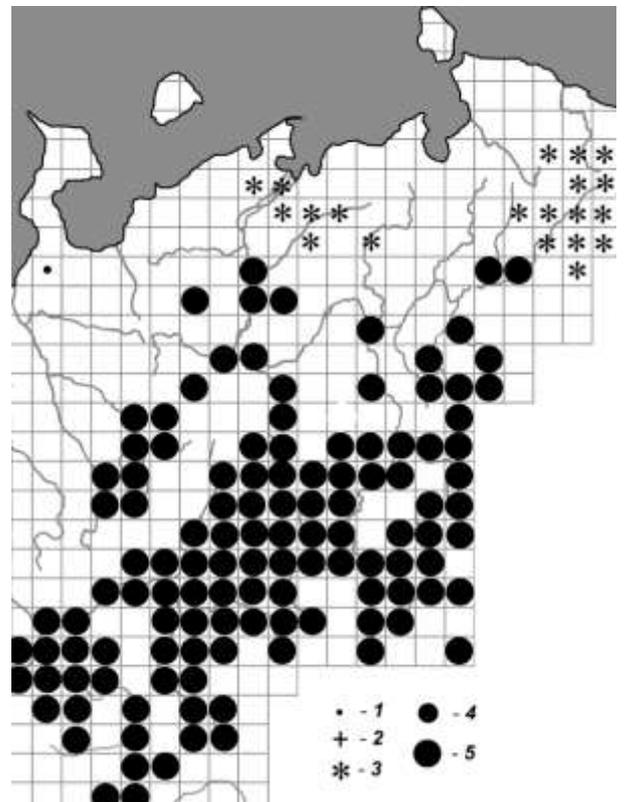
*Driopa mnemosyne* (Linnaeus, 1758)*Leptidea morsei* (Fenton, 1881)*Leptidea juvernica* Williams, 1946*Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758)

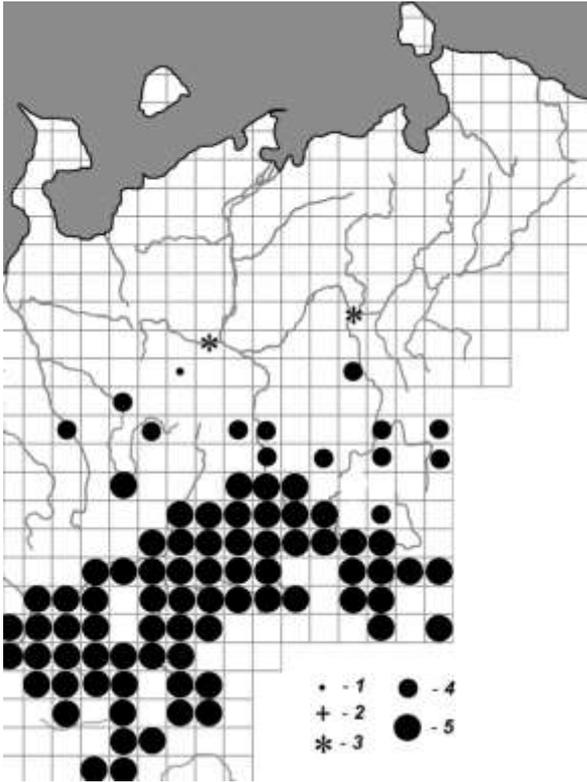
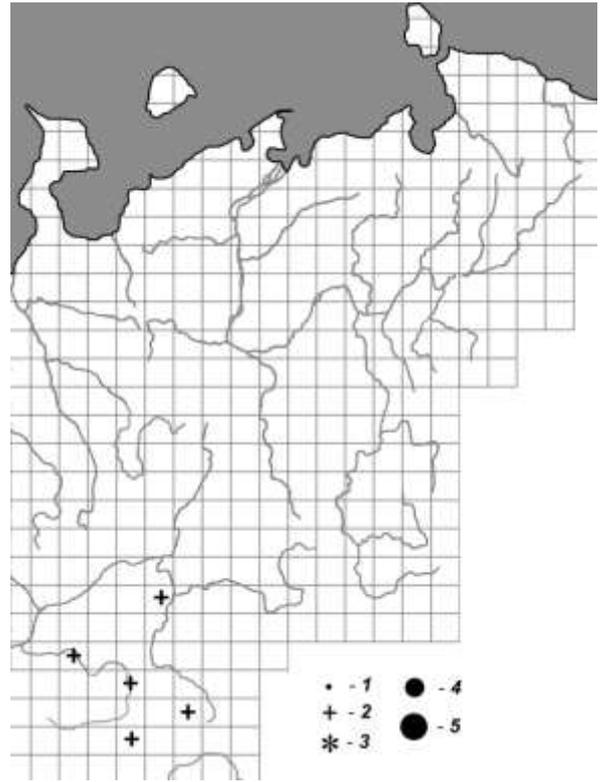
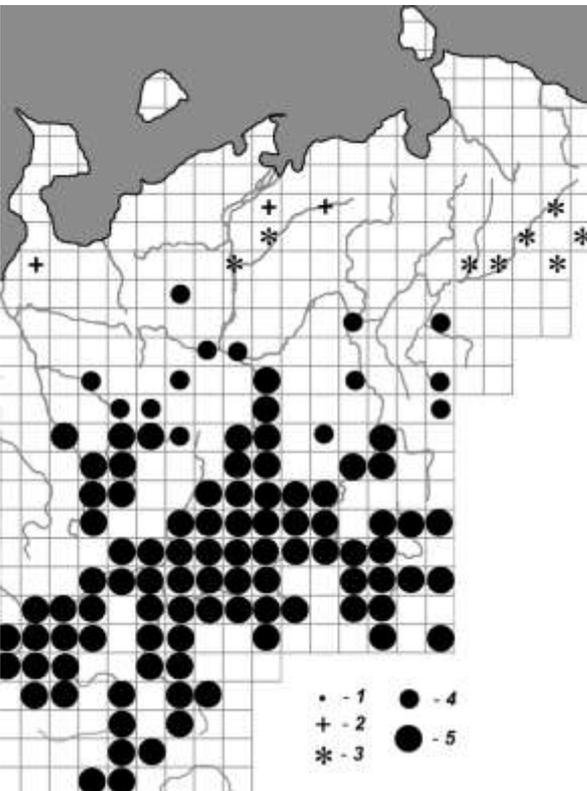
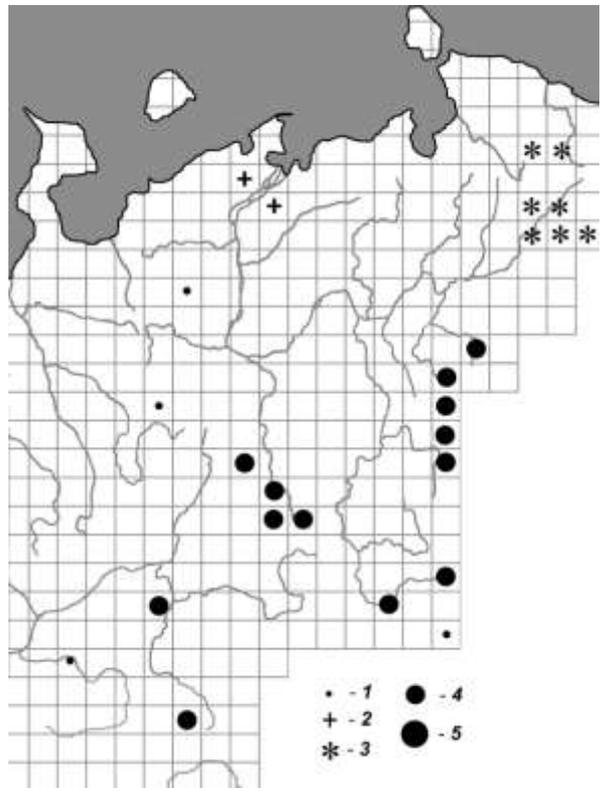
*Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758)*Pieris napi* (Linnaeus, 1758)*Pieris rapae* (Linnaeus, 1758)*Pontia daplidice* (Linnaeus, 1758)

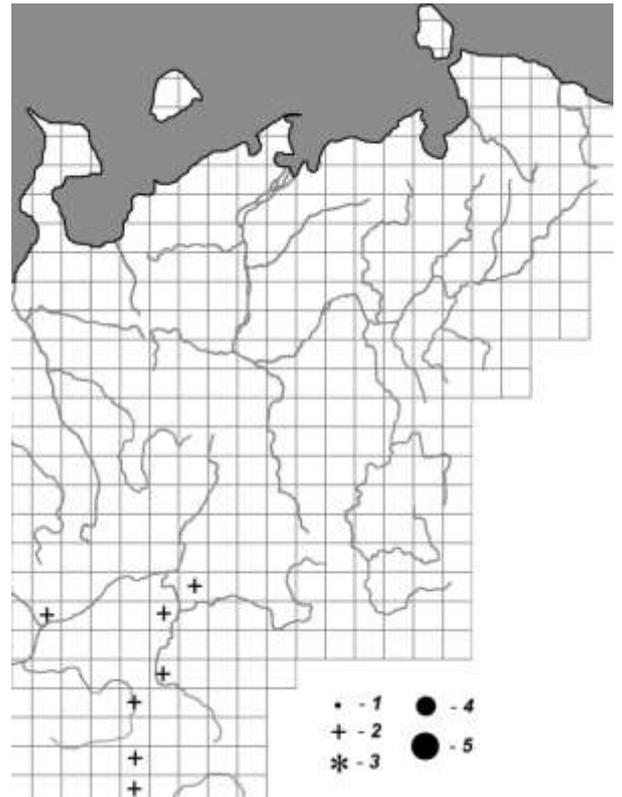
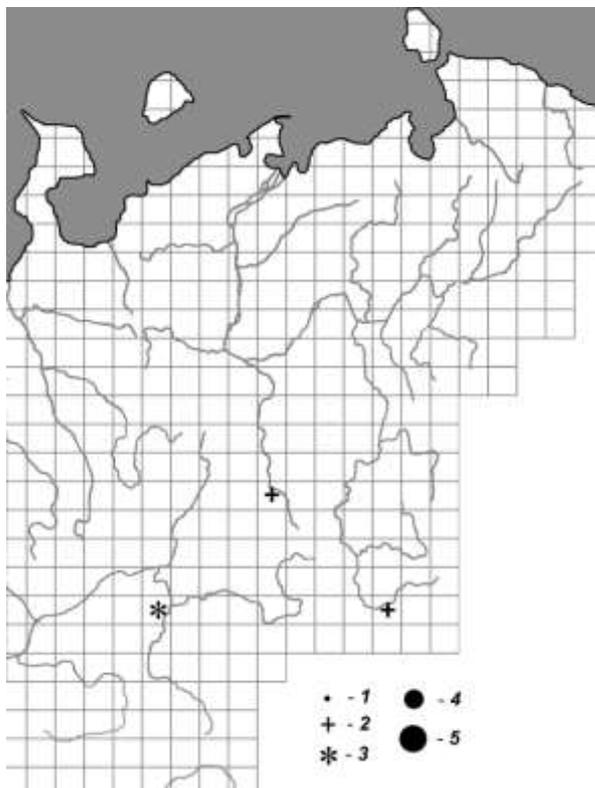
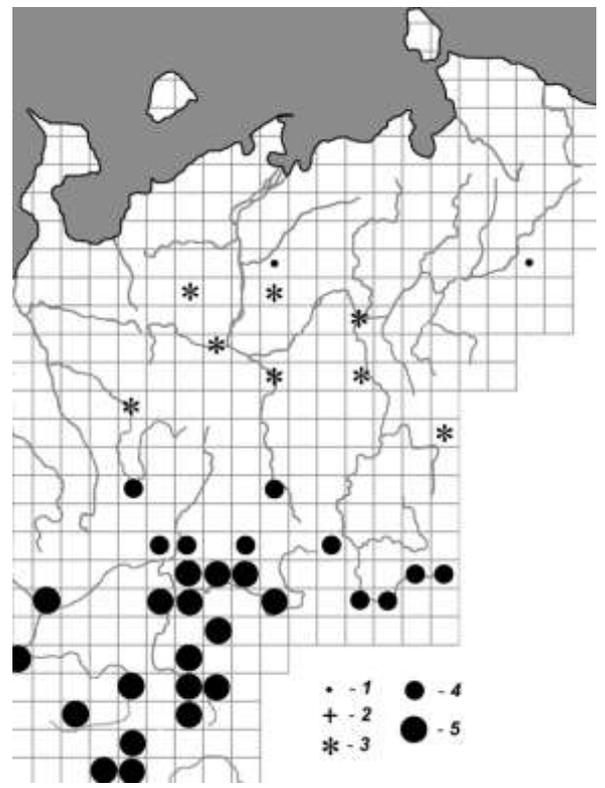
*Pontia callidice* (Hübner, [1800])*Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758)*Anthocharis cardamines* (Linnaeus, 1758)*Colias crocea* (Geoffroy, 1785)

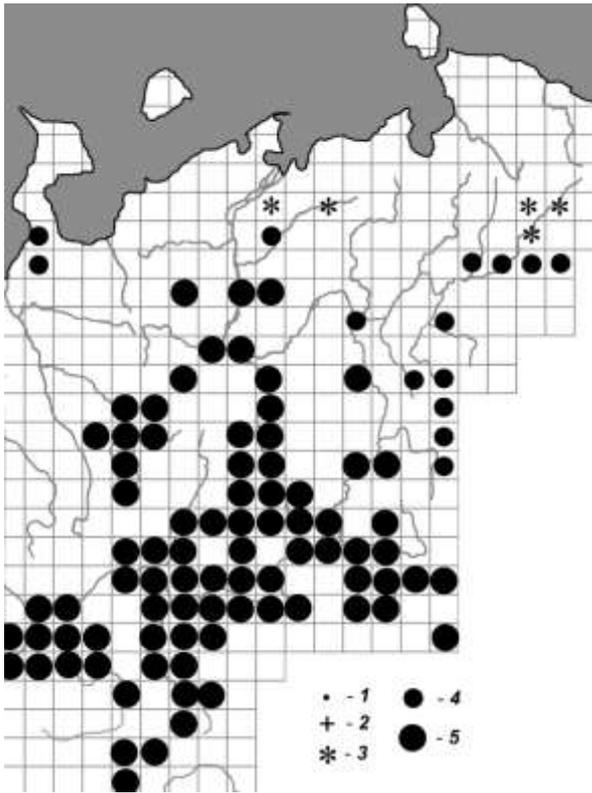
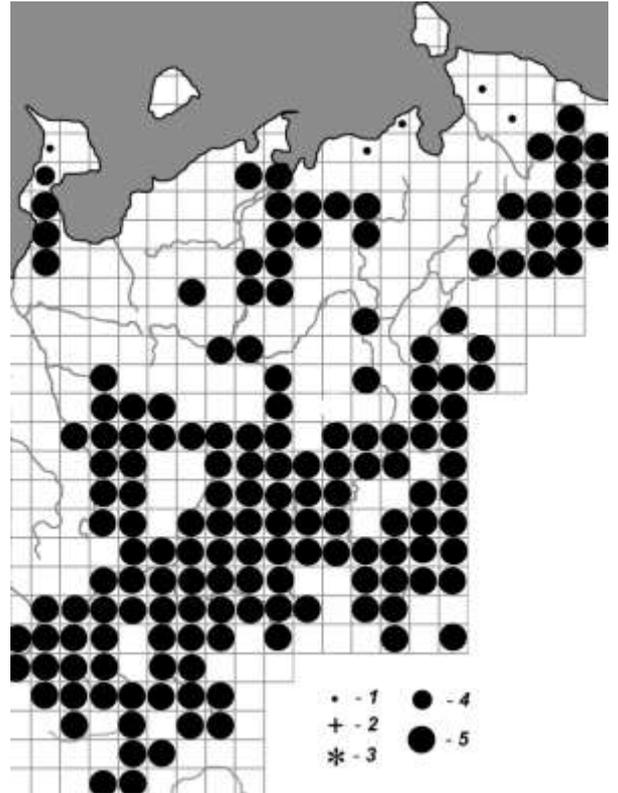
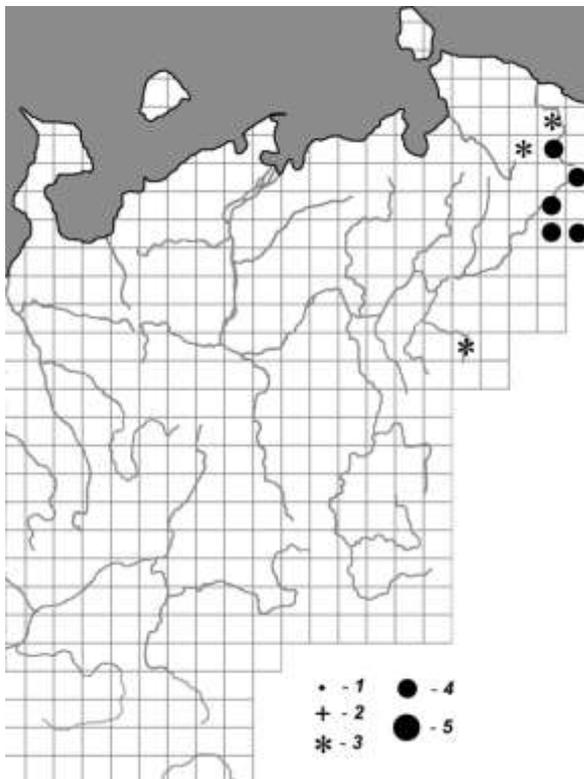
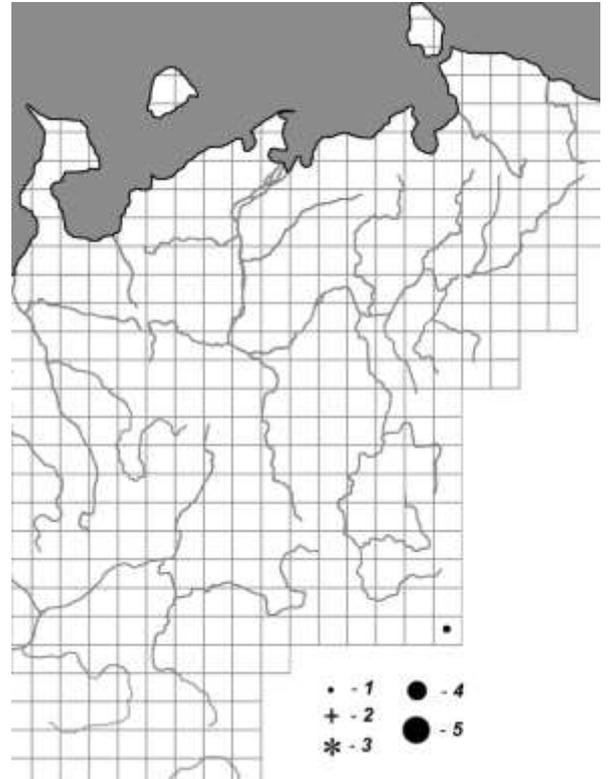
*Colias hecla* Lefebvre, 1836*Colias hyale* (Linnaeus, 1758)*Colias myrmidone* (Esper, [1781])*Colias palaeno* (Linnaeus, 1761)

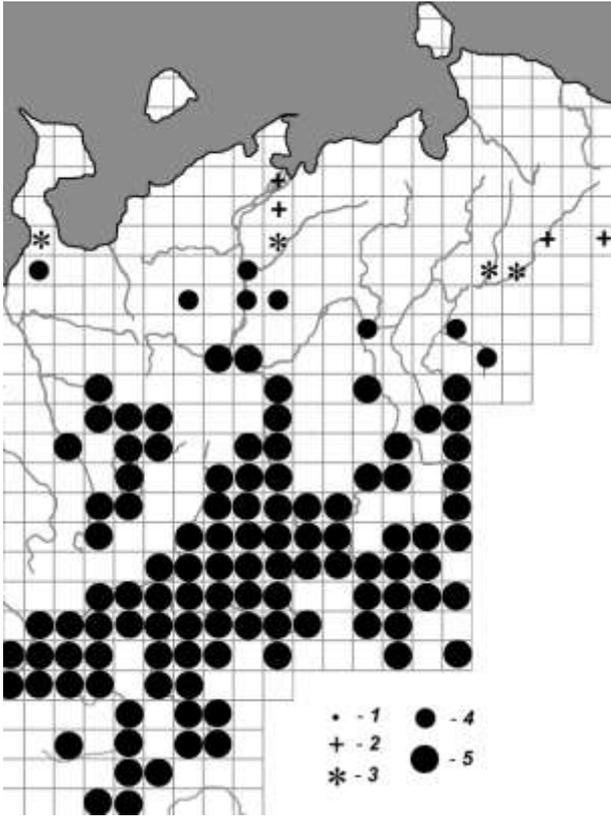
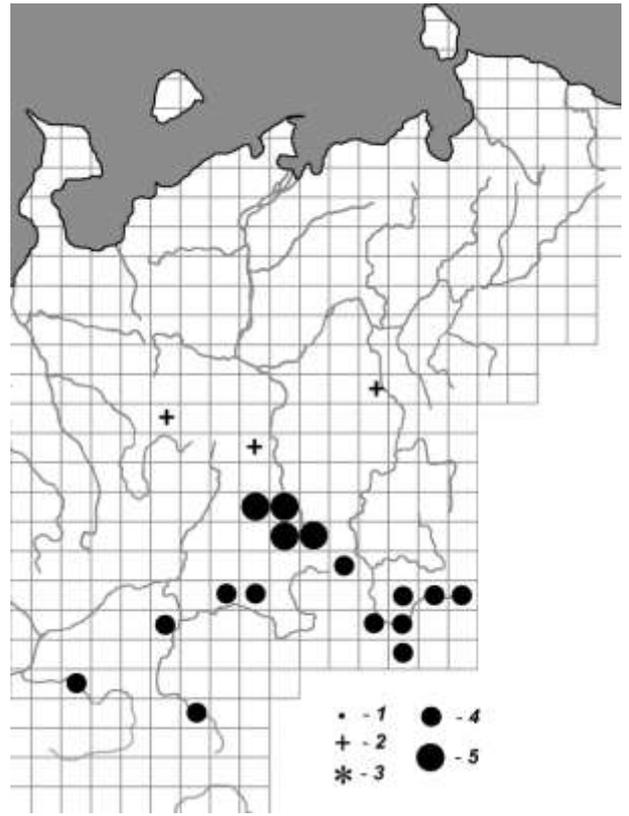
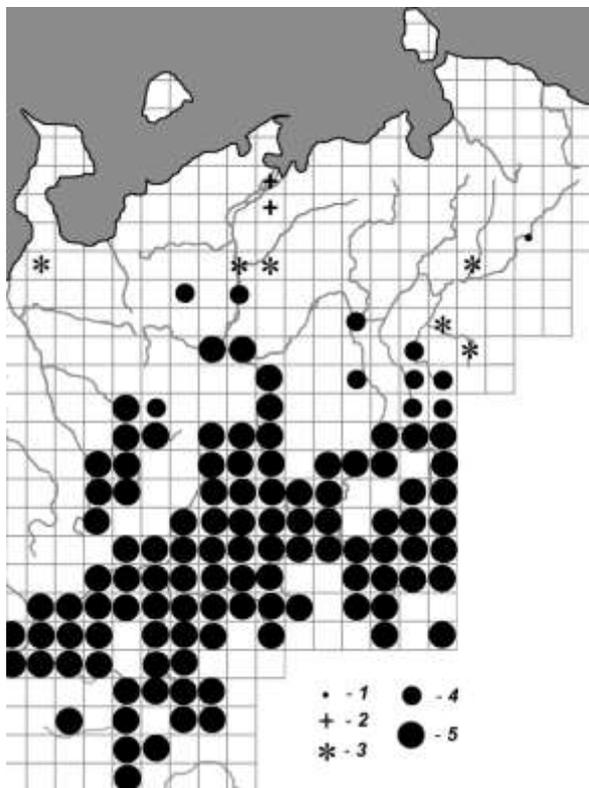
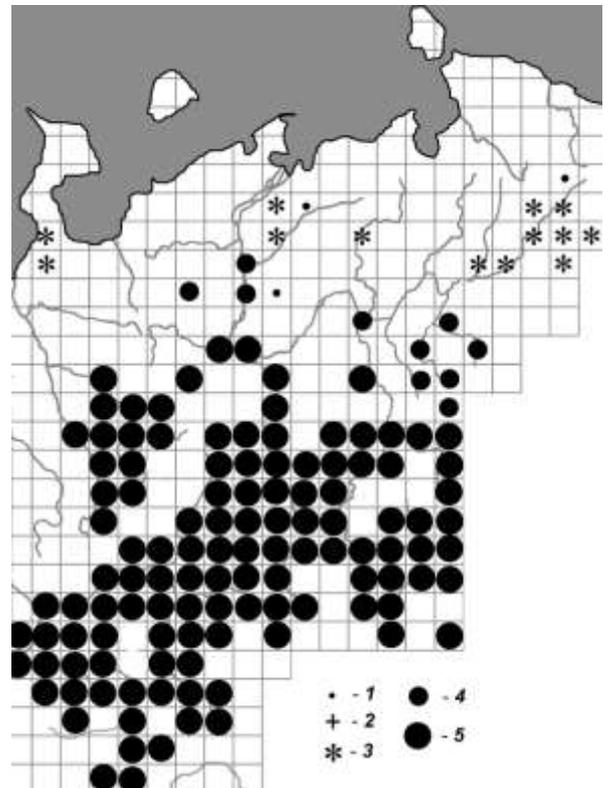
*Colias tyche* (Böber, 1812)*Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758)*Thecla betulae* (Linnaeus, 1758)*Fixsenia pruni* (Linnaeus, 1758)

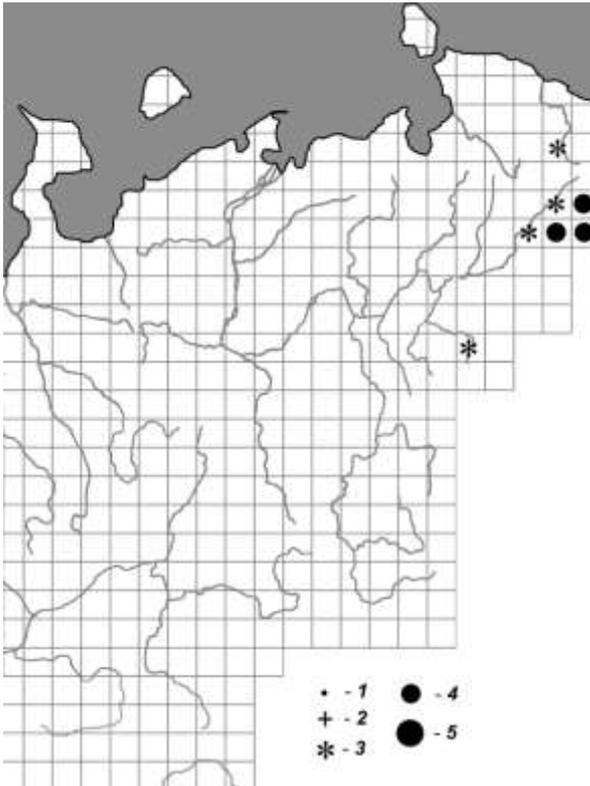
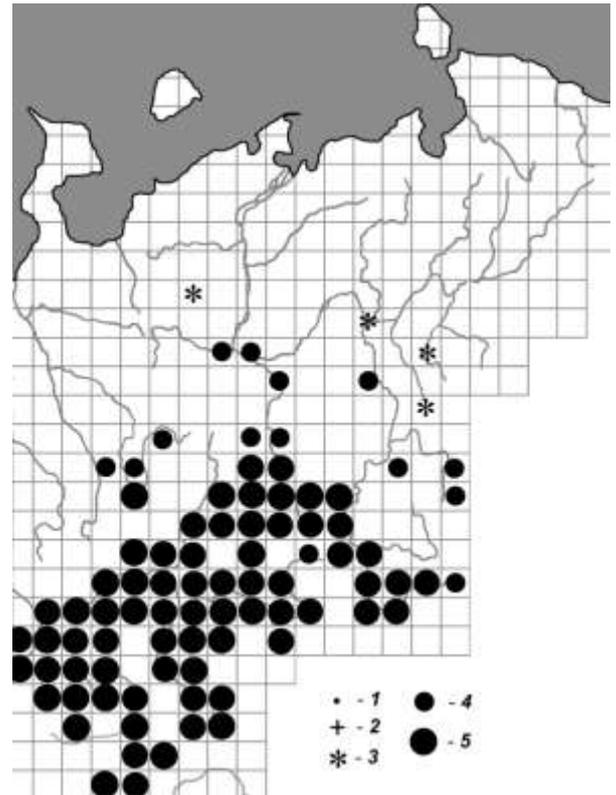
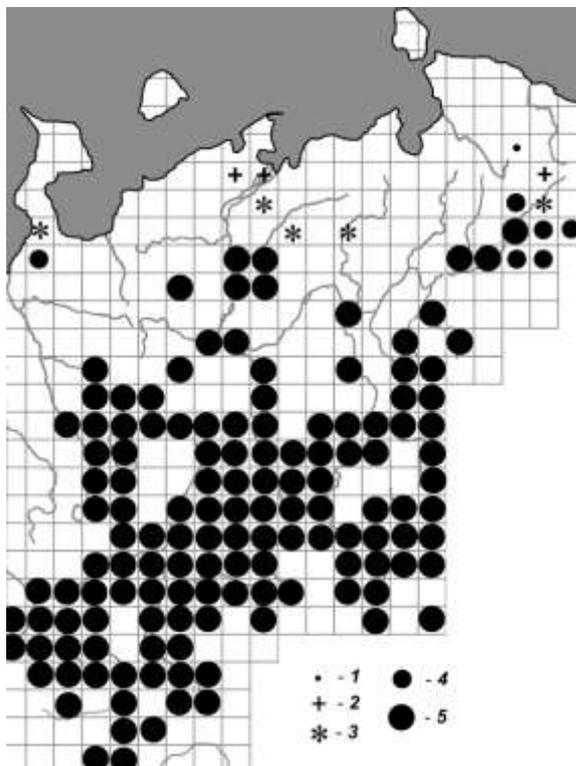
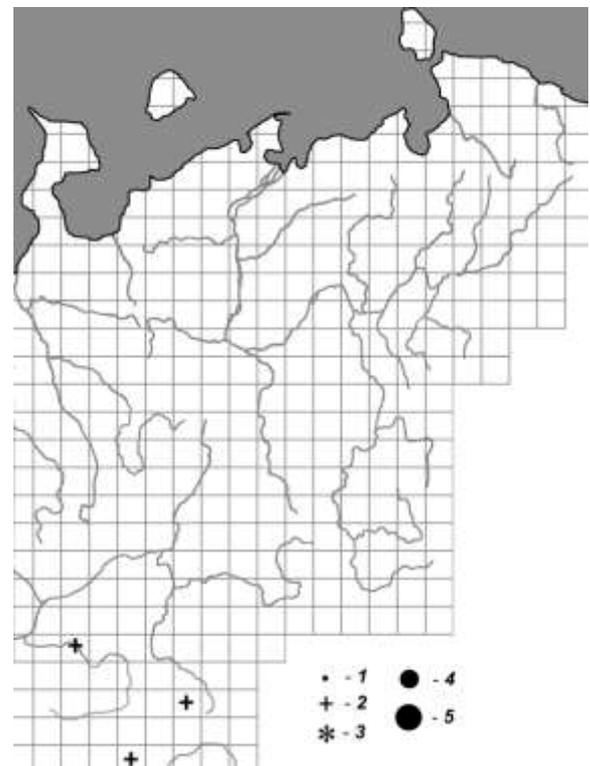
*Callophrys rubi* (Linnaeus, 1758)*Lycaena phlaeas* (Linnaeus, 1761)*Lycaena helle* ([Denis et Schiffermüller], 1775)*Lycaena hippothoe* (Linnaeus, 1761)

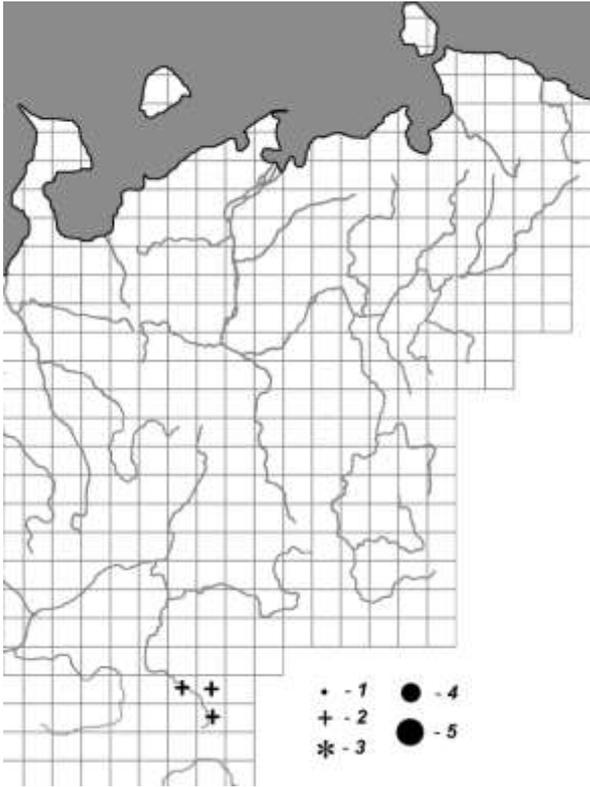
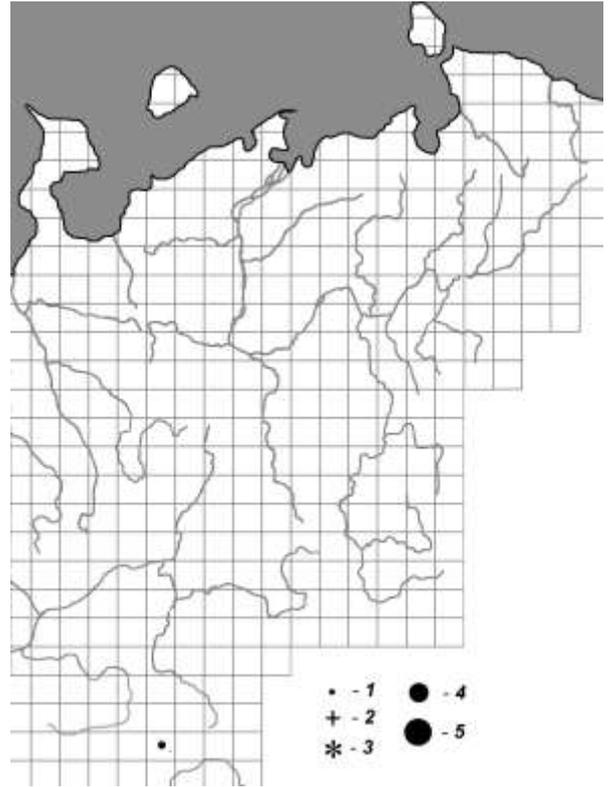
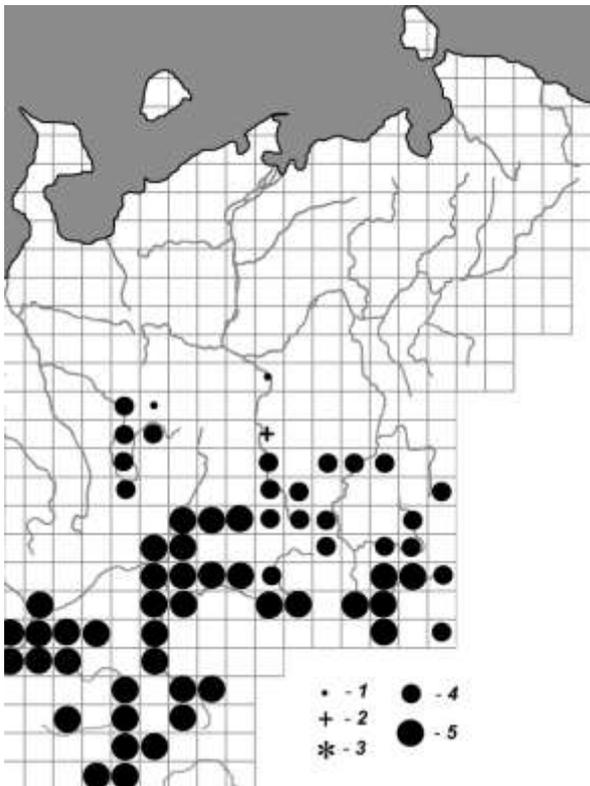
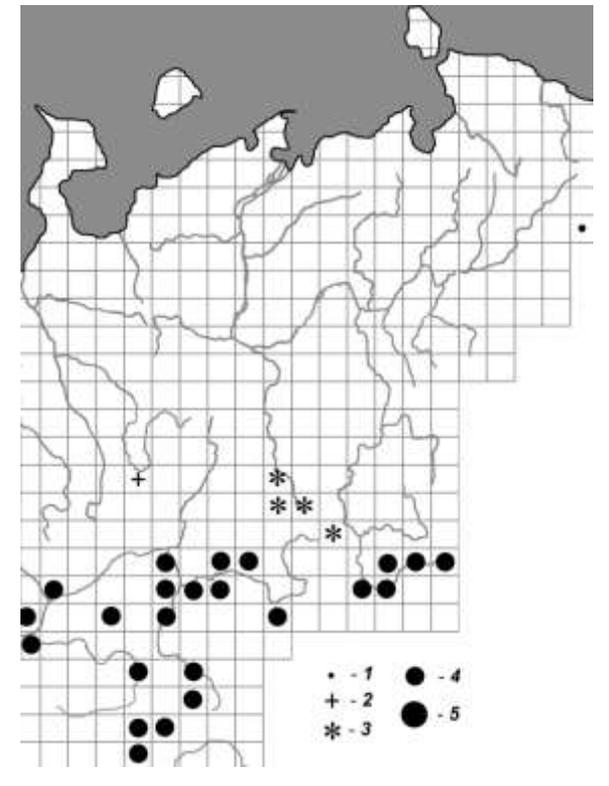
*Lycaena virgaureae* (Linnaeus, 1758)*Lycaena dispar* ([Haworth], 1802)*Celastrina argiolus* (Linnaeus, 1758)*Cupido minimus* (Fuessly, 1775)

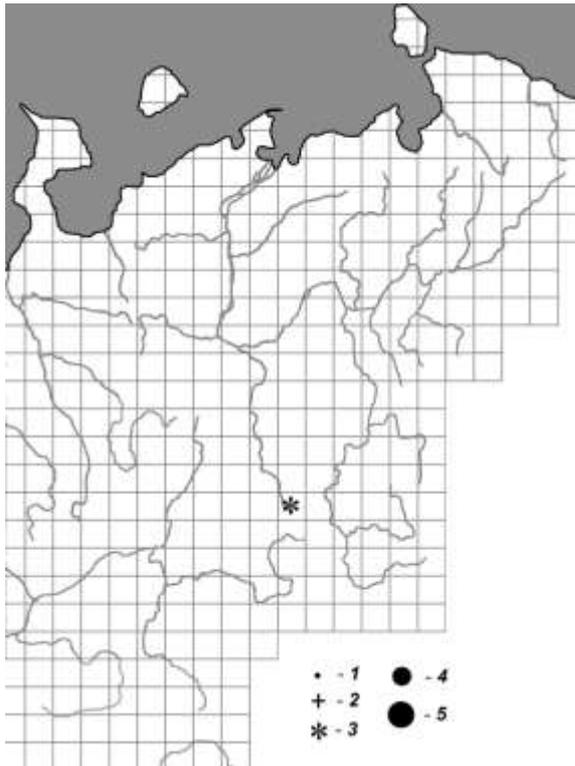
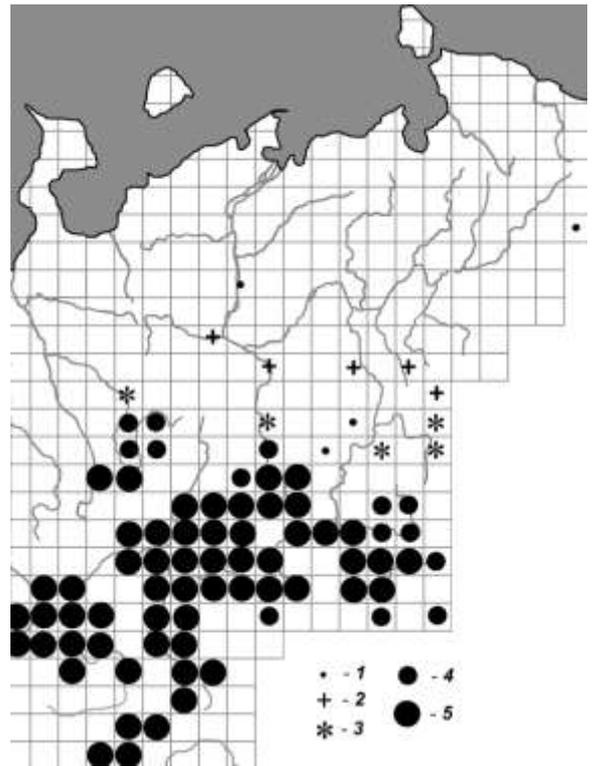
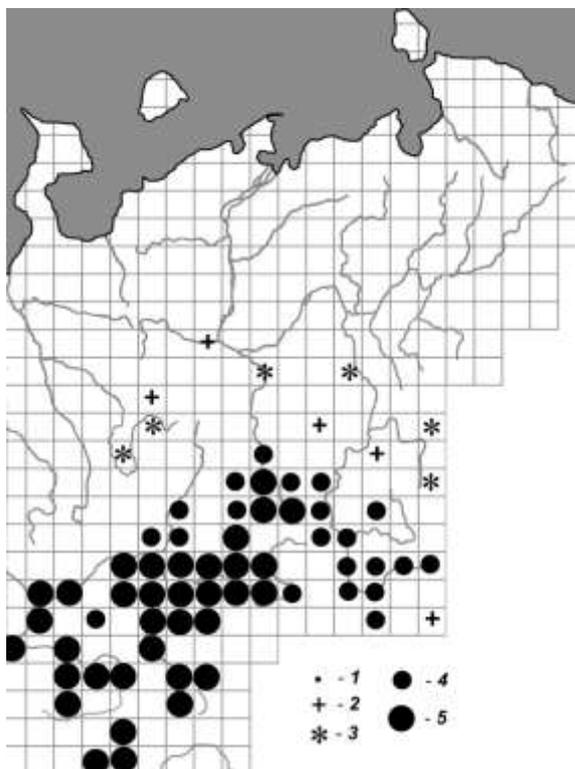
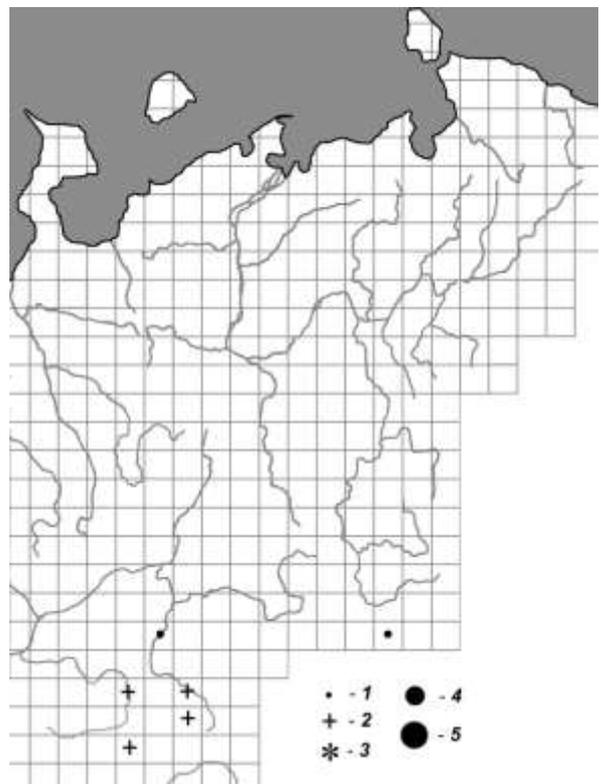
*Cupido alcetas* (Hoffmannsegg, 1804)*Cupido argiades* (Pallas, 1771)*Glaucopsyche alexis* (Poda, 1761)*Plebeius argus* (Linnaeus, 1758)

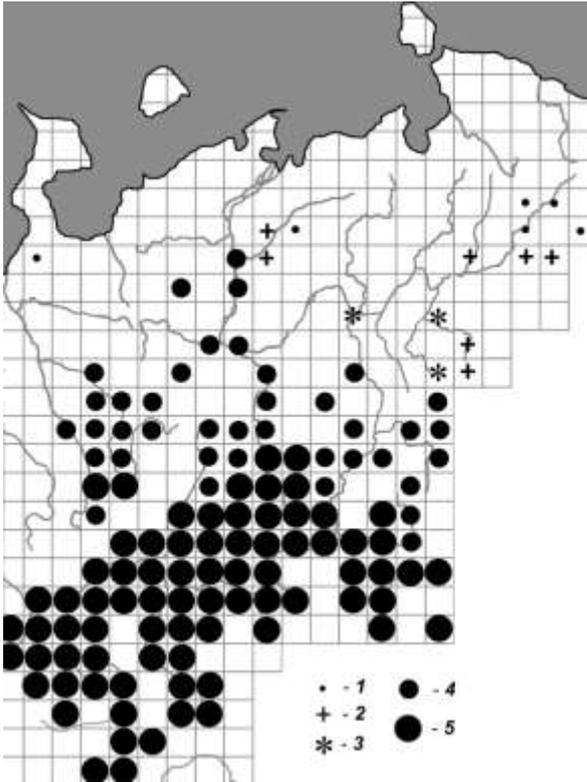
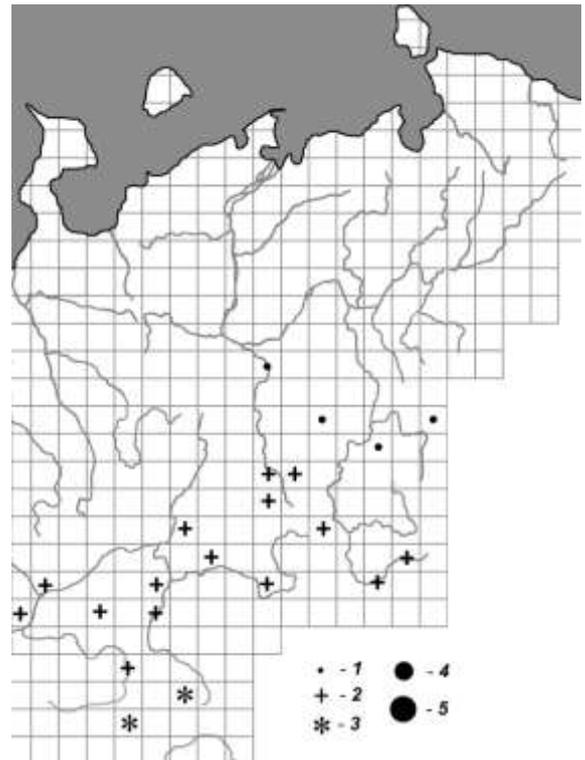
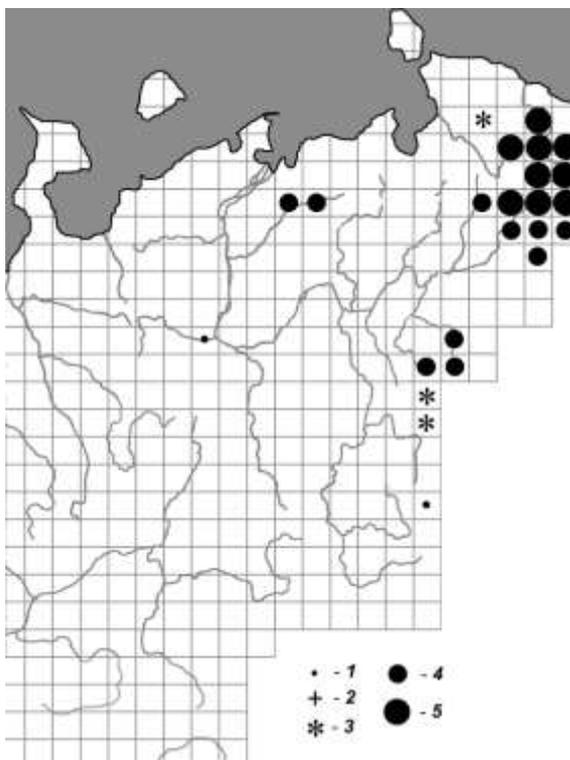
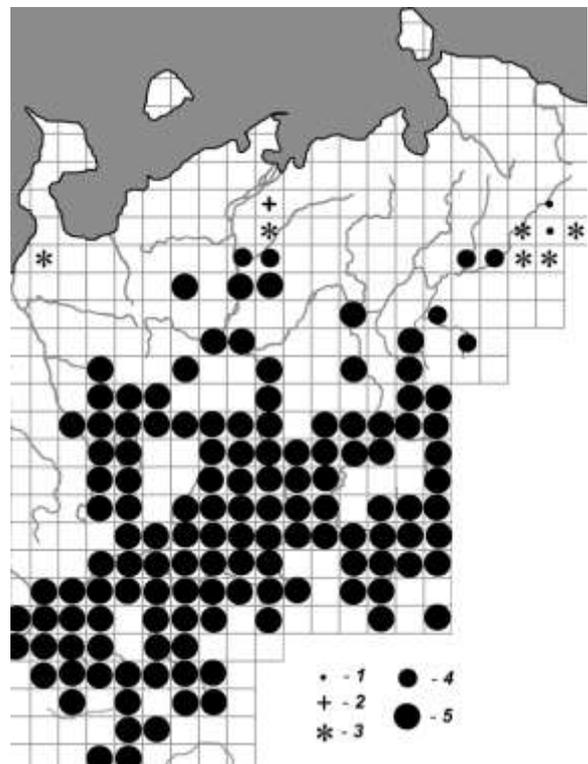
*Plebeius idas* (Linnaeus, 1761)*Vacciniina optilete* (Knoch, 1781)*Agriades glandon* (de Prunner, 1798)*Agriades orbitulus* (Püngeler, 1798)

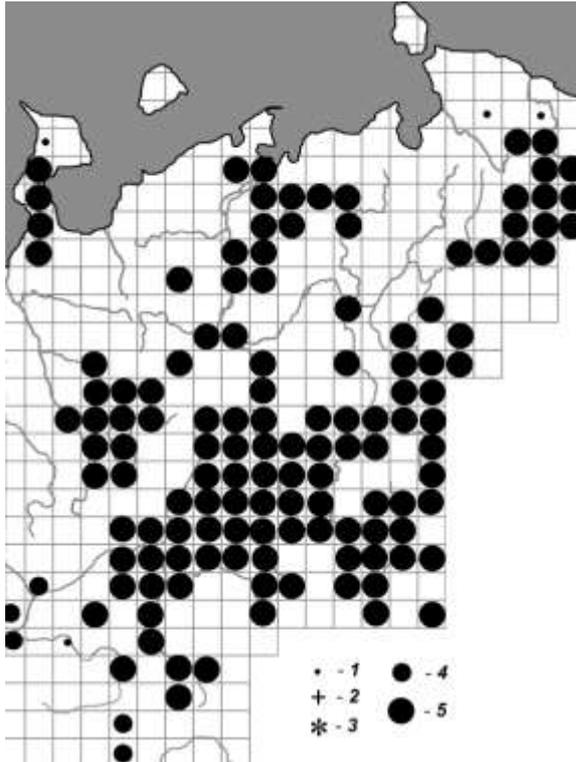
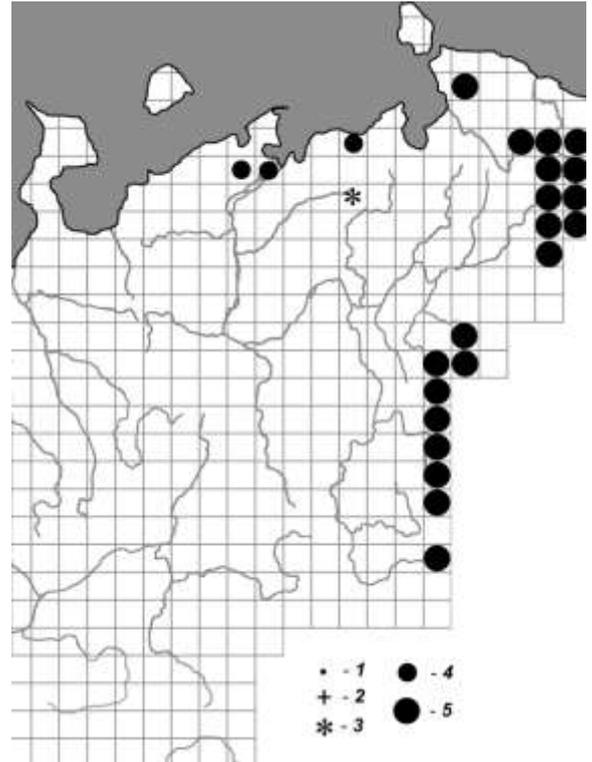
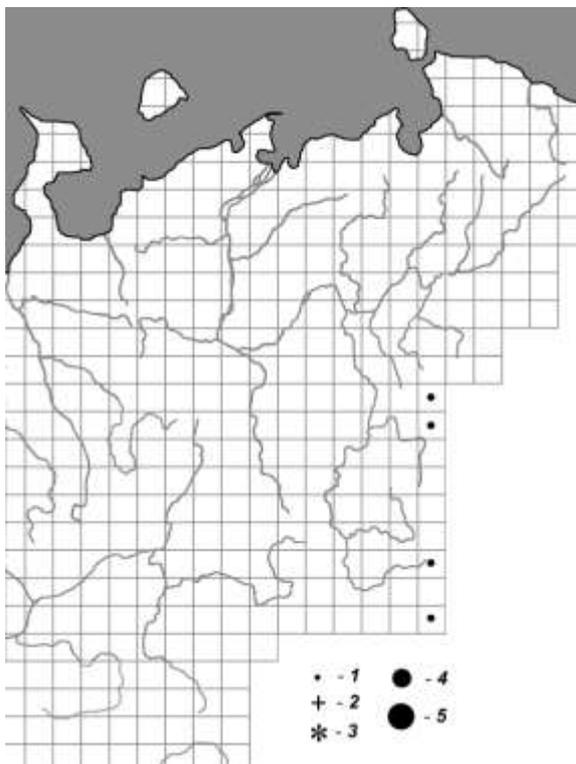
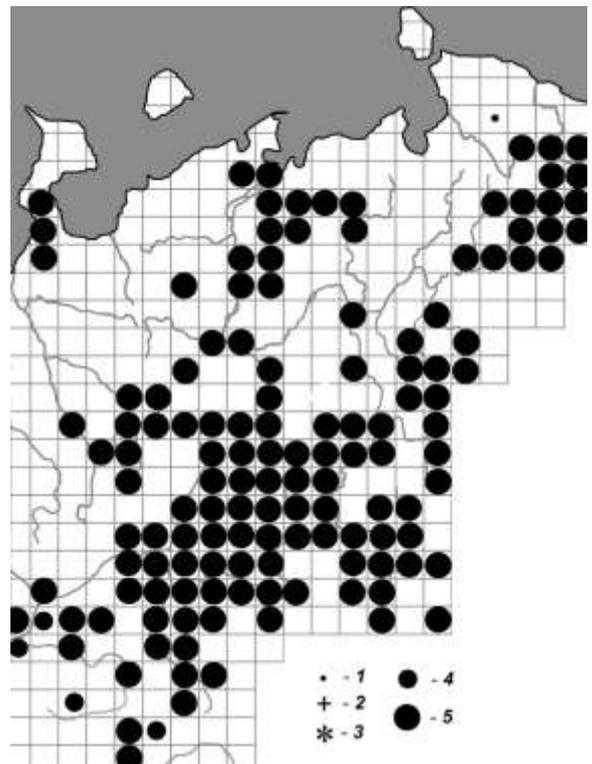
*Aricia artaxerxes* (Fabricius, 1793)*Aricia nicias* (Meigen, 1830)*Aricia eumedon* (Esper, [1780])*Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775)

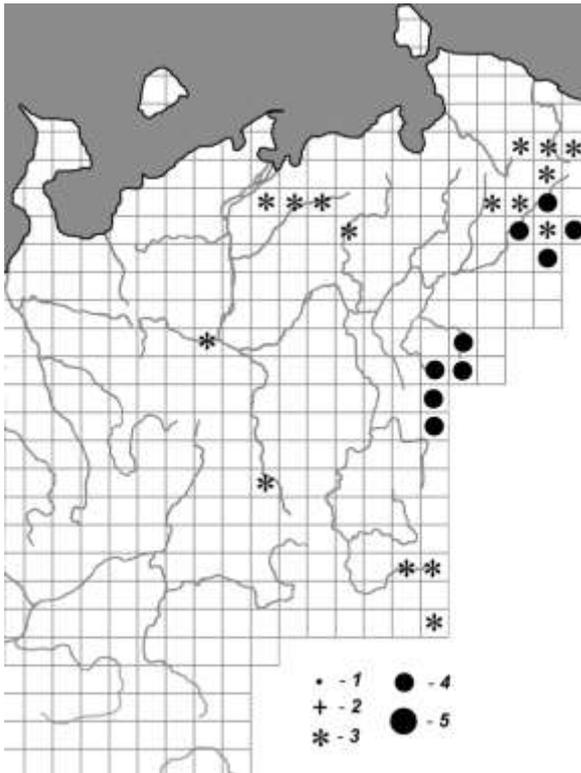
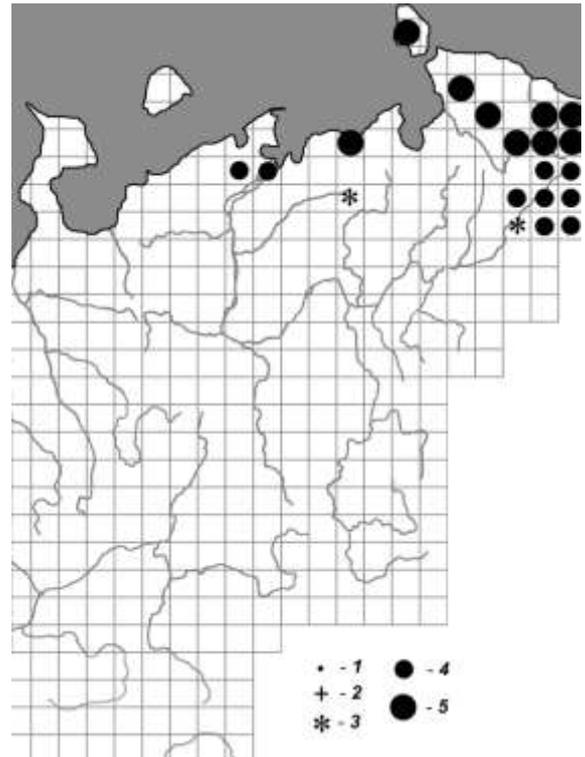
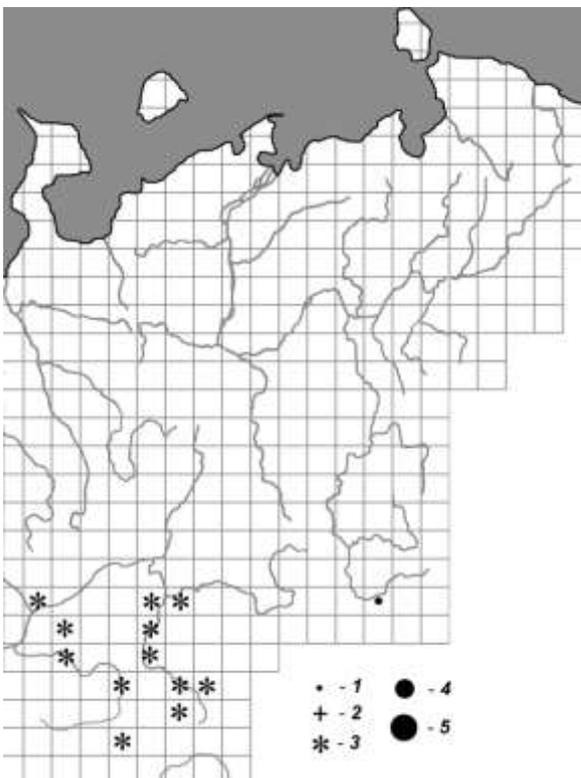
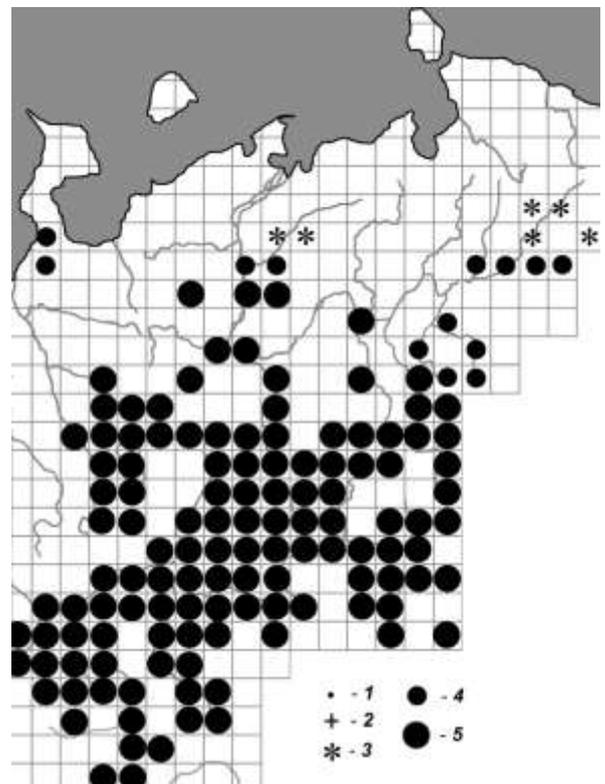
*Polyommatus eros* (Ocshenheimer, [1808])*Polyommatus amandus* (Schneider, 1792)*Cyaniris semiargus* (Rottemburg, 1775)*Apatura ilia* ([Denis et Schiffermüller], 1775)

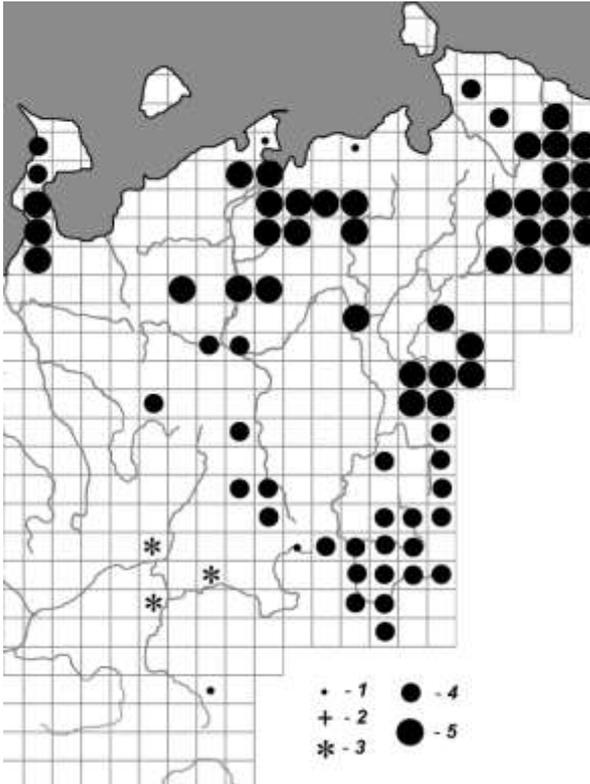
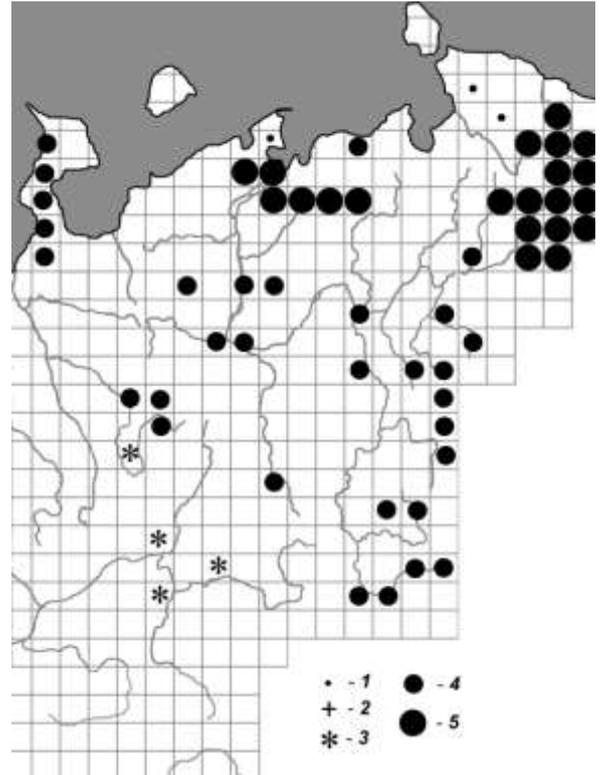
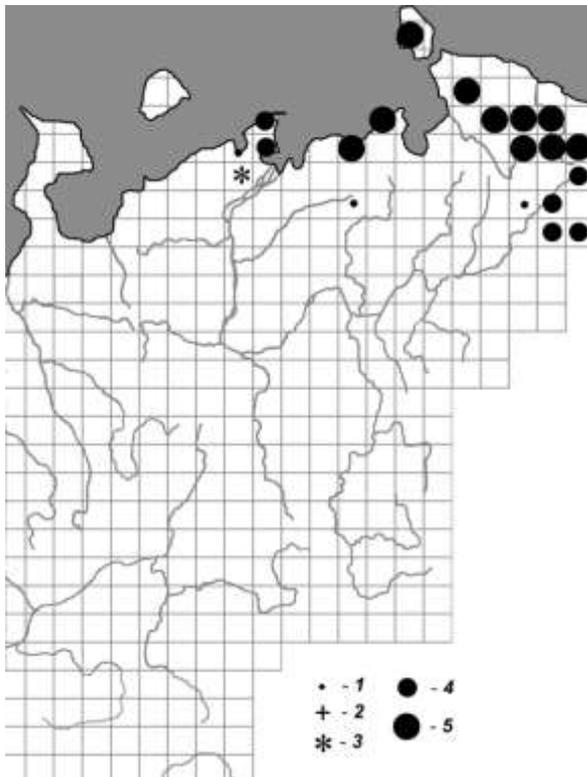
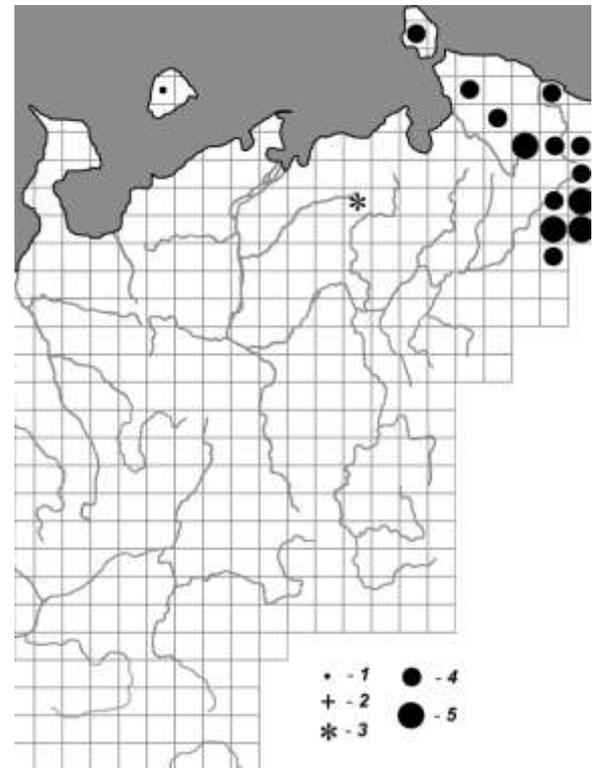
*Apatura iris* (Linnaeus, 1758)*Limenitis camilla* (Linnaeus, 1764)*Limenitis populi* (Linnaeus, 1758)*Neptis rivularis* (Scopoli, 1763)

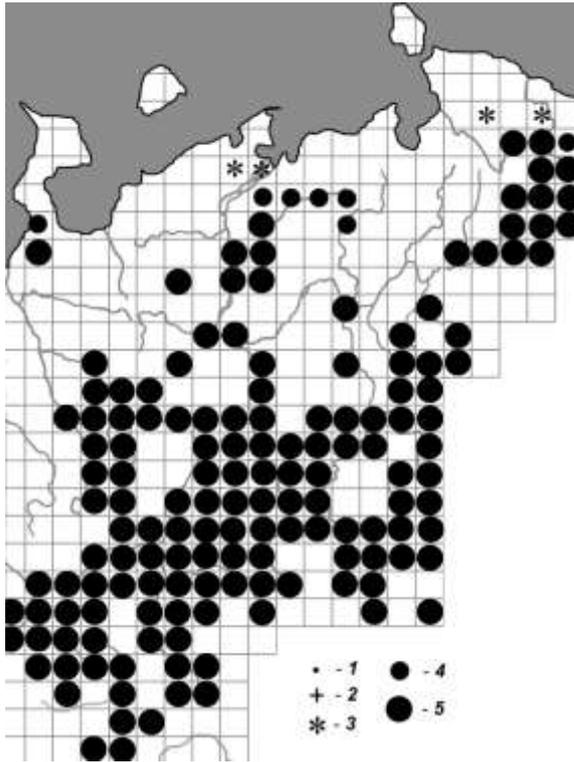
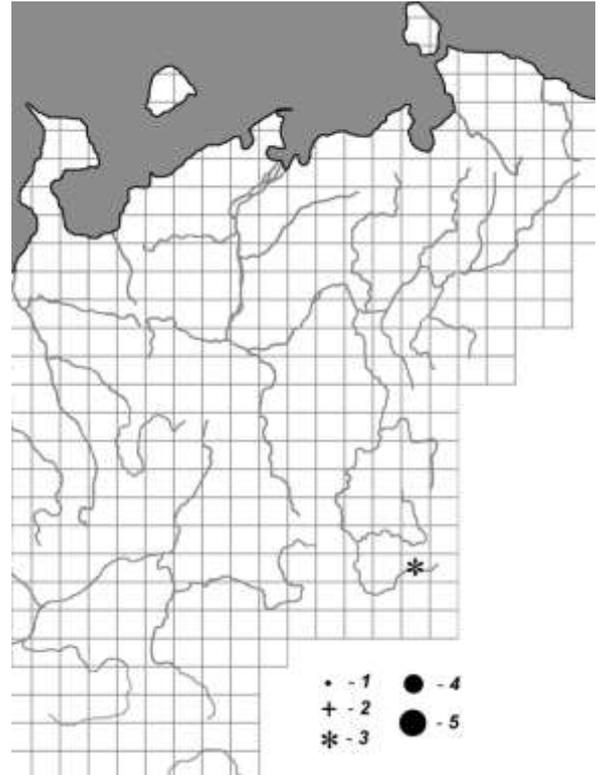
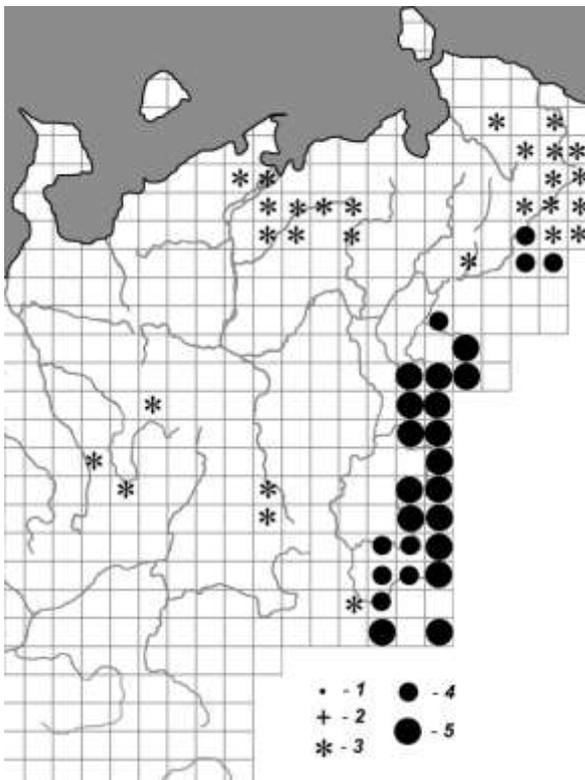
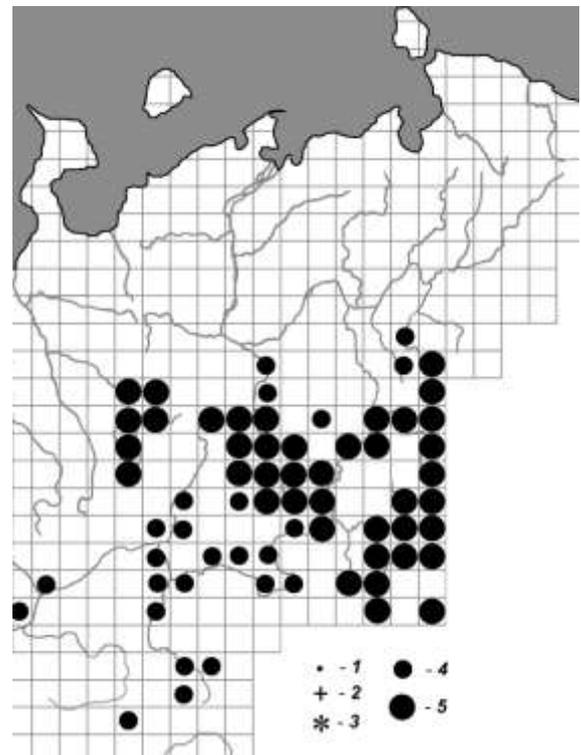
*Neptis sappho* (Pallas, 1771)*Argynnis paphia* (Linnaeus, 1758)*Fabriciana adippe* (Rottemburg, 1775)*Fabriciana niobe* (Linnaeus, 1758)

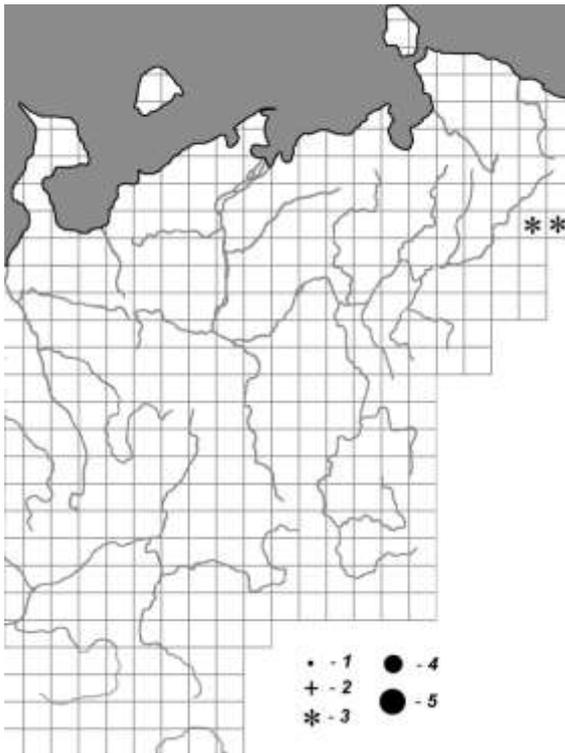
*Speyeria aglaja* (Linnaeus, 1758)*Issoria lathonia* (Linnaeus, 1758)*Issoria eugenia* (Eversmann, 1847)*Brenthis ino* (Rottemburg, 1775)

*Boloria aquilonaris* (Stichel, 1908)*Boloria alaskensis* (Holland, 1900)*Boloria napaea* (Hoffmannsegg, 1804)*Clossiana eunomia* (Esper, 1799)

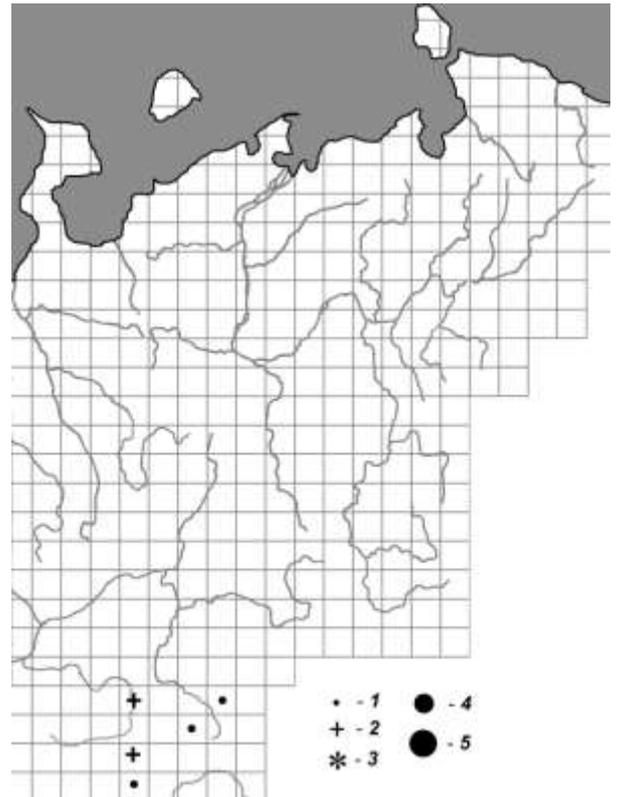
*Clossiana angarensis* (Ershoff, 1870)*Clossiana chariclea* (Shneider, 1792)*Clossiana dia* (Linnaeus, 1767)*Clossiana euphrosyne* (Linnaeus, 1758)

*Clossiana freija* (Thunberg, 1791)*Clossiana frigga* (Thunberg, 1791)*Clossiana improba* (Butler, 1877)*Clossiana polaris* (Boisduval, 1832)

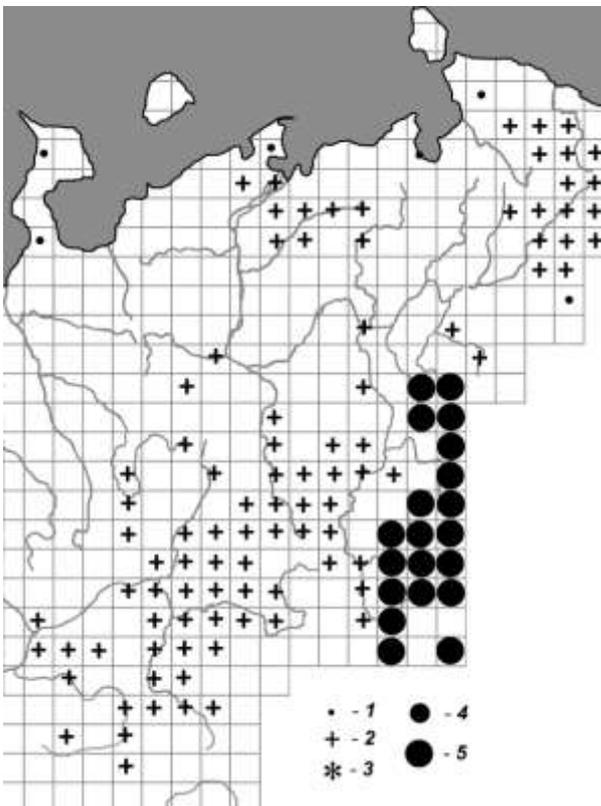
*Clossiana selene* ([Denis et Schiffermüller], 1775)*Clossiana selenis* (Eversmann, 1837)*Clossiana thore* (Hübner, [1803])*Clossiana titania* (Esper, [1793])



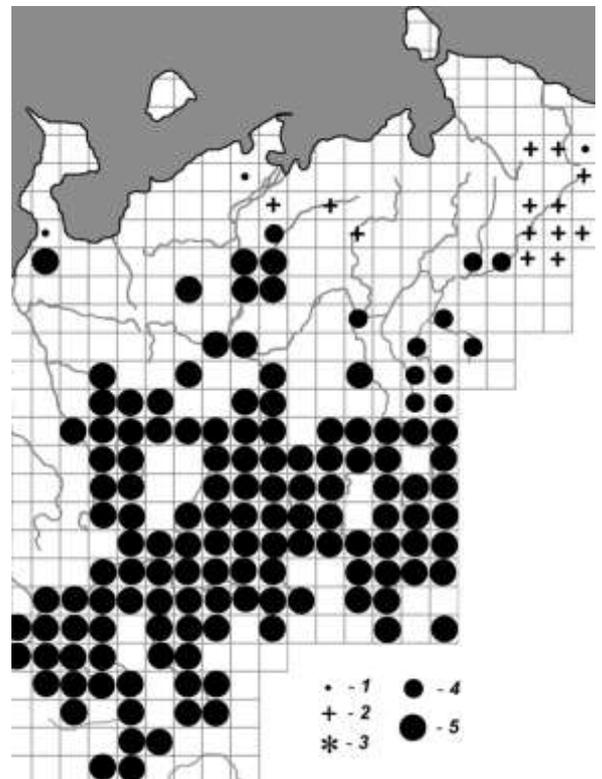
Clossiana tritonia (Böber, 1812)



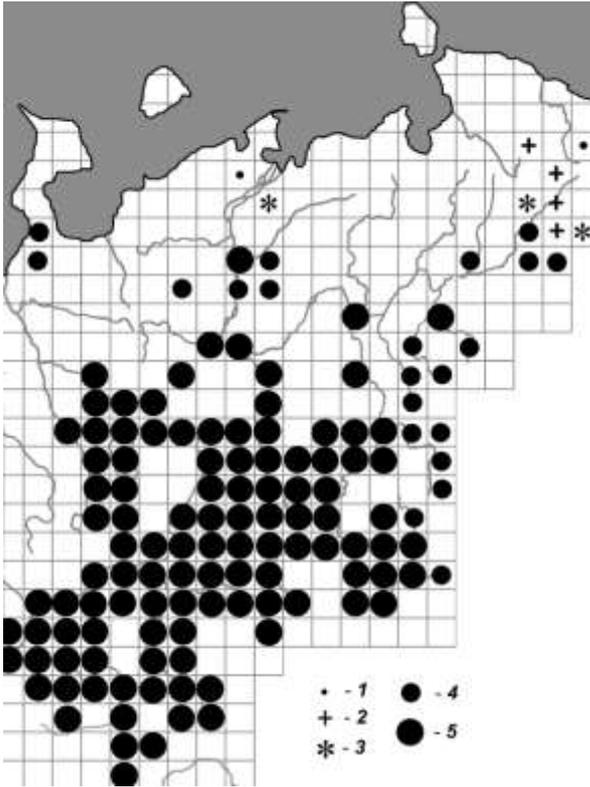
Nymphalis polychloros (Linnaeus, 1758)



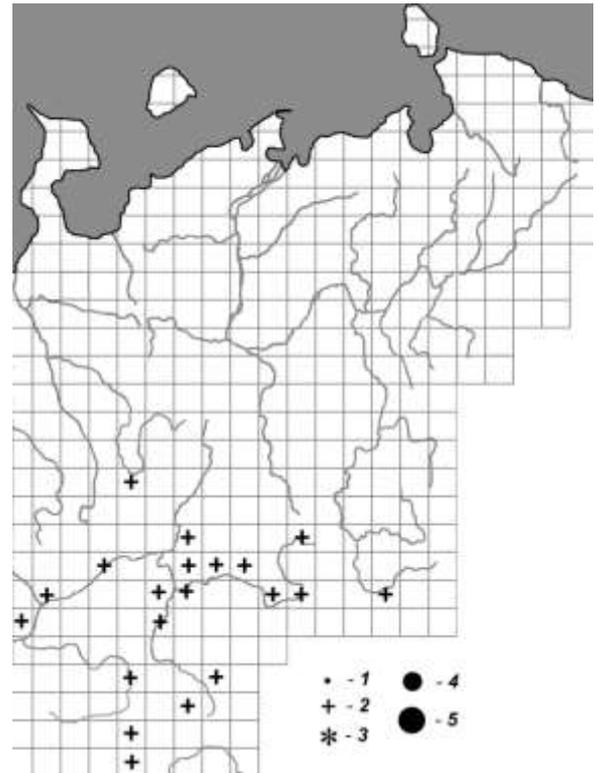
Nymphalis xanthomelas (Esper, [1781])



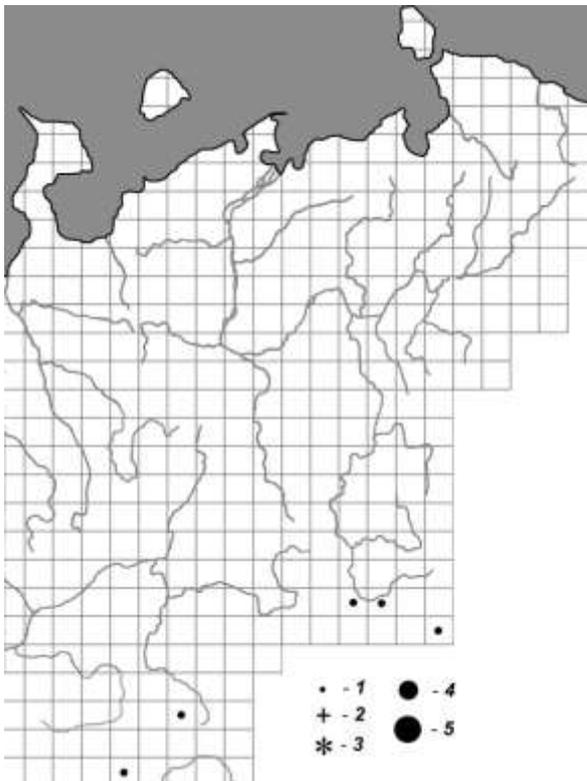
Nymphalis antiopa (Linnaeus, 1758)



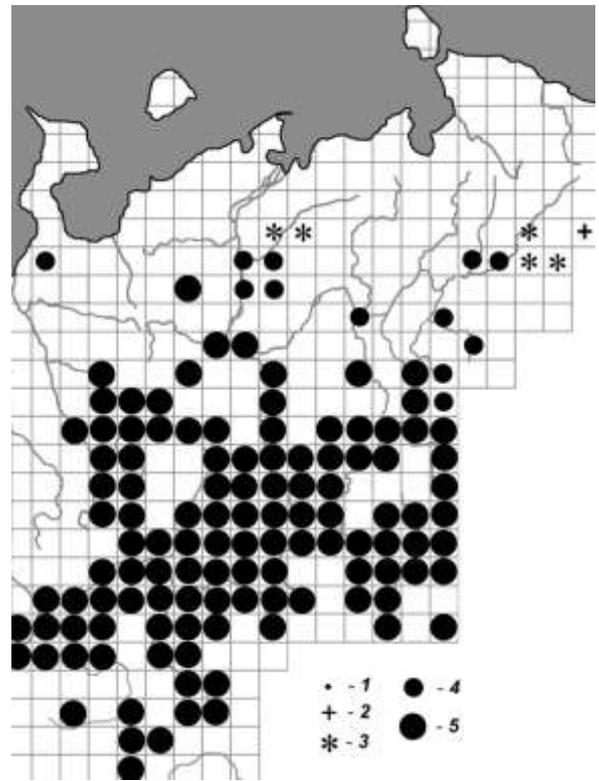
Nymphalis urticae (Linnaeus, 1758)



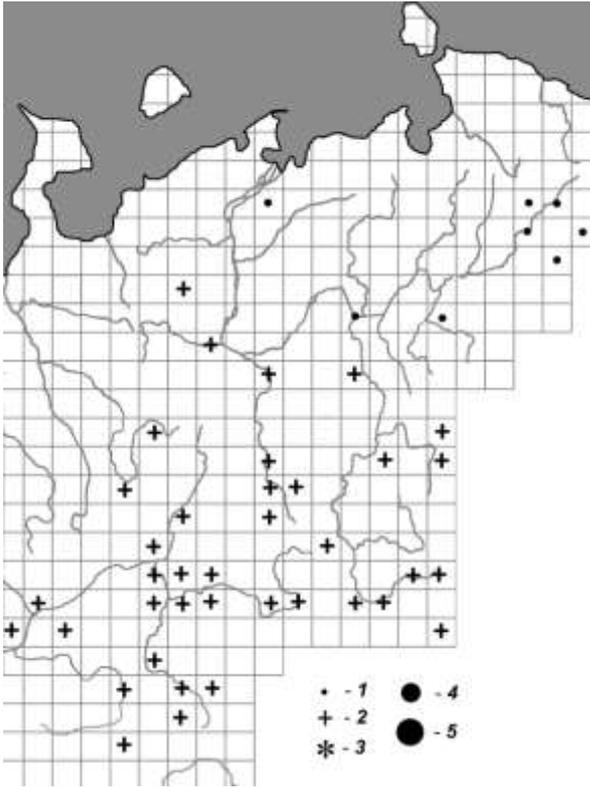
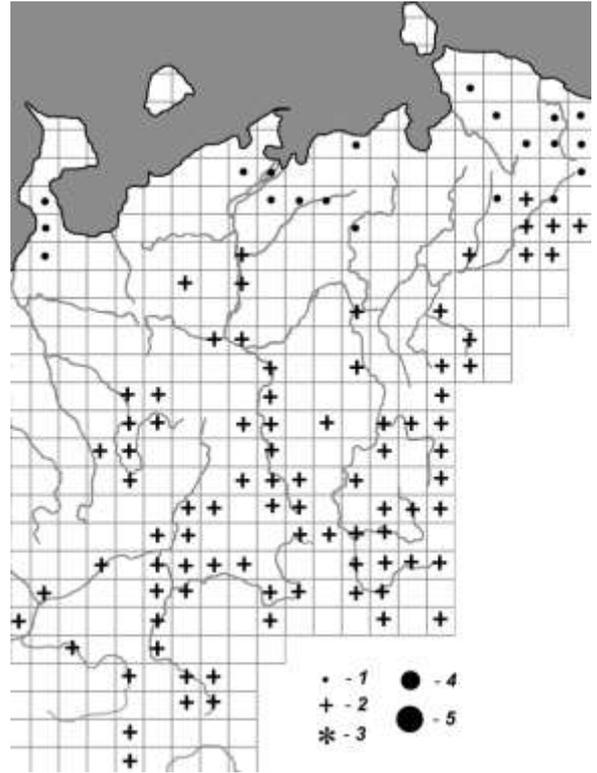
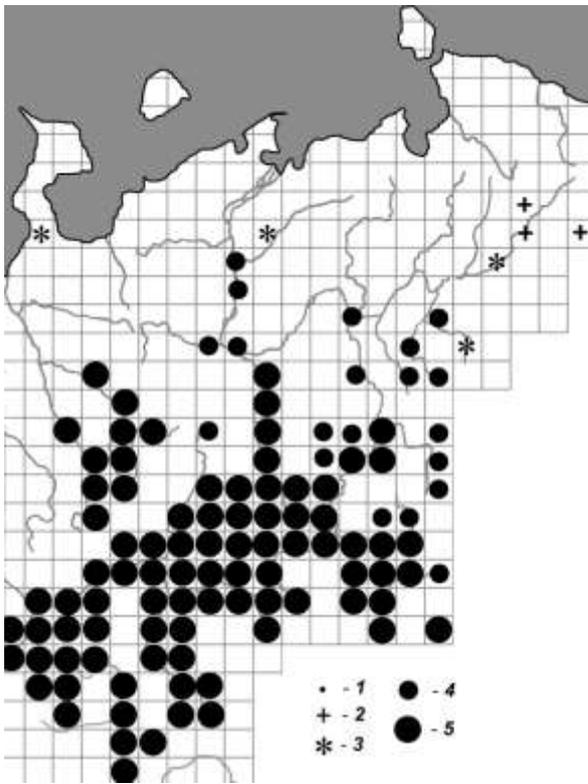
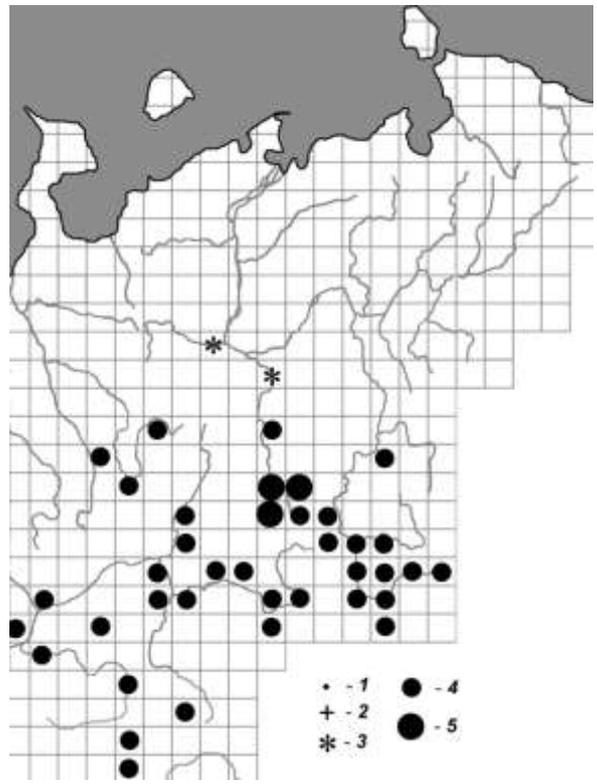
Nymphalis io (Linnaeus, 1758)

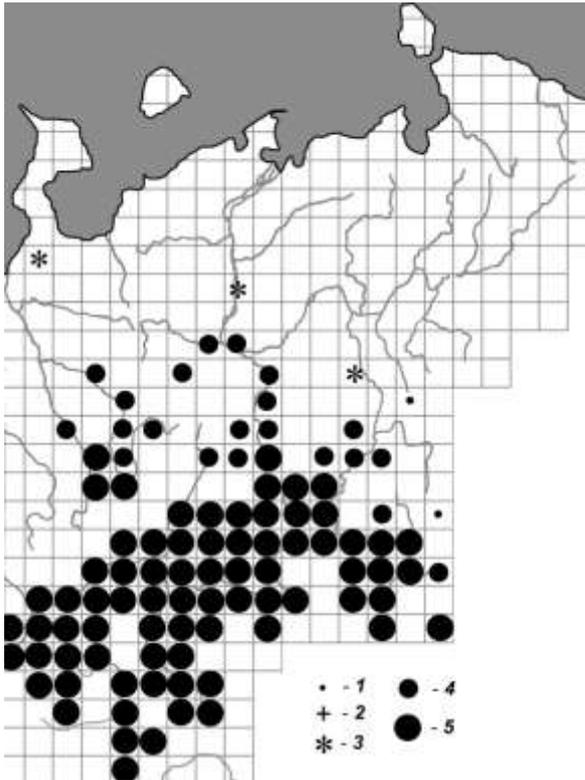
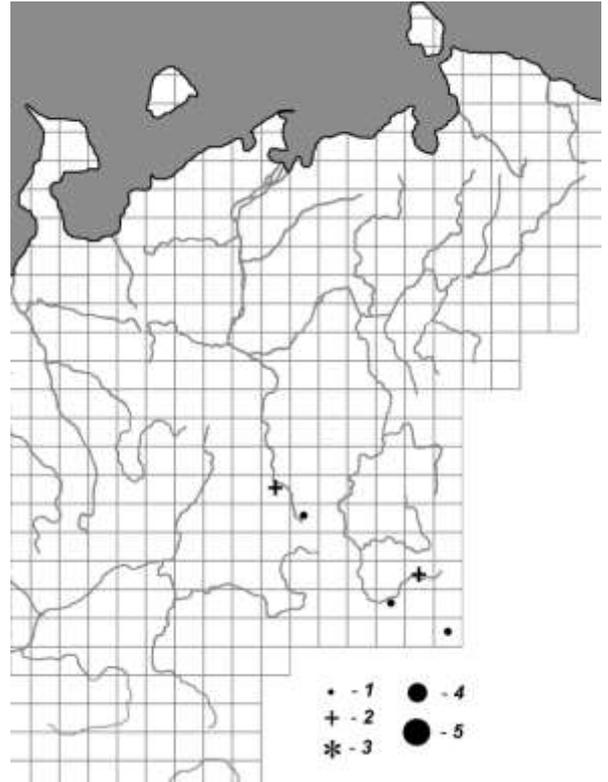
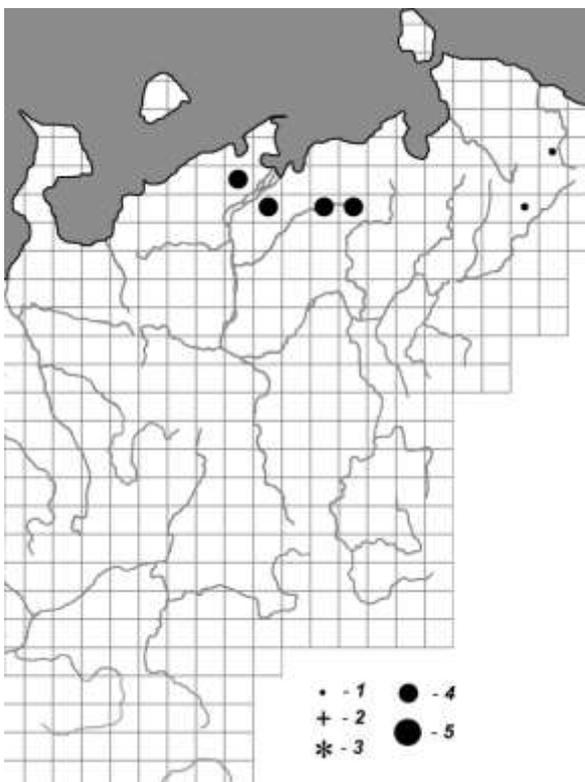
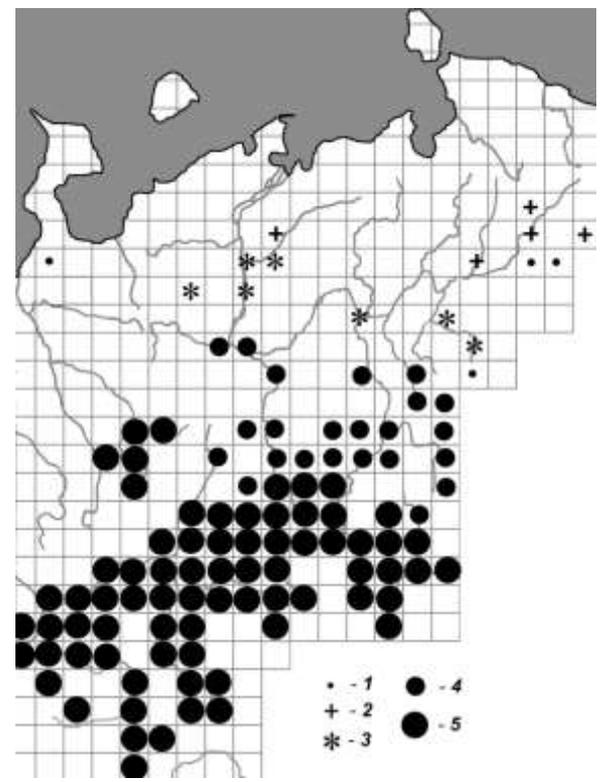


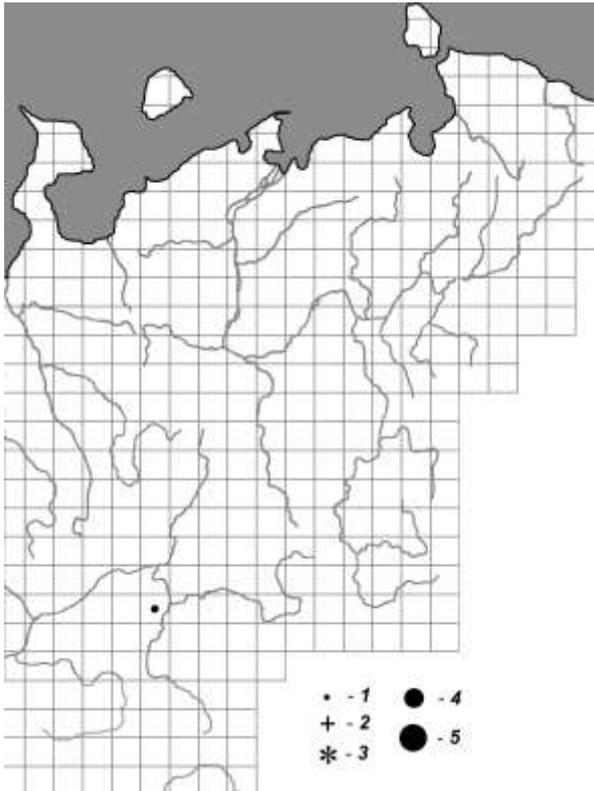
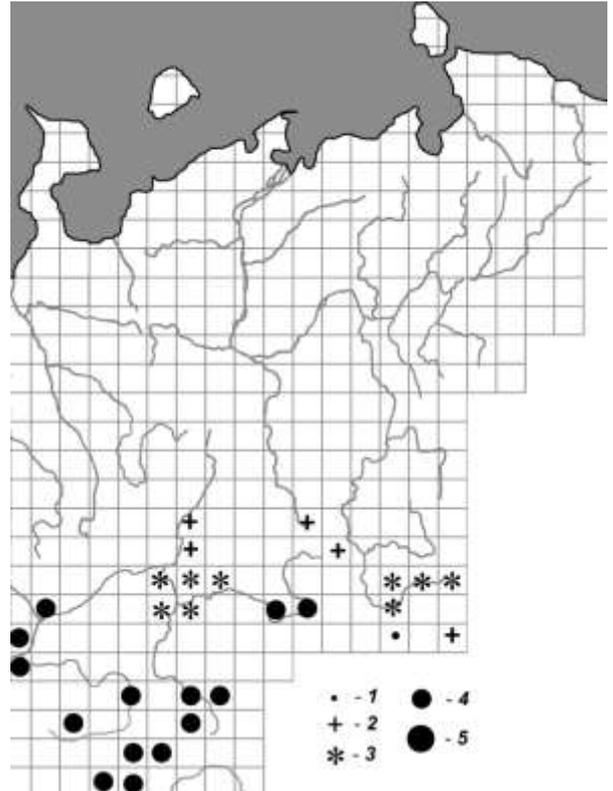
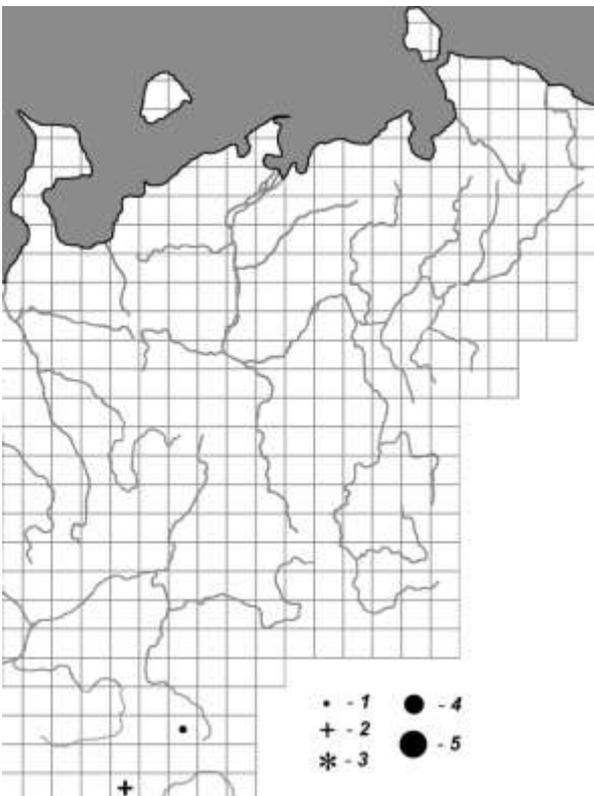
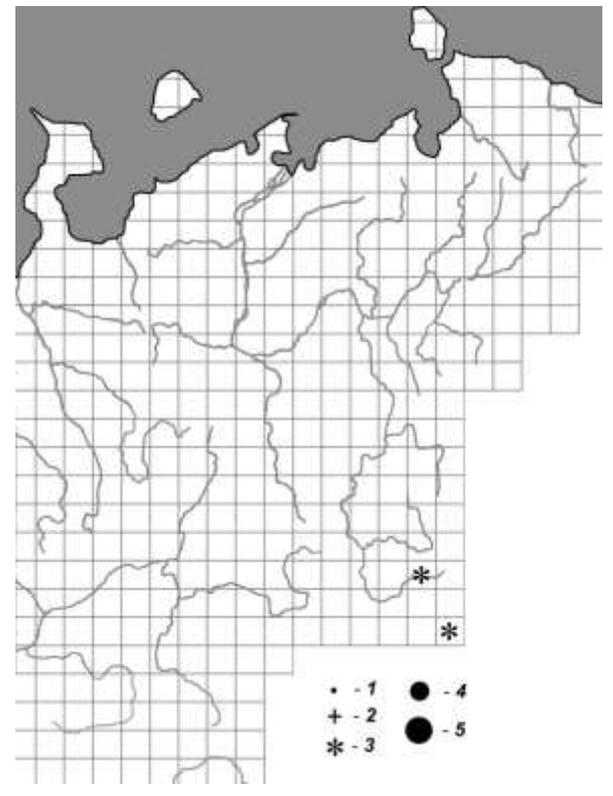
Nymphalis vaualbum ([Denis et Schiffermüller], 1775)

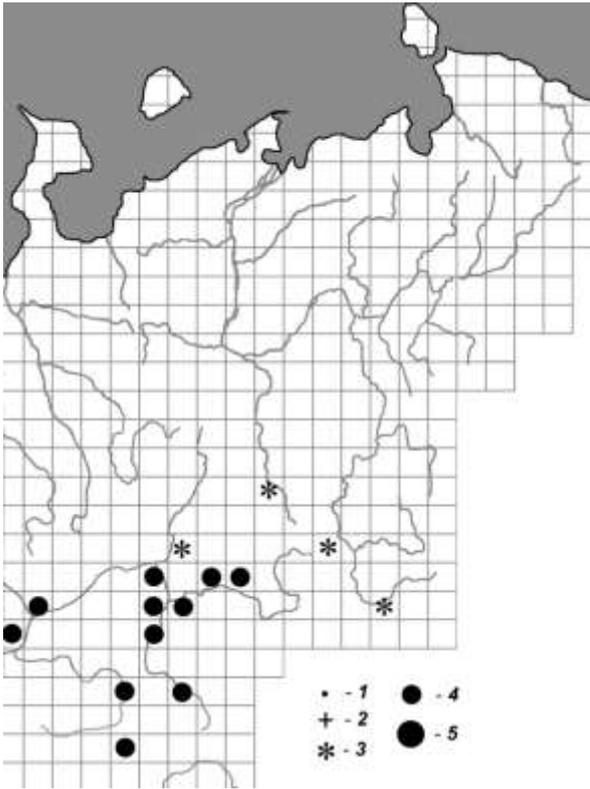
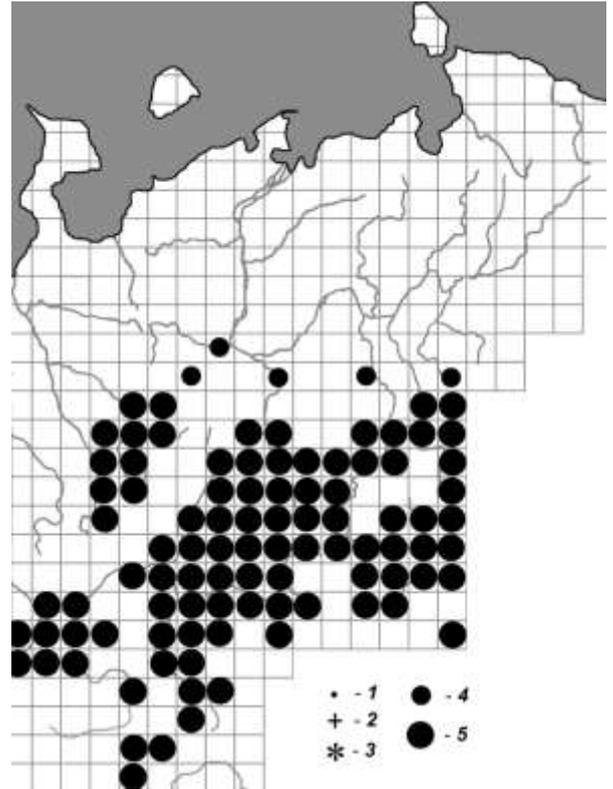
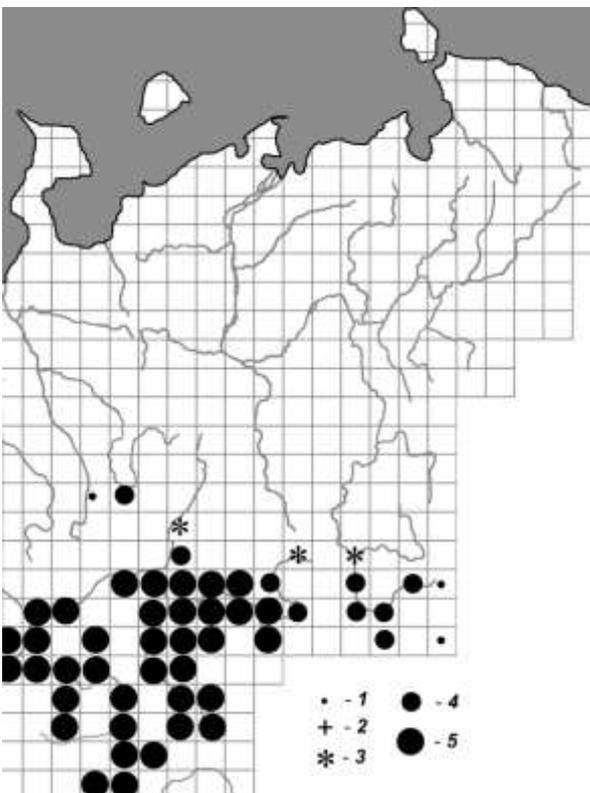
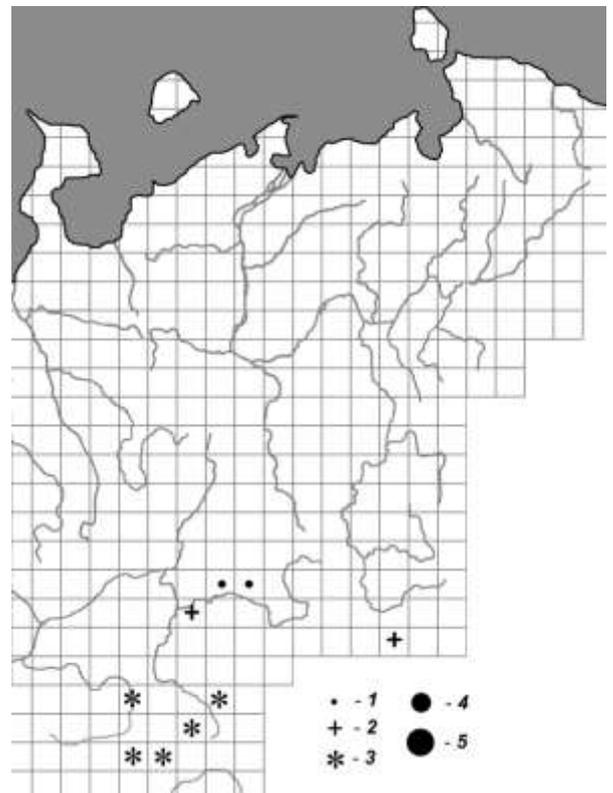


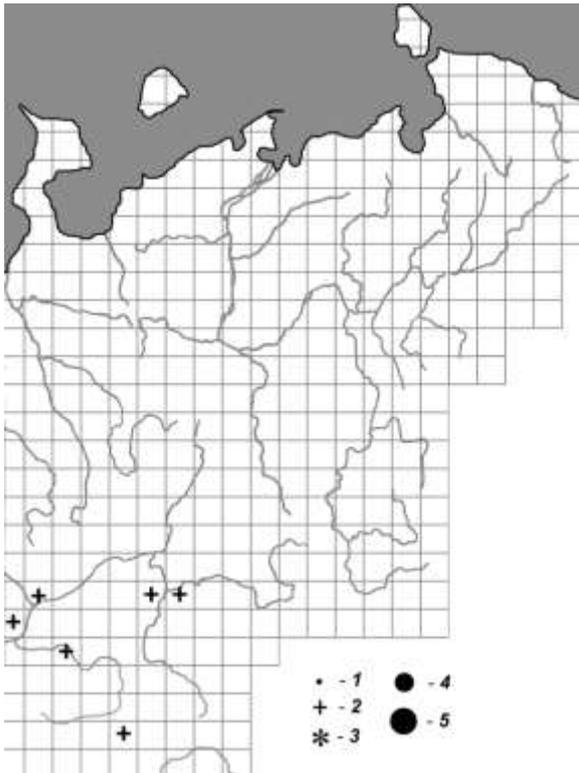
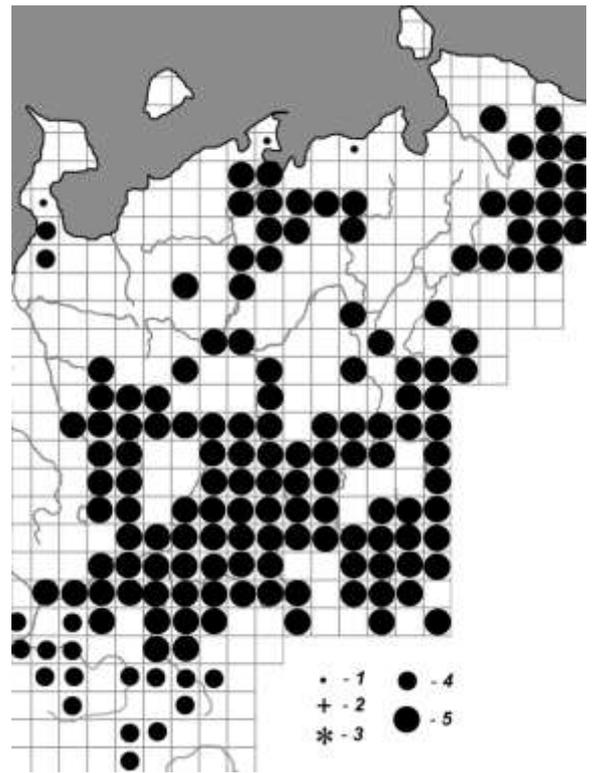
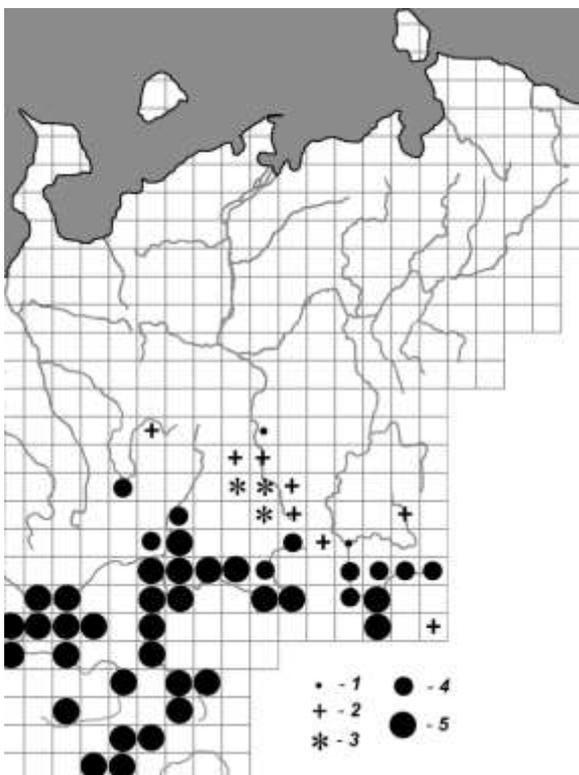
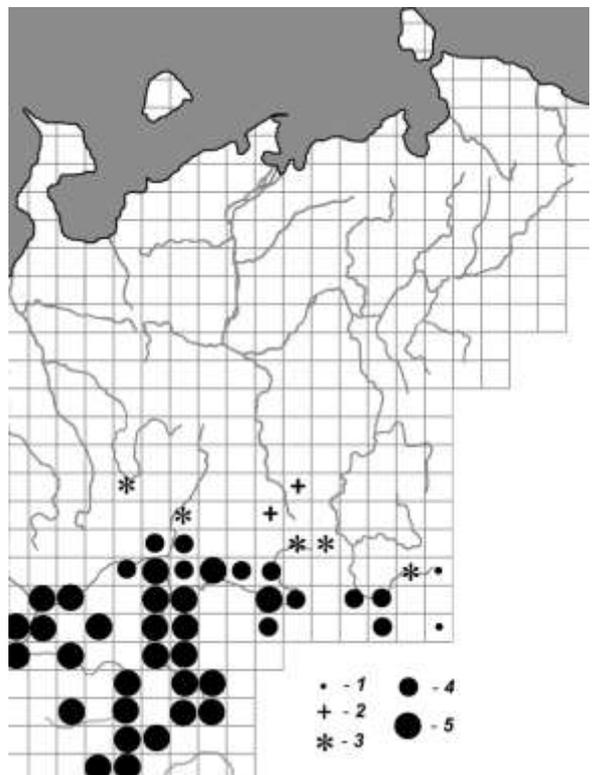
Polygonia c-album (Linnaeus, 1758)

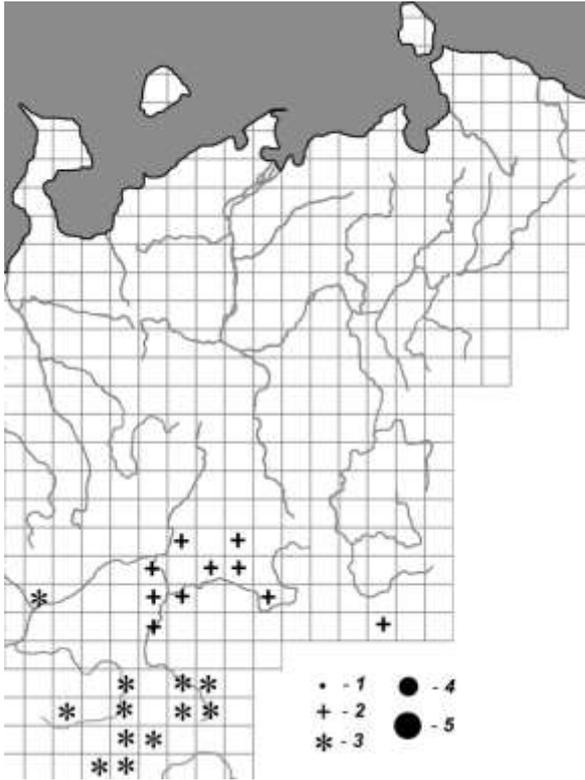
*Vanessa atalanta* (Linnaeus, 1758)*Vanessa cardui* (Linnaeus, 1758)*Araschnia levana* (Linnaeus, 1758)*Melitaea diamina* (Lang, 1789)

*Melitaea athalia* (Rottemburg, 1775)*Euphydryas ichnea* (Boisduval, [1833])*Euphydryas iduna* (Dalman, 1816)*Euphydryas maturna* (Linnaeus, 1758)

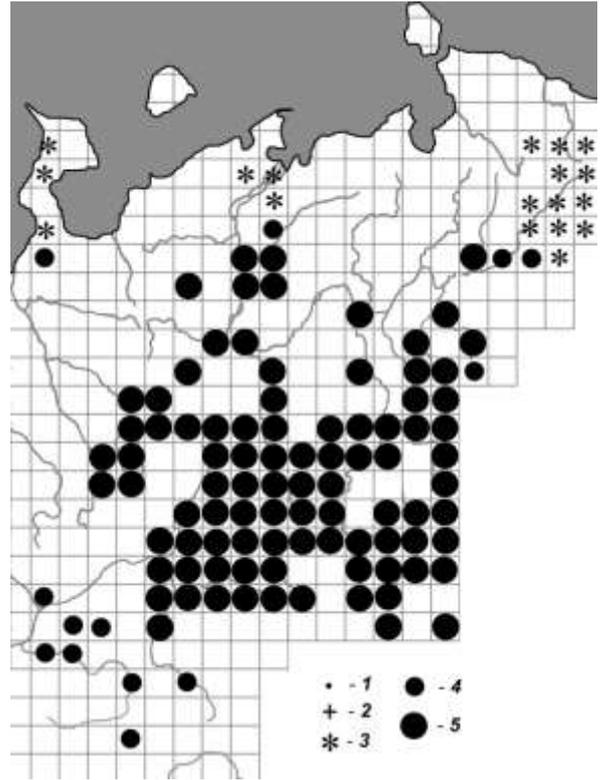
*Melanagria russiae* (Esper, [1783])*Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758)*Lopinga achine* (Scopoli, 1763)*Lopinga deidamia* (Eversmann, 1851)

*Lasiommata maera* (Linnaeus, 1758)*Lasiommata petropolitana* (Fabricius, 1787)*Coenonympha glycerion* (Borkhausen, 1788)*Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761)

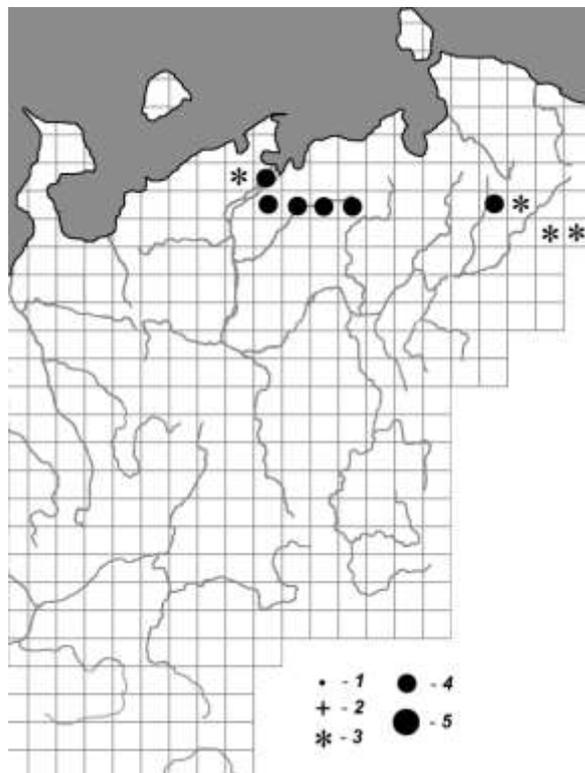
*Coenonympha papmphilus* (Linnaeus, 1758)*Coenonympha tullia* (Müller, 1764)*Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758)*Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758)



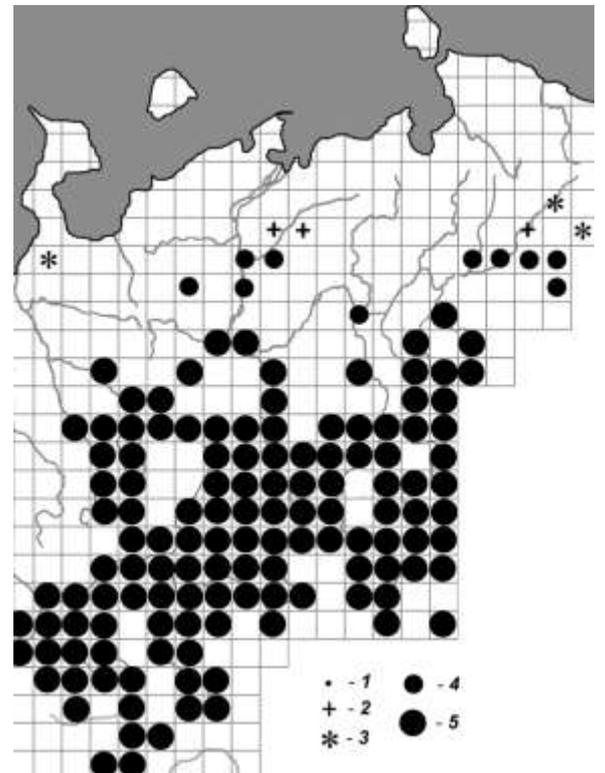
Hyponephele lycaon (Rottemburg, 1758)



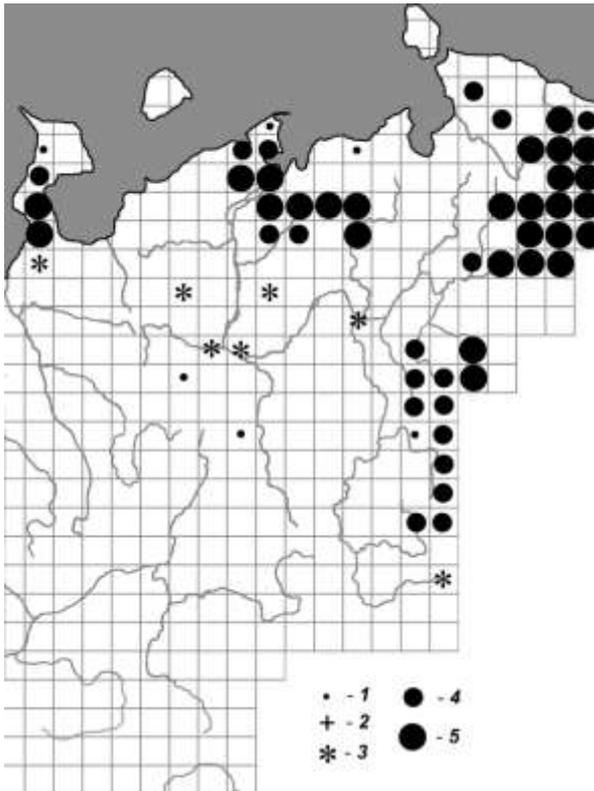
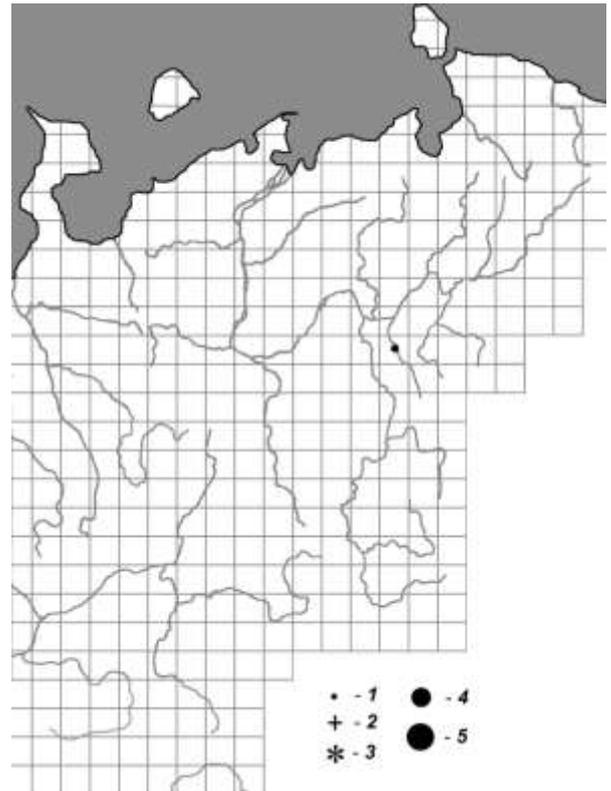
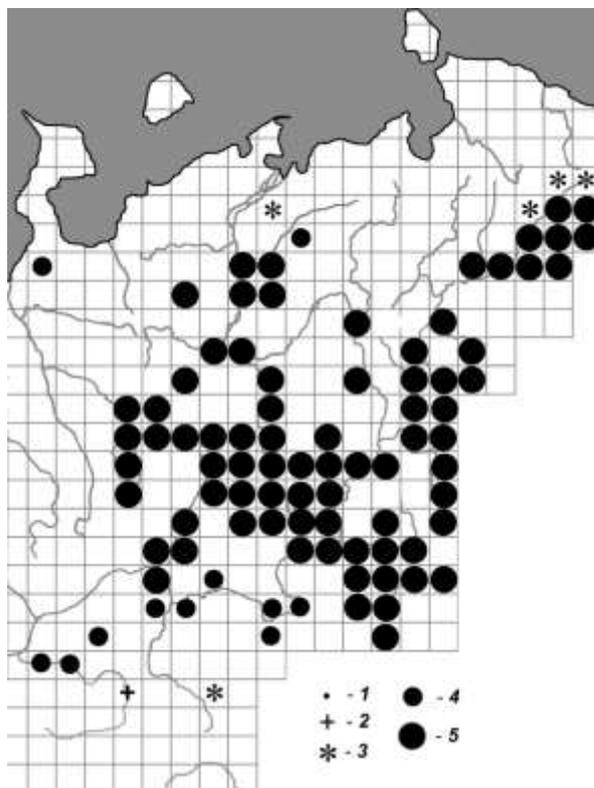
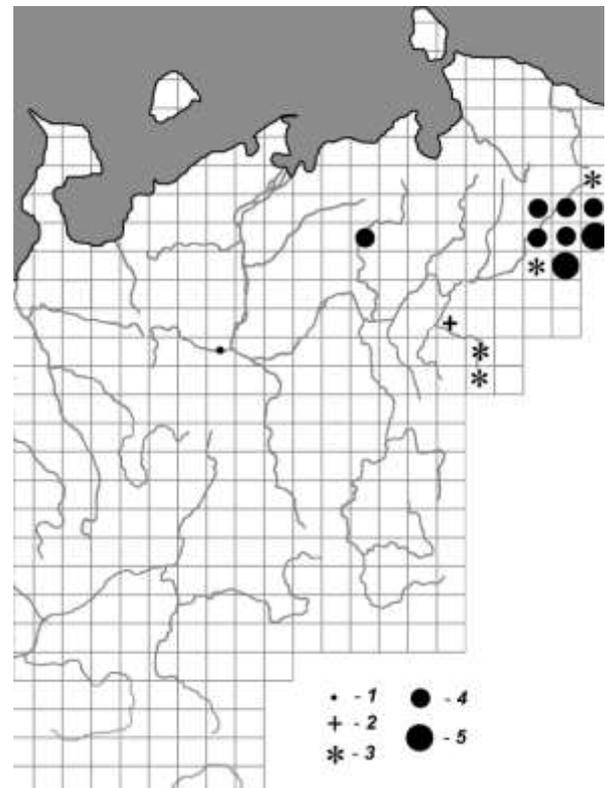
Erebia euryale (Esper, [1805])

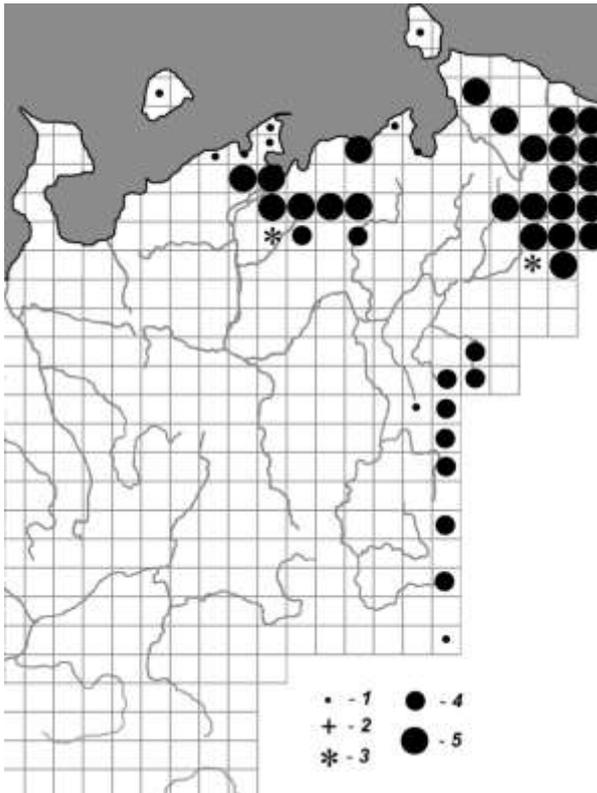
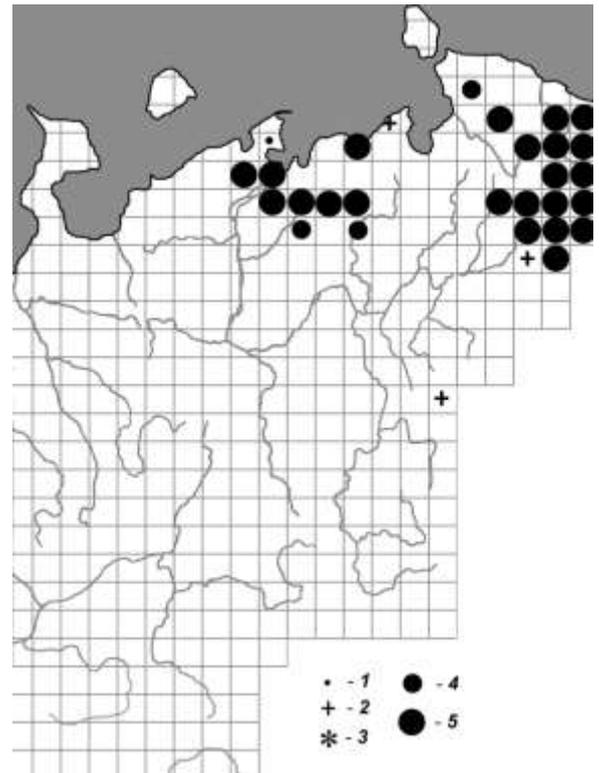
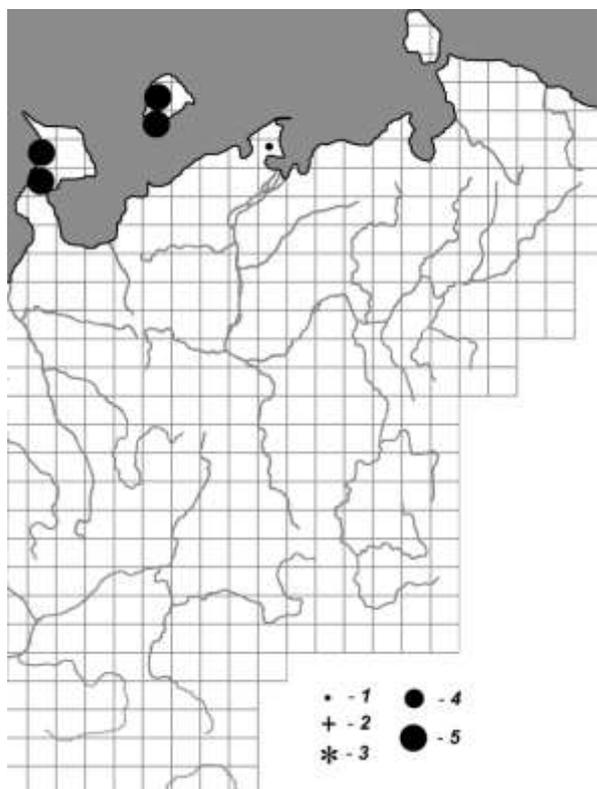
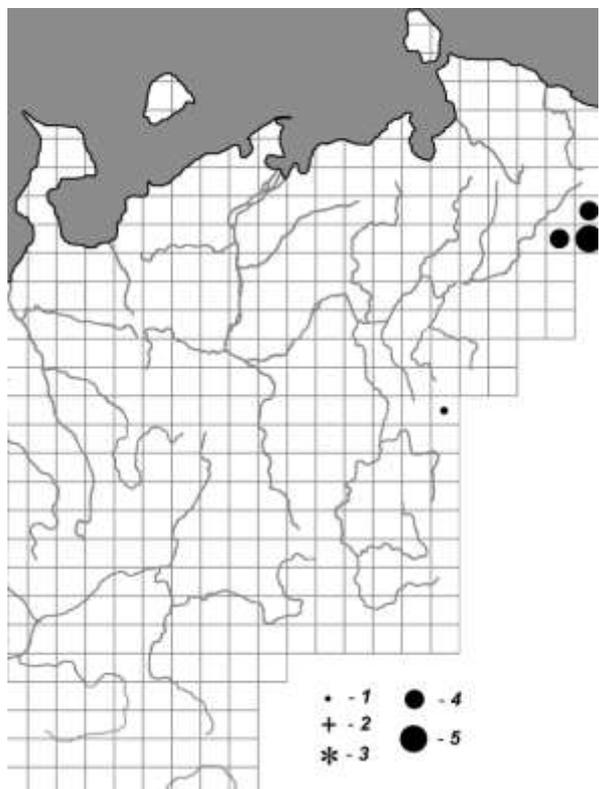


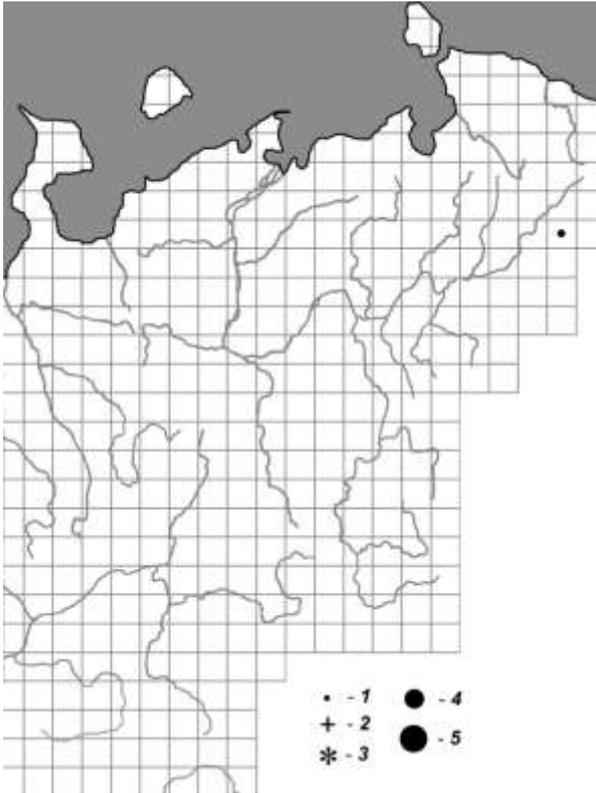
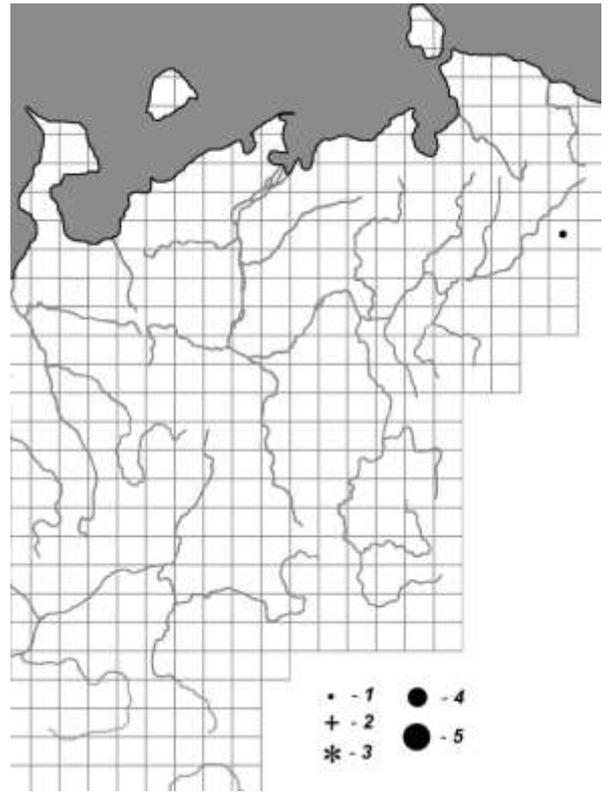
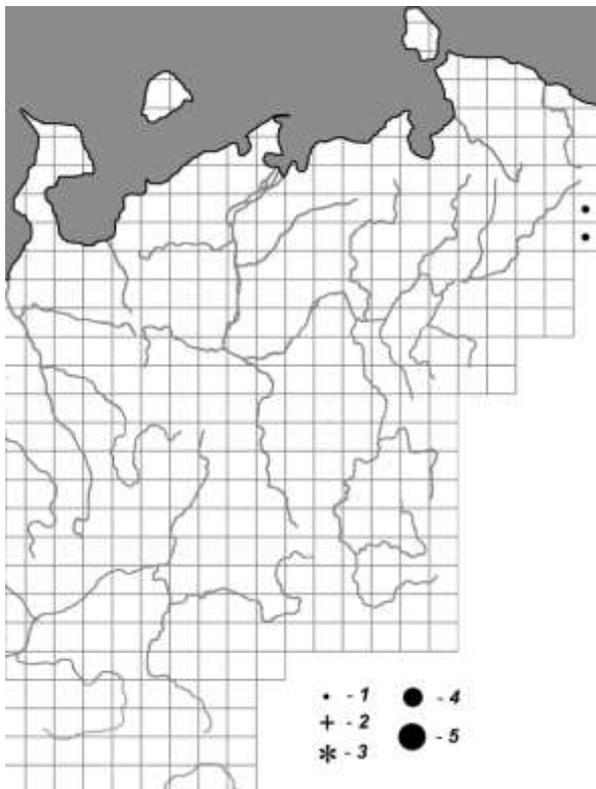
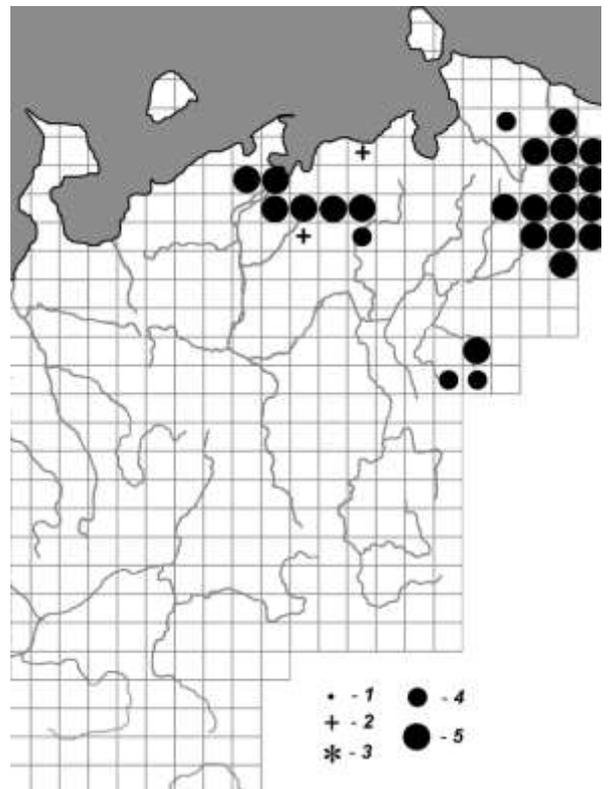
Erebia jenseiensis Trybom, 1877

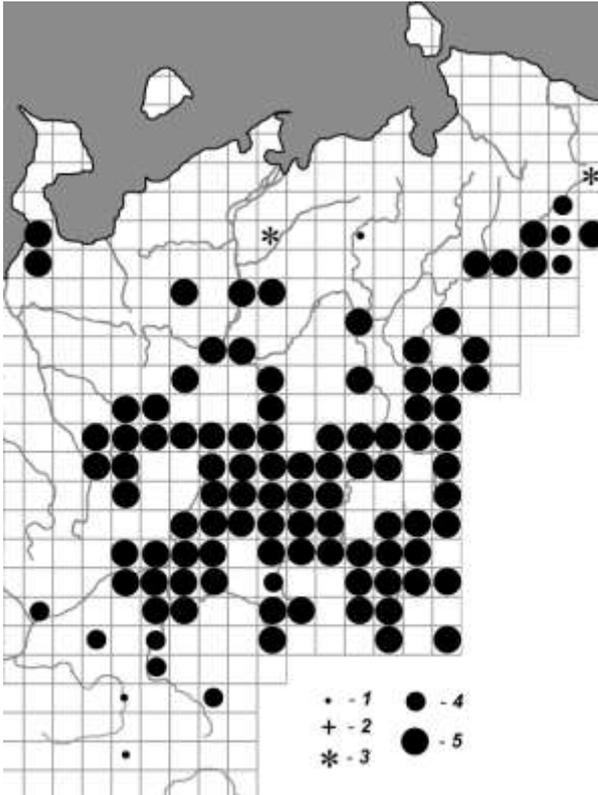


Erebia ligea (Linnaeus, 1758)

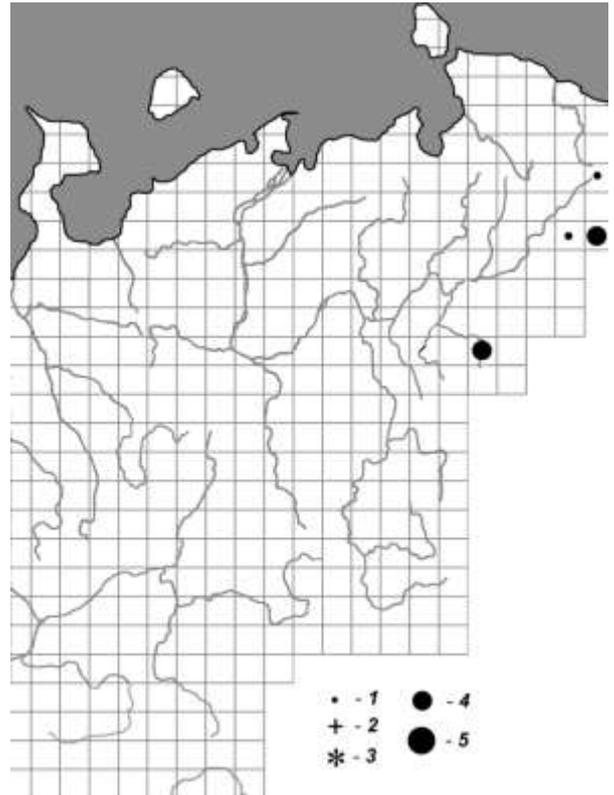
*Erebia disa* (Thunberg, 1791)*Erebia edda* Mènètriés, 1851*Erebia embla* (Thunberg, 1791)*Erebia discoidalis* (Kirby, 1837)

*Erebia rossii* (Curtis, 1834)*Erebia fasciata* (Butler, 1868)*Erebia pandrose* (Borkhausen, 1788)*Erebia dabanensis* Ershoff, [1871]

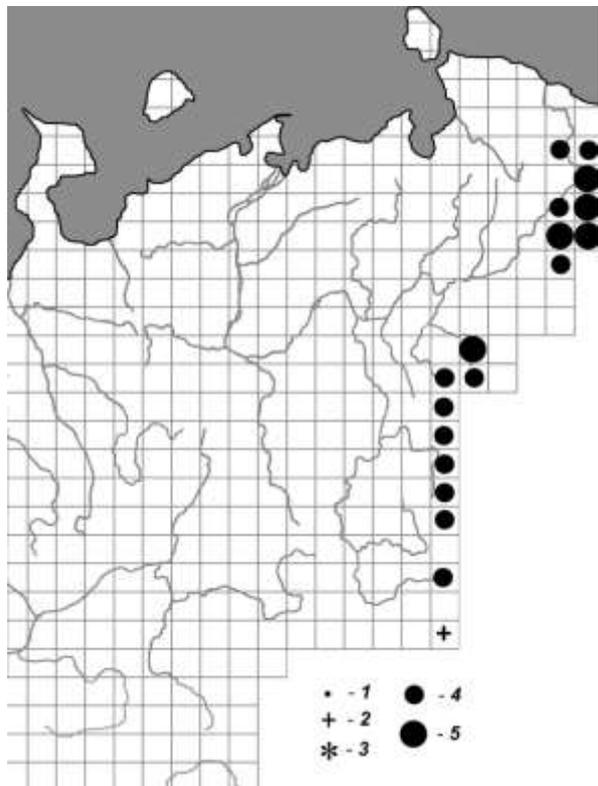
*Erebia callias* (Edwards, 1871)*Erebia kefersteini* (Eversmann, 1851)*Oeneis ammon* (Elwes, 1899)*Oeneis bore* (Schneider, 1792)



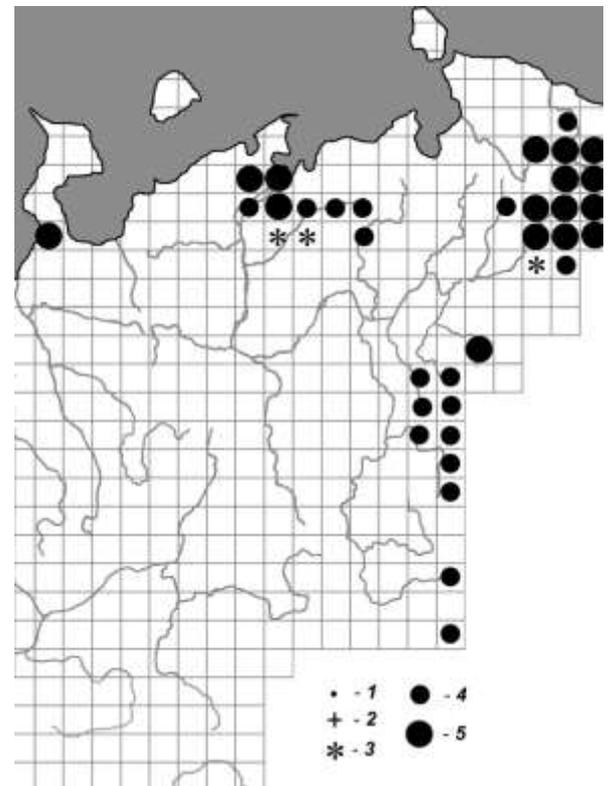
Oeneis jutta (Hübner, [1806])



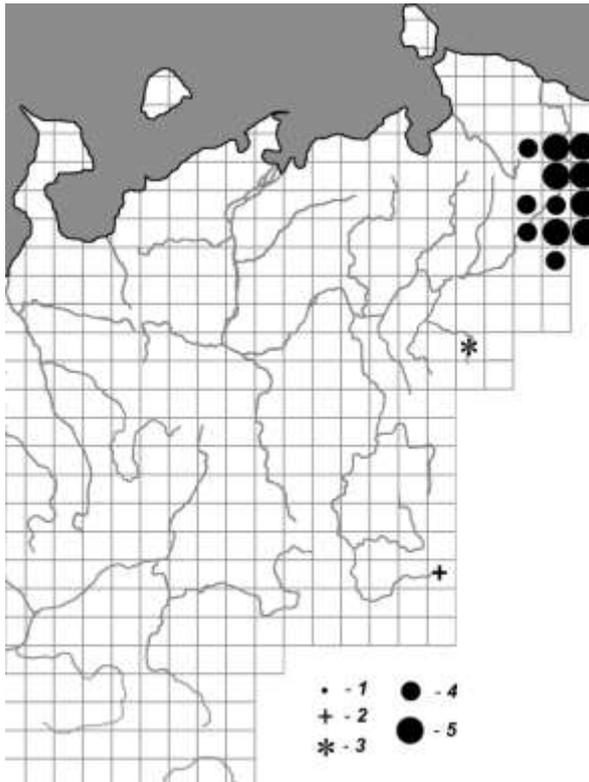
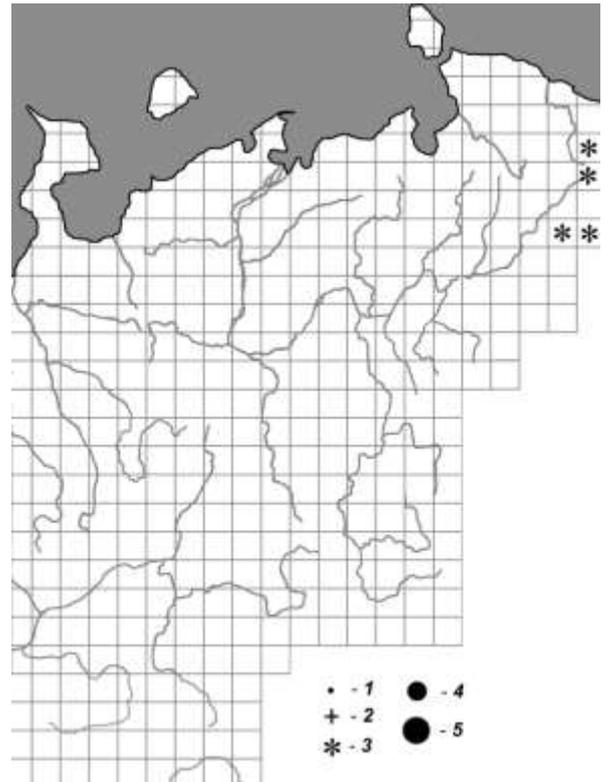
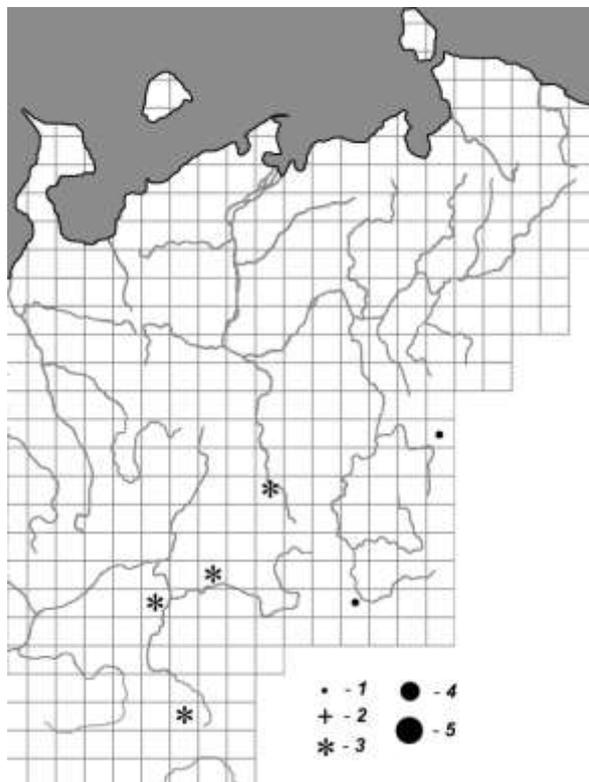
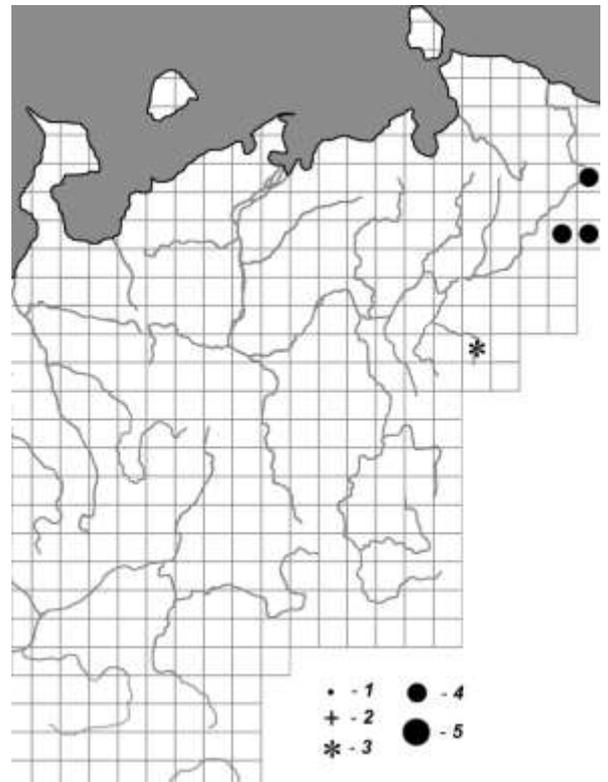
Oeneis magna Graeser, 1888

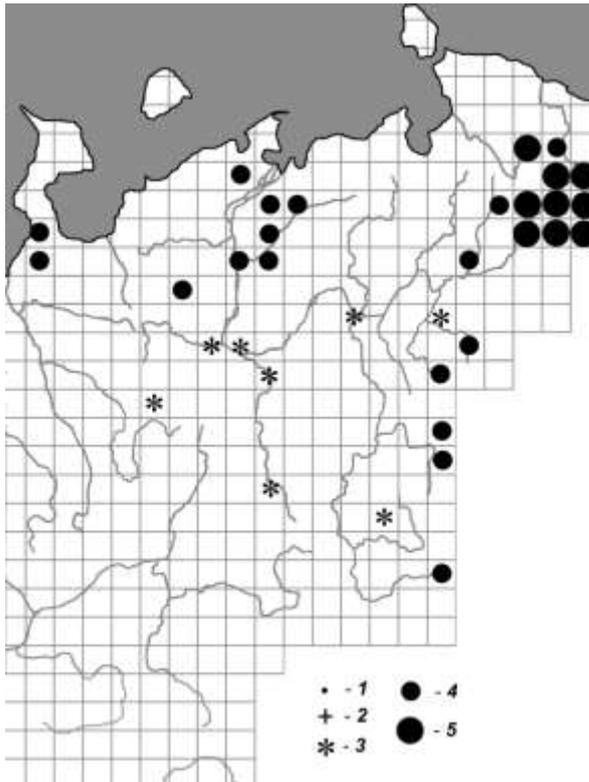
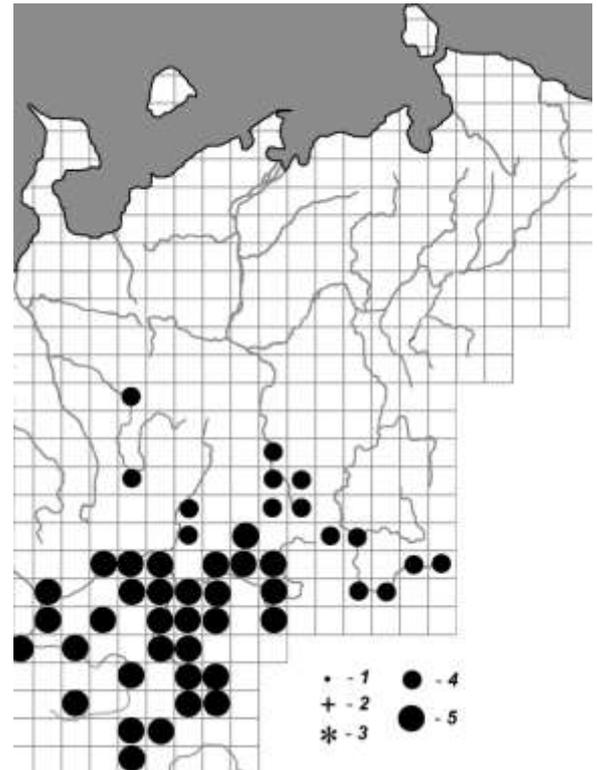
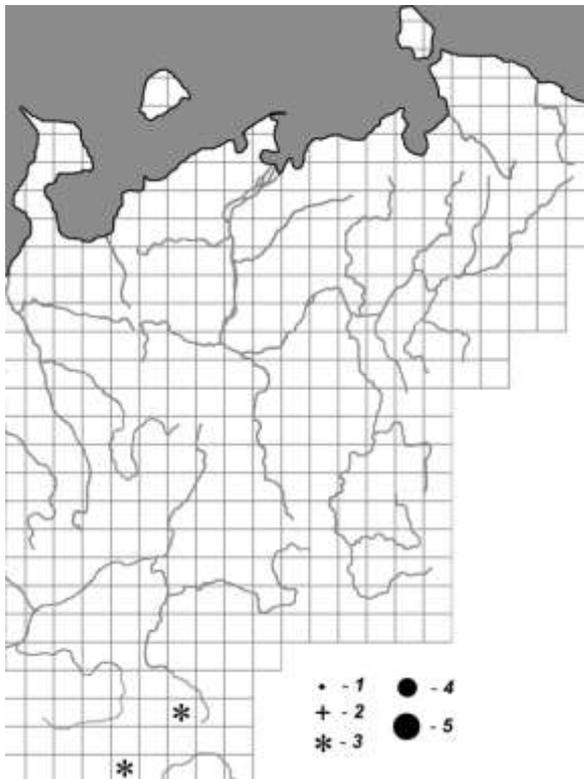
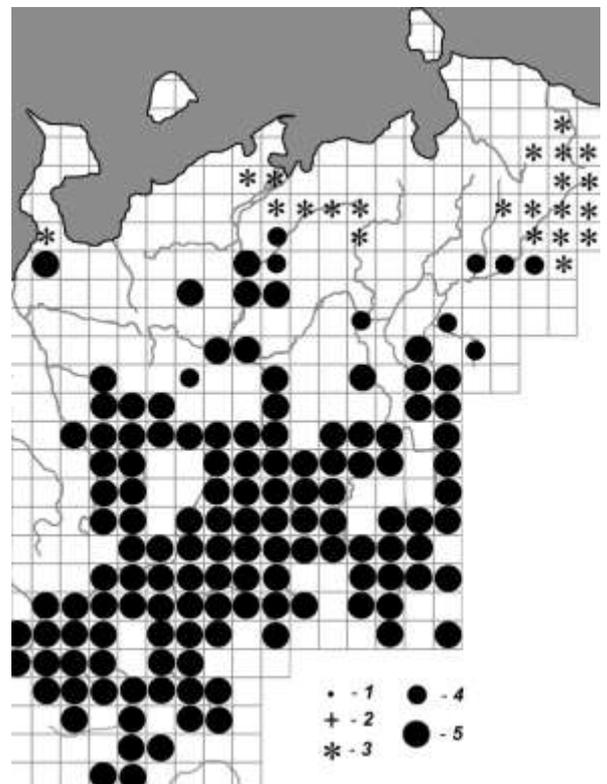


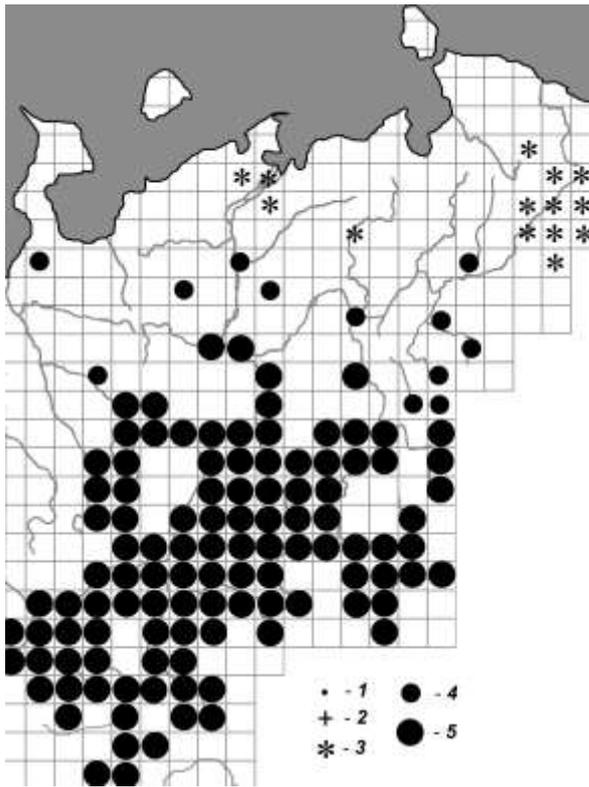
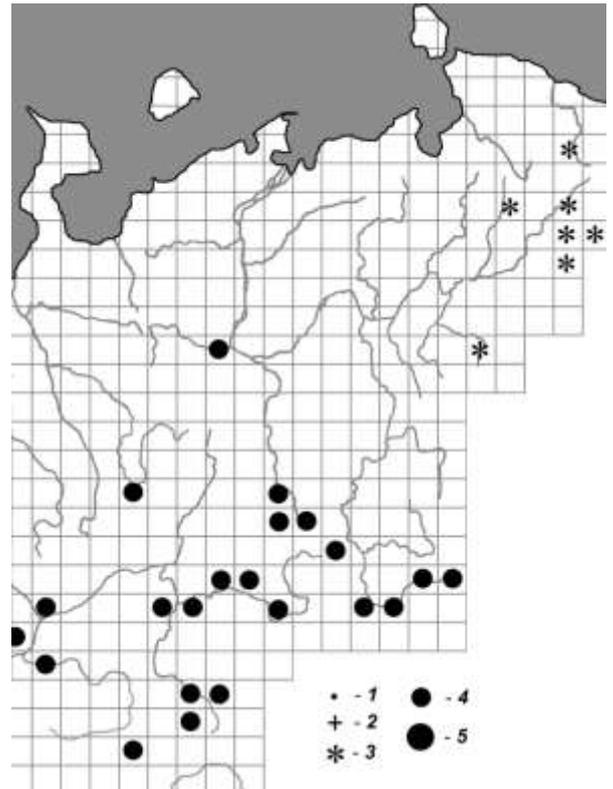
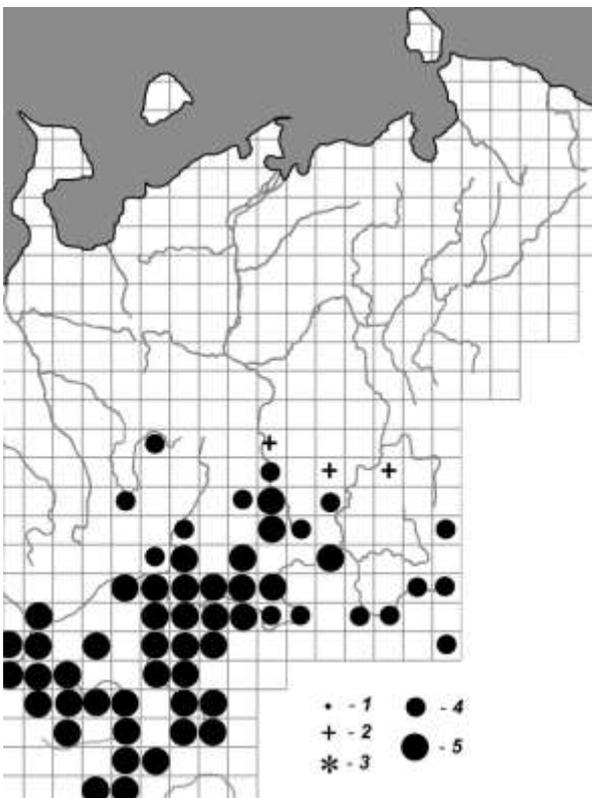
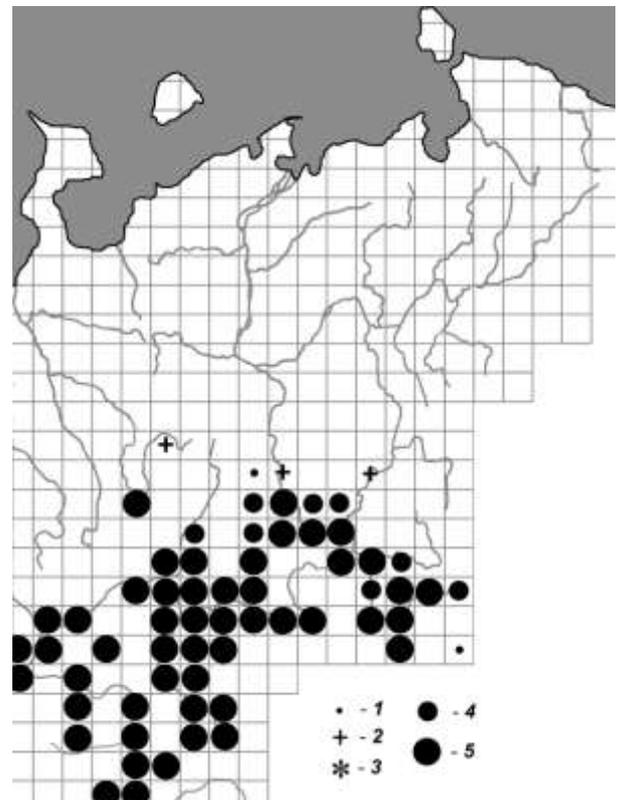
Oeneis melissa (Fabricius, 1775)

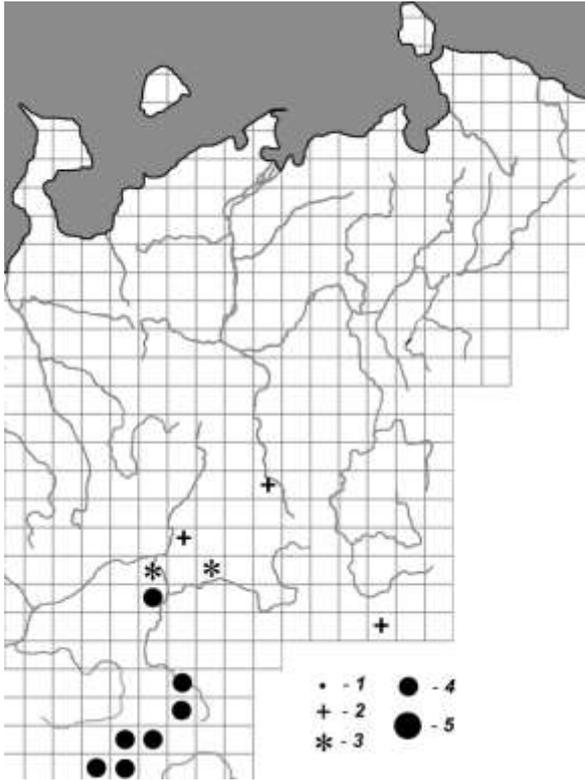


Oeneis norna (Thunberg, 1791)

*Oeneis (norna) patrushevae* Korshunov, 1985*Oeneis polixenes* (Fabricius, 1775)*Pyrgus alveus* (Hübner, [1803])*Pyrgus andromedae* (Wallengren, 1853)

*Pyrgus centaureae* (Rambur, 1839)*Pyrgus malvae* (Linnaeus, 1758)*Pyrgus serratulae* (Rambur, [1839])*Carterocephalus palaemon* (Pallas, 1771)

*Carterocephalus silvicolus* (Meigen, 1829)*Hesperia comma* (Linnaeus, 1758)*Hesperia sylvanus* (Esper, 1777)*Thymelicus lineola* (Ochsenheimer, 1808)



Thymelicus sylvestris (Poda, 1761)

Изменение региональной активности видов булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте европейского Северо-Востока России

Приложение 6.1

Изменение региональной активности видов булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте северо-востока Русской равнины

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
Papilionidae							
<i>Papilio machaon</i> L.							
<i>Iphiclides podalirius</i> (L.)							
<i>Driopa mnemosyne</i> (L.)							
Pieridae							
<i>Leptidea morsei</i> (Fent.)							
<i>L. juvernica</i> Will.							
<i>L. sinapis</i> (L.)							
<i>Pieris brassicae</i> (L.)							

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>P. napi</i> (L.)							
<i>P. rapae</i> (L.)							
<i>Pontia daplidice</i> (Hbn.)							
<i>P. callidice</i> (Hbn.)							
<i>Aporia crataegi</i> (L.)							
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)							
<i>Colias crocea</i> (Gfr.)							
<i>C. hecla</i> Lfv.							
<i>C. hyale</i> (L.)							
<i>C. myrmidone</i> (Esp.)							

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>C. palaeno</i> (L.)							
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)							
Lycaenidae							
<i>Thecla betulae</i> (L.)							
<i>Fixsenia pruni</i> (L.)							
<i>Callophrys rubi</i> (L.)							
<i>Lycaena phlaeas</i> (L.)							
<i>L. helle</i> ([Den. et Shiff.])							
<i>L. virgaureae</i> (L.)							
<i>L. hippothoe</i> (L.)							

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>L. dispar</i> (Haw.)							
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)							
<i>Cupido minimus</i> (Fsl.)							
<i>C. alcetas</i> (Hoff.)							
<i>C. argiades</i> (Pall.)							
<i>Plebeius argus</i> (L.)							
<i>P. idas</i> (L.)							
<i>P. optilete</i> (Knoch)							
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)							
<i>A. nicias</i> (Meig.)							

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>A. eumedon</i> (Esp.)							
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)							
<i>P. eros</i> (Osch.)							
<i>P. amandus</i> (Schn.)							
<i>P. semiargus</i> (Rott.)							
Nymphalidae							
<i>Apatura ilia</i> (Den. et Schiff.)							
<i>A. iris</i> (L.)							
<i>Limenitis camilla</i> (L.)							
<i>L. populi</i> (L.)							

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>Neptis rivularis</i> (Scop.)						■	■
<i>N. sappho</i> (Pall.)						■	
<i>Argynnis paphia</i> (L.)				■	■	■	■
<i>Fabriciana adippe</i> ([Den. et Schiff.])				■	■	■	■
<i>F. niobe</i> (L.)						■	■
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)			■	■	■	■	■
<i>Issoria lathonia</i> (L.)					■	■	■
<i>I. evegenia</i> (Ev.)							
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)		■	■	■	■	■	■
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)		■	■	■	■	■	■

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>B. alaskensis</i> (Holl.)	■	■					
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	■	■	■	■	■	■	■
<i>C. angarensis</i> (Ersh.)		■	■	■	■	■	
<i>C. chariclea</i> (Schn.)	■	■					
<i>C. dia</i> (L.)						■	■
<i>C. euphrosyne</i> (L.)			■	■	■	■	■
<i>C. freija</i> (Thnb.)	■	■	■	■	■	■	
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	■	■	■	■	■	■	
<i>C. improba</i> (Butl.)	■	■					
<i>C. polaris</i> (Bsd.)	■	■					

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])		■	■	■	■	■	■
<i>C. thore</i> (Hbn.)		■	■	■	■	■	
<i>C. titania</i> (Esp.)					■	■	■
<i>Nymphalis polychloros</i> (L.)							■
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)		■	■	■	■	■	■
<i>N. antiopa</i> (L.)		■	■	■	■	■	■
<i>N. urticae</i> (L.)					■	■	■
<i>N. io</i> (L.)						■	■
<i>N. vaualbum</i> ([Den. et Schiff.])						■	■
<i>Polygonia c-album</i> (L.)			■	■	■	■	■

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)							
<i>V. cardui</i> (L.)							
<i>Araschnia levana</i> (L.)							
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)							
<i>M. athalia</i> (Rott.)							
<i>Euphydryas ichnea</i> (Bsd.)							
<i>E. iduna</i> (Dalm.)							
<i>E. maturna</i> (L.)							
Satyridae							
<i>Melanargia russiae</i> (Esp.)							

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>Pararge aegeria</i> (L.)						■	■
<i>Lopinga achine</i> (Scop.)							■
<i>Lasiommata maera</i> (L.)						■	■
<i>L. petropolitana</i> (F.)				■	■	■	■
<i>Coenonympha glycerion</i> (Brkh.)						■	■
<i>C. hero</i> (L.)						■	■
<i>C. pamphilus</i> (L.)						■	■
<i>C. tullia</i> (Müll.)	■	■	■	■	■	■	■
<i>Maniola jurtina</i> (L.)						■	■
<i>Aphantopus hyperantus</i> (L.)						■	■

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>Hyponephele lycaon</i> (Rott.)							
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)							
<i>E. jeniseiensis</i> Tryb.							
<i>E. ligea</i> (L.)							
<i>E. disa</i> (Thnb.)							
<i>E. edda</i> Mèn.							
<i>E. embla</i> (Thnb.)							
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)							
<i>E. rossii</i> (Curt.)							
<i>E. fasciata</i> (Butl.)							

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>E. pandrose</i> (Brkh.)							
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)							
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)							
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)							
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.							
Hesperiidae							
<i>Pyrgus alveus</i> (Hbn.)							
<i>P. centaureae</i> (Ramb.)							
<i>P. malvae</i> (L.)							
<i>P. serratulae</i> (Ramb.)							

Название семейства, вида	Подзона, полоса растительности						
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	средняя тайга	южная тайга
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)		■	■	■	■	■	■
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)		■	■	■	■	■	■
<i>Hesperia comma</i> (L.)		■	■	■	■	■	■
<i>H. sylvanus</i> (Esp.)							
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochs.)					■	■	■
<i>Th. sylvestris</i> (Poda)						■	■

Изменение региональной активности видов булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте северных областей Урала

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
Papilionidae							
<i>Papilio machaon</i> L.							
<i>Iphiclides podalirius</i> (L.)							
<i>Parnassius apollo</i> (L.)							
<i>P. phoebus</i> (F.)							
<i>Driopa mnemosyne</i> (L.)							
Pieridae							
<i>Leptidea morsei</i> (Fent.)							
<i>L. juvernica</i> Will.							
<i>L. sinapis</i> (L.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>Pieris brassicae</i> (L.)							
<i>P. napi</i> (L.)							
<i>P. rapae</i> (L.)							
<i>Pontia daplidice</i> (Hbn.)							
<i>P. callidice</i> (Hbn.)							
<i>Aporia crataegi</i> (L.)							
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)							
<i>Colias hecla</i> Lfv.							
<i>C. hyale</i> (L.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>C. palaeno</i> (L.)							
<i>C. tyche</i> (Böb.)							
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)							
Lycaenidae							
<i>Thecla betulae</i> (L.)							
<i>Fixsenia pruni</i> (L.)							
<i>Callophrys rubi</i> (L.)							
<i>Lycaena phlaeas</i> (L.)							
<i>L. helle</i> ([Den. et Shiff.])							
<i>L. virgaureae</i> (L.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>L. hippothoe</i> (L.)							
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)							
<i>Cupido minimus</i> (Fsl.)							
<i>C. alcetas</i> (Hoff.)							
<i>Plebeius argus</i> (L.)							
<i>P. idas</i> (L.)							
<i>P. optilete</i> (Knoch)							
<i>Agriades glandon</i> (Prun.)							
<i>A. orbitulus</i> (Pün.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)							
<i>A. nicias</i> (Meig.)							
<i>A. eumedon</i> (Esp.)							
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)							
<i>P. eros</i> (Osch.)							
<i>P. amandus</i> (Schn.)							
<i>P. semiargus</i> (Rott.)							
Nymphalidae							
<i>L. populi</i> (L.)							
<i>Neptis rivularis</i> (Scop.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>Argynnis paphia</i> (L.)							
<i>Fabriciana adippe</i> ([Den. et Schiff.])							
<i>F. niobe</i> (L.)							
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)							
<i>Issoria lathonia</i> (L.)							
<i>I. evegenia</i> (Ev.)							
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)							
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)							
<i>B. alaskensis</i> (Holl.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>B. nanaea</i> (Hoff.)							
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)							
<i>C. angarensis</i> (Ersh.)							
<i>C. chariclea</i> (Schn.)							
<i>C. dia</i> (L.)							
<i>C. euphrosyne</i> (L.)							
<i>C. freija</i> (Thnb.)							
<i>C. frigga</i> (Thnb.)							
<i>C. improba</i> (Butl.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>C. polaris</i> (Bsd.)							
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])							
<i>C. selenis</i> (Ev.)							
<i>C. thore</i> (Hbn.)							
<i>C. titania</i> (Esp.)							
<i>C. tritonia</i> (Böb.)							
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)							
<i>N. antiopa</i> (L.)							
<i>N. urticae</i> (L.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>N. io</i> (L.)							
<i>N. vaualbum</i> ([Den. et Schiff.)							
<i>Polygonia c-album</i> (L.)							
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)							
<i>V. cardui</i> (L.)							
<i>Araschnia levana</i> (L.)							
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)							
<i>M. athalia</i> (Rott.)							
<i>Euphydryas ichnea</i> (Bsd.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>E. iduna</i> (Dalm.)							
<i>E. matura</i> (L.)							
Satyridae							
<i>Pararge aegeria</i> (L.)							
<i>Lasiommata maera</i> (L.)							
<i>L. petropolitana</i> (F.)							
<i>Coenonympha glycerion</i> (Brkh.)							
<i>C. hero</i> (L.)							
<i>C. tullia</i> (Müll.)							
<i>Maniola jurtina</i> (L.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>Aphantopus hyperantus</i> (L.)							
<i>Hyponephele lycaon</i> (Rott.)							
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)							
<i>E. jeniseiensis</i> Tryb.							
<i>E. ligea</i> (L.)							
<i>E. disa</i> (Thnb.)							
<i>E. edda</i> Mèn.							
<i>E. embla</i> (Thnb.)							
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>E. rossii</i> (Curt.)							
<i>E. fasciata</i> (Butl.)							
<i>E. dabanensis</i> Ersh.							
<i>E. callias</i> (Edw.)							
<i>E. kefersteini</i> (Ev.)							
<i>Oeneis ammon</i> (Elw.)							
<i>Oe. bore</i> (Schn.)							
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)							
<i>Oe. magna</i> Gr.							

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>Oe. melissa</i> (F.)		■	■	■	■	■	■
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	■	■	■	■	■	■	■
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	■	■	■	■			
<i>Oe. polixenes</i> (F.)		■					
Hesperiidae							
<i>Pyrgus alveus</i> (Hbn.)					■		
<i>P. andromedae</i> (Wall.)		■	■	■			
<i>P. centaureae</i> (Ramb.)		■	■	■	■	■	■
<i>P. malvae</i> (L.)						■	■
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)		■	■	■	■	■	■

Название семейства, вида	Область горной страны, подзона, полоса растительности						
	Заполярный Урал		Полярный Урал	Приполярный Урал		Северный Урал	
	типичная тундра	южная тундра	лесотундра	крайнесеверная тайга	северная тайга	северная тайга	средняя тайга
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)							
<i>Hesperia comma</i> (L.)							
<i>H. sylvanus</i> (Esp.)							
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochs.)							
<i>Th. sylvestris</i> (Poda)							

Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины

Ландшафтно-зональная группа, название вида чешуекрылых	Зона, подзона, полоса растительности, локалитет						
	тундра		лесотундра	тайга			
	типичная	южная		крайне-северная	северная	средняя	южная
Эвартктическая							
<i>Clossiana chariclea</i> (Schn.)	10,17,11	19,23,24,32, 34	42	–	–	–	–
<i>C. polaris</i> (Bsd.)	3,5,10	32	–	–	–	–	–
Гемнарктическая							
<i>Colias hecla</i> Lfbv.	10,11,17	19,32,33,34	–	–	–	–	–
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	10,17	23,24,32	–	–	–	–	–
<i>Clossiana improba</i> (Butl.)	7,8,10,11, 16,17	15,19,23,32, 34	–	–	–	–	–
<i>Erebia rossii</i> (Curt.)	3,7,8,10, 16,11,17	14,15,18,19, 23,24,29,30, 31,32,33,34	39,40,41,42, 50	–	–	–	–
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	8,10,11, 16,17	19,23,24,29, 30,31,32,33, 34	40,41,42,50	–	–	–	–
<i>Oeneis polixenes</i> (F.)	11	–	–	–	–	–	–
Гипоарктическая							
<i>Euphydryas iduna</i> (Dalm.)	11	23,29,31,32, 34	–	–	–	–	–
<i>Erebia disa</i> (Thnb.)	7,10,11, 16,17	13,15,19,22, 23,24,29,30, 31,32,33,34	37,39,40,41, 42,48,49,50	45,52,54, 57,59,60	64,82	–	–
<i>E. pandrose</i> (Brkh.)	3,6,16	13,22	–	–	–	–	–

<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	10,11,17	19,23,24,29, 30,31,32,33, 34	40,41,42	–	–	–	–
<i>Oe. (norna) norna</i> (Thnb.)	10,11	19,23,24,29, 30,31,32,33, 34	28,37,39,40, 41,42,50	–	–	–	–
<i>Oe. (norna) patrushevae</i> Korsh.	10	19,34	42	–	–	–	–
Гипоаркто-бореальная							
<i>Colias palaeno</i> (L.)	8,11,16,17	13,18,19,22, 23,24,27,28, 29,30,31,32, 33,34	38,39,40,41, 42,48,49,50	45,46,47, 52,53,56, 57,58,59, 60,61	64,65,66,71, 72,73,76,77, 78,79,80,81, 82,83,84,85, 86,91,92,93, 94,95,101, 102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,145,146, 147,148,149,150,151,152, 154,156,157,158,160,161, 164,165,166,169,171,174, 176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	8,10,11,17	13,19,22,23, 24,27,29,30, 31,32,33,34	37,38,39,40, 41,42,48,49, 50	45,46,52, 53,54,56, 57,58,59, 60,61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,91, 92,93,94,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,169,170,171,172, 173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	11	13,19,22,23, 24,27,29,30,	37,39,40,41, 42,48,49,50	45,46,47, 52,53,54,	63,64,65,66, 70,71,72,73,	89,90,96,97,99,100,103,105, 110,111,112,113,114,115,	180,182, 185

		31,32,34		57,58,59, 60,61	76,77,78,79, 81,82,83,84, 85,86,91,92, 93,94,95, 101,102,104	116,119,120,121,122,123, 124,125,126,127,128,132, 133,134,135,136,137,138, 142,145,146,147,150,151, 152,154,157,158,161,164, 166,169,174,176,177	
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	10,11	19,23,24,27, 29,30,31,32, 33,34	37,39,40,41, 42,48,49,50	45,46,47, 52,53,54, 57,58,59, 60,61	64,65,66,71, 72,73,76,78, 79,80,81,82, 83,84,85,86, 91,92,93,94, 95,101,102, 104	89,90,97,100,103,105,110, 111,112,113,114,115,119, 120,121,122,123,124,125, 126,127,128,132,133,134, 135,136,137,138,142,145, 146,147,148,149,150,151, 152,154,155,156,157,158, 159,160,161,164,166,169, 170,174,176,177	178,180, 182,183, 185
<i>C. freija</i> (Thnb.)	10,11,16, 17	13,19,22,23, 24,27,29,30, 31,32,33,34	37,39,40,41, 42,49,50	45,52,53, 54,57,58, 59,60	72,82,102	97,103,113,116,120,125,126, 127,128,135,146,152,177	–
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	10,11,16, 17	13,19,22,23, 24,27,29,30, 31,32,33,34	37,42,48,50	45,52,53, 54,57,58, 59,60	71,72	90,103,116,120,135,146,152	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	10,11,16, 17	19,22,23,24, 27,28,29,30, 31,32,33,34	37,38,39,40, 41,42,48,49, 50	45,46,47, 52,53,57, 58,59,60, 61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,91, 92,93,94,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,156,157,158, 159,160,161,164,165,166, 169,170,171,172,174,175, 176,177	178,180, 182,183, 185

Севернобореальная							
<i>Issoria eugenia</i> (Ev.)	11	19,30,31,33, 34	42	59	–	–	–
<i>Clossiana angarensis</i> (Ersh.)	–	19,29,30,31, 33,34	41,42	59	?	103	–
<i>Erebia edda</i> Mèn.	–	–	–	61	–	–	–
<i>E. embla</i> (Thnb.)	–	29,34	40,42,48,49, 50	45,46,47, 52,53,54, 57,58,59, 60,61	64,65,66,70, 71,73,78,79, 80,81,82,83, 84,91,92,93, 94,95,101, 102,104	90,96,97,100,103,105,111, 112,113,114,115,116,120, 121,125,126,127,128,133, 135,138,142,146,147,150, 151,152,157,161,165,166, 174,177	?
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	–	34	41,42,50	58,59	–	–	–
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	–	–	37,39,41,42, 48,49,50	45,52,53, 54,57,58, 59,60,61	64,65,66,71, 72,73,77,78, 79,80,81,82, 83,84,85,86, 91,92,93,94, 95,101,102, 104	89,90,96,97,100,103,105,110, 111,112,113,114,115,116, 119,120,121,122,124,125, 126,127,128,132,133,134, 135,137,138,142,146,147, 150,151,152,157,158,161, 169,174,177	182
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	–	19,23,29,30, 33,34	37,39,42,48	45,52,57, 58,59,60	65,72	116,103	–
Гипоаркто-монтанная							
<i>Parnassius corybas</i> (F. de Wald.)	–	19	–	–	–	–	–
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	–	19	–	–	–	103	–
<i>Agriades glandon</i> (Prun.)	10,11	19	–	–	–	–	–
<i>Polyommatus eros</i> (Ochs.)	10	–	42	–	–	–	–
Суббореальная лесная							
<i>Iphiclides podalirius</i> (L.)	–	–	–	–	–	121,146,147,167,168,174,179	180,182,

							185
<i>Driopa mnemosyne</i> (L.)	–	–	–	56,59	63,64,65,70, 71,72,76,77, 78,79,80,81, 82,91,92,93, 102	89,90,99,100,103,113,114, 126,127,128,135,137,138, 145,146,147,152,154,164,171	182,184
<i>Leptidea morsei</i> (Fent.)	–	–	–	–	79,92	103,113,116,120,121,125, 126,127,128,133,135,146, 150,151,152,158,174	?
<i>L. juvernica</i> Will.	–	–	–	–	–	103,146	?
<i>Thecla betulae</i> (L.)	–	–	–	–	–	142,146,157,158	185
<i>Fixsenia pruni</i> (L.)	–	–	–	–	–	100,103,113,114,121,126, 128,133,135,136,142,146, 147,150,151,152,154,157, 165,168,174,176	180,182, 185
<i>Apatura ilia</i> ([Den. et Schiff.])	–	–	–	–	–	166	180,185
<i>A. iris</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	146,176,177	181
<i>Limenitis populi</i> (L.)	–	–	–	–	65,71,72,78, 79,83,93,95, 104	90,96,97,100,103,110,111, 112,113,114,115,120,121, 126,128,132,133,134,135, 136,137,142,145,146,147, 150,151,152,154,155,156, 157,158,164,165,166,167, 168,169,171,172,173,174, 176,177,179	178,180, 182,183, 184,185
<i>Neptis rivularis</i> (Scop.)	–	–	–	–	?	100,103,113,114,126,133, 135,136,142,146,147,148, 152,154,157,158,161,164, 174,176,179	180,182, 183,185
<i>N. sappho</i> (Pall.)	–	–	–	–	–	114	–
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	–	–	–	53,59	65,66,71,78,	90,97,99,100,103,110,111,	178,180,

					79,83,85,93, 95,102,104	112,113,114,116,120,121, 122,123,125,126,127,128, 132,133,134,135,136,137, 138,142,143,145,146,147, 148,149,150,151,152,154, 155,156,157,158,159,161, 164,165,166,167,168,169, 170,171,173,174,176,177,179	182,183, 184,185
<i>Nymphalis io</i> (L.)	–	–	–	–	–	100,121,125,131,134,135, 136,142,145,146,150,151, 152,174,177	180,182, 185
<i>N. vaualbum</i> ([Den. et Schiff.])	–	–	–	–	–	152	180,185
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)	–	–	–	59	65,79,83, 104	89,97,100,103,110,113,114, 115,116,121,126,127,128, 133,135,136,138,142,146, 147,150,151,152,154,157, 165,174	180,182, 185
<i>M. athalia</i> (Rott.)	–	–	–	45,53,59, 60	63,64,65,66, 71,76,78,79, 82,83,85,91, 92,93,95, 104	89,90,96,97,99,100,103,105, 110,111,112,113,114,115, 119,120,121,122,123,124, 125,126,127,128,131,132, 133,134,135,136,137,138, 142,143,144,145,146,147, 148,149,150,151,152,154, 155,156,157,158,159,160, 161,171,172,174,176,177,179	178,180, 181,182, 183,185
<i>Euphydryas ichnea</i> (Bsd.)	–	–	–	–	–	103,114	–
<i>Pararge aegeria</i> (L.)	–	–	–	–	–	110,114,121,126,133,134, 135,142,146,147,150,151, 154,164,174,176,177	178,180, 182,183, 184,185
<i>Lasiommata maera</i> (L.)	–	–	–	–	–	103,121,126,133,135,136, 142,146,147,154,158,167,	182

						168,174,176	
<i>Coenonympha glycerion</i> (Brkh.)	–	–	–	–	–	99,100,103,110,113,114,121, 125,127,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,145, 146,147,148,149,150,151, 152,154,155,157,158,159, 160,161,164,165,166,167, 168,169,170,171,173,174, 176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>C. hero</i> (L.)	–	–	–	–	–	135,136,147,174,177	180,181, 182,183
Широко лесная							
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	–	–	37,39,42,48, 50	45,46,52, 53,56,57, 58,59,60, 61	63,64,65,66, 70,71,73,76, 77,78,79,80, 81,82,83,84, 85,86,91,92, 93,94,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177, 179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	2,17	19,23,24,27, 29,31,34	37,39,42,49, 50	45,46,52, 57,58,59, 60	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,89,	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135,	178,180, 181,182, 183,184, 185

					90,91,92,93, 94,95,101, 102,104	136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	–	19,23,24,27, 29,30,31, 32,33,34	37,38,39,41, 42,48,49,50	45,46,52, 53,56,57, 58,59,60, 61	64,65,66,71, 72,73,76,77, 78,79,80,81, 82,83,84,85, 86,91,92,93, 94,95,101, 102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	–	29,31,34	37,48	45,46,47, 52,57,59, 60	63,65,66,71, 72,73,76,78, 79,83,84,92, 93,101,102	89,90,96,97,99,100,103,104, 105,108,110,111,112,113, 114,115,116,119,121,122, 123,124,125,126,127,128, 131,132,133,134,135,136, 137,138,142,143,144,145, 146,147,148,149,150,151, 152,154,155,156,157,158, 159,160,161,164,165,166, 167,168,169,170,171,172, 173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	–	19,23,24,29, 31,33,34	37,39,41,42, 48,50	45,46,52, 53,56,57, 58,59,60, 61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83,	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127,	178,180, 181,182, 183,184, 185

					84,85,86,91, 92,93,94,95, 101,102,104	128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	–	29,31	39,42,48,49	45,46,52, 57,58,59, 60	63,64,65,66, 71,72,73,76, 78,79,80,82, 83,84,86,92, 93,101,102, 104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,110,111,112,113,114, 115,116,119,120,121,122, 123,124,125,126,127,128, 131,132,133,134,135,136, 137,138,142,143,144,146, 147,148,149,150,151,152, 154,155,156,157,158,159, 161,164,165,166,168,169, 170,171,173,174,176,177,178	179,180, 182,183, 184,185
<i>Aricia nicias</i> (Meig.)	–	–	–	–	66,72,92,93, 104	103,126,135,136,146,152, 165,166,176	?
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	–	29	39,42,48,49, 50	45,46,47, 52,53,54, 57,58,59, 60,61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,91, 92,93,94,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Clossiana euphrosyne</i> (L.)	–	34	37,39,40,42, 48,49,50	45,46,47, 52,53,54,	63,64,65,66, 70,71,72,73,	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113,	178,180, 181,182,

				57,58,59, 60,61	76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,91, 92,93,94,95, 101,102,104	114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	183,184, 185
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	11	19,23,24,29, 30,31,32,33, 34	37,39,41,42, 48,49,50	45,46,47, 52,53,54, 57,58,59, 60,61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,91, 92,93,94,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>C. thore</i> (Hbn.)	11	19,23,24,29, 30,31,32,33, 34	39,40,41,42, 48,50	?	72	89,100,103,113,152	?
<i>C. titania</i> (Esp.)	–	–	–	–	65,71,72,73, 78,79,81,82, 83,84,86,91, 92,93,94, 102,104	90,100,103,105,110,112,113, 114,115,120,121,125,126, 128,133,135,136,137,142, 146,147,150,151,152,154, 158,176,177	180,181, 182,183
<i>Nymphalis xanthomelas</i> (Esp.)	10,11,16	13,18,19,23, 24,29,30,31, 32,33,34	37,39,40,41, 42,50	57,58,59	64,66,73,80, 83,84,85,91, 93,94,95, 102,104	90,96,97,100,103,105,109, 110,111,112,113,114,115, 116,120,121,122,123,126, 127,128,132,133,134,135,	178,182

						136,137,138,142,145,146, 147,148,149,150,152,155, 156,157,158,159,160,166, 167,169,170,174,175,176, 177,179	
<i>N. antiopa</i> (L.)	11	23,29,31,34	37,39,41,42, 48,49,50	45,46,47, 52,53,54, 57,58,59, 60,61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,91, 92,93,94,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	–	–	39,40,42,47, 48,49,50	45,46,52, 53,54,57, 58,59,60	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,91, 92,93,94,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Araschnia levana</i> (L.)	–	34	37,39,42,49	46,53,57, 58,59,60, 61	63,65,66,71, 73,76,78,79, 81,83,84,85, 86,93,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135,	178,180, 181,182, 183,184, 185

						136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	
<i>Euphydrys maturna</i> (L.)	–	34	39,42,47,48, 50	45,46,52, 53,57,58, 59,60	65,66,78,79, 82,83,84,85, 86,91,93,94, 95,102,104	89,90,96,97,100,103,105,110, 111,112,113,114,115,116, 119,120,121,122,123,124, 125,126,127,128,131,132, 133,134,135,136,137,138, 142,143,144,145,146,147, 148,149,150,151,152,154, 155,156,157,158,159,160, 161,164,165,166,167,168, 169,170,171,174,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	–	–	–	59	64,65,66,71, 72,77,78,79, 82,83,85,86, 91,92,93,94, 95,101,102, 104	89,90,96,97,99,100,103,104, 105,108,110,111,112,113, 114,115,116,120,121,122, 123,124,125,126,127,128, 132,133,134,135,136,137, 138,142,143,146,147,148, 149,150,151,152,154,155, 156,157,158,159,160,161, 164,165,166,167,169,170, 171,174,176,177	180,182, 183,185
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	–	13,19,22,23, 24,29,34	37,39,42,48, 49,50	45,46,47, 52,53,54, 57,58,59, 60,61	64,65,66,71, 72,73,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,91, 92,93,94,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 110,111,112,113,114,115, 116,120,121,122,123,124, 125,126,127,128,133,134, 135,136,137,138,142,146, 147,148,149,150,151,152,	178,182, 185

						156,157,158,166,174,176	
<i>E. jeniseiensis</i> Tryb.	–	23,24,29,30, 31,32,33,34	–	–	–	–	–
<i>E. ligea</i> (L.)	–	–	39,40,42,48, 49,50	45,46,47, 52,53,57, 58,59,60, 61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,89, 90,91,92,93, 94,95,101, 102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	11	19,23,24,29, 30,31,32,33, 34	37,39,41,42, 48,49,50	45,46,47, 52,53,54, 57,57,59, 60,61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,89, 90,91,92,93, 94,95,101, 102,103	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	–	19,23,24,34	41,42,48	45,46,57, 58,59,60	63,65,66,71, 72,73,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,89, 90,91,92,93, 94,95,101, 102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150,	178,180, 181,182, 183,184, 185

						151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	
Суббореальная интрастензональная							
<i>Pontia daplidice</i> (L.)	–	–	–	59	65,79	97,100,103,113,121,126,134, 135,142,143,150,152,154, 157,158,174,176	180,185
<i>Colias crocea</i> (Gfr.)	–	–	–	–	–	146,158,174	185
<i>C. hyale</i> (L.)	–	31	42	46,52,57, 59	66,79	97,100,103,113,120,121,123, 126,132,133,134,135,136, 137,142,145,146,147,150, 151,152,154,157,158,159, 160,164,166,167,168,169, 174,176,177,179	178,180, 182,184, 185
<i>C. myrmidone</i> (Esp.)	–	–	–	–	–	146	–
<i>Lycaena dispar</i> (Wern.)	–	–	–	–	–	146,166,174,179	180
<i>Cupido alcetas</i> (Hoff.)	–	–	–	–	102	103,112,113,114,126,134, 137,146	?
<i>C. argiades</i> (Pall.)	–	–	–	–	–	134,142,146,169,174	182,185
<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda)	–	–	–	–	–	103,146	?
<i>Fabriciana niobe</i> (L.)	–	–	–	–	–	158,174,176	180,182
<i>Issoria lathonia</i> (L.)	–	–	–	–	65,84	97,103,104,113,121,126,135, 142,146,150,154,157,158,174	180,182
<i>Clossiana dia</i> (L.)	–	–	–	–	–	142,146,147,156,158,174, 176,177	180,182
<i>Maniola jurtina</i> (L.)	–	–	–	–	83,92,93, 102	100,103,104,110,113,114, 120,121,123,125,126,127, 133,134,135,136,137,138, 142,143,146,147,150,151, 152,154,155,156,157,158,	178,180, 182,183, 184,185

						164,166,167,168,169,171, 174,176,177	
<i>Aphantopus hyperantus</i> (L.)	–	–	–	–	–	100,104,110,113,120,121, 125,126,132,133,134,135, 136,137,142,143,146,147, 150,151,152,154,155,157, 158,159,161,164,166,169, 174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Hyponephele lycaon</i> (Rott.)	–	–	–	–	–	121,123,133,135,136,142, 146,147,150,158,174,176, 177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Pyrgus alveus</i> (Hbn.)	–	–	–	–	–	103,135,152	180
<i>Hesperia sylvanus</i> (Esp.)	–	–	–	–	79,83,93,95, 102	97,100,103,105,110,113,114, 120,121,123,126,132,133, 134,135,136,137,142,146, 147,148,149,150,151,152, 154,155,157,158,159,160, 164,165,167,166,168,169, 170,171,172,173,174,176, 177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochs.)	–	–	–	–	79,92,93, 102	96,100,103,104,105,110,112, 113,114,115,120,121,123, 126,127,128,132,133,134, 135,136,142,143,146,147, 148,149,150,151,152,154, 155,157,158,159,160,164, 166,169,170,171,172,174, 176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Th. sylvestris</i> (Poda)	–	–	–	–	–	103,121,133,135,176	180,182, 183,184, 185

Температная интрастенозональная							
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	–	–	–	59,60	63,65,66, 76,82,83,84, 93,104	89,97,100,103,110,113,114, 115,120,121,123,126,127, 132,133,135,136,137,138, 142,143,145,146,147,148, 150,151,152,154,155,156, 157,158,159,160,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>P. rapae</i> (L.)	–	19,22,24,29, 31,34	37,40,41,42, 48,49,50	45,46,53, 57,58,59, 60	64,65,66,70, 71,72,73,76, 77,78,79,80, 81,82,83,84, 89,90,91,92, 93,94,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Lycaena phlaeas</i> (L.)	–	19,34	41,42	?	?	103,142,146,166	178
<i>L. helle</i> ([Den. et Schiff.])	–	19,23,24,29, 30,31,33,34	37,39,40,41, 42,48,49,50	45,46,52, 53,56,57, 58,59,60, 61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,89, 90,91,92,93, 94,95,101, 102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171,	178,180, 181,182, 183,184, 185

						172,173,174,175,176,177,179	
<i>L. virgaureae</i> (L.)	–	–	–	57,59	64,66,76,71, 79,82,83,86, 93,95,102, 104	97,100,103,105,110,111,112, 113,114,115,116,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,164,165,166, 167,168,169,170,171,172, 173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>L. hippothoe</i> (L.)	–	19,23,24,29, 30,31,33,34	40,41,42,48, 49	45,46,52, 53,54,57, 58,59,60, 61	63,64,65,66, 71,72,73,76, 77,78,79,80, 81,82,83,84, 85,86,89,90, 91,92,93,94, 95,101,102, 104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Cupido minimus</i> (Fsl.)	–	19,23,29,34	42	52	72,92	103,113,114,146,166	180
<i>Plebeius argus</i> (L.)	–	–	47,50	52,54,57, 59	65,66,71	100,103,120,121,123,126, 134,135,136,142,146,147, 150,152,160,164,167,170, 174,176,177	178,180, 182,184, 185
<i>P. idas</i> (L.)	–	29,31,34	37,39,42,48, 49,50	45,52,53, 54,57,58, 59,60	64,65,66,71, 72,73,77,78, 79,82,83,92, 93,102,104	90,96,97,100,103,110,111, 112,113,114,115,116,119, 120,121,123,125,126,127, 128,132,133,134,135,136, 137,138,142,143,145,146,	178,180, 182,183, 185

						147,148,149,150,151,152, 154,155,156,157,158,159, 160,164,165,166,167,168, 169,170,173,174,176,179	
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	–	24,29	37,39,42,48, 49	45,46,52, 53,54,57, 58,59,60	63,65,66,70, 71,72,73,76, 78,79,82,83, 86,91,92,93, 101,102,104	90,96,97,99,100,103,105, 108,110,111,112,113,114, 115,116,120,121,122,123, 124,125,126,127,128,131, 132,133,134,135,136,137, 138,142,143,144,145,146, 147,148,149,150,151,152, 154,155,156,157,158,159, 160,161,164,165,166,167, 168,169,170,171,172,173, 174,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	–	24,29	42,47,48	46,52,53, 57,58,59, 60,61	65,66,71,72, 73,78,79,81, 82,83,86,91, 92,93,95, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	–	29,30,34	37,39,42,48, 49	45,46,52, 53,54,57, 58,59,60, 61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,89, 90,91,92,93,	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144,	178,180, 181,182, 183,184, 185

					94,95,101, 102,104	145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	
<i>P. amandus</i> (Schn.)	–	–	–	52,57,59, 60,61,	65,66,79,82, 83,92,93, 101,102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Cyaniris semiargus</i> (Rott.)	–	19,23,24,29, 34	37,40,41,42, 47,48,49,50	45,46,52, 53,54,57, 58,59,60, 61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,89, 90,91,92,93, 94,95,101, 102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Fabriciana adippe</i> (Rott.)	–	–	–	59	65,66,72,79, 84,93,102, 104	90,97,103,105,110,112,113, 114,115,116,120,121,123, 126,127,128,132,133,134, 135,136,137,138,142,143, 145,146,147,148,149,150,	178,180, 182,183, 184,185

						151,152,155,157,158,159, 160,164,166,169,172,173, 174,176,177	
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	–	34	39,40,42,47, 48,50	45,46,52, 53,57,58, 59,60	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,89, 90,91,92,93, 94,95,101, 102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Nymphalis urticae</i> (L.)	–	23,29,34	37,42,47,48, 50	45,46,52, 53,54,57, 58,59,60, 61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,89, 90,91,92,93, 94,95,101, 102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Hesperia comma</i> (L.)	–	33	–	59	?	100,103,113,114,126,135, 136,142,146,147,150,152, 154,165,167,168,176,177	180,182
Интраполизональная							
<i>Papilio machaon</i> L.	5,11,16,17	14,19,23,24, 28,29,31,32,	37,38,40,41, 42,48,49,50	45,46,52, 53,56,57,	64,65,66,72, 78,79,82,83,	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113,	178,180, 181,182,

		33,34		58,59,60	86,92,93,95, 102,104	114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	183,184, 185
<i>Pieris napi</i> (L.)	10,11	6,13,19,22, 23,24,27,29, 30,31,32,33, 34	37,39,41,42, 48,49,50	45,46,47, 52,53,57, 58,59,60, 61	63,64,65,66, 70,71,72,73, 76,77,78,79, 80,81,82,83, 84,85,86,89, 90,91,92,93, 94,95,101, 102,104	89,90,96,97,99,100,103,105, 108,109,110,111,112,113, 114,115,116,119,120,121, 122,123,124,125,126,127, 128,131,132,133,134,135, 136,137,138,142,143,144, 145,146,147,148,149,150, 151,152,154,155,156,157, 158,159,160,161,164,165, 166,167,168,169,170,171, 172,173,174,175,176,177,179	178,180, 181,182, 183,184, 185
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	–	29,34	42	52,57,58 59	65,66,79, 104	100,103,110,113,120,126, 133,134,135,142,146,147, 148,150,151,152,154,156, 169,174,176,177	180,185
<i>V. cardui</i> (L.)	10,11,17	13,19,23,24, 27,29,30,31, 33,34	37,42,48,50	45,46,52, 53,57,58, 59,60	65,66,71,72, 73,78,79,82, 83,84,86,93, 102,104	89,90,97,100,103,110,111, 113,114,116,120,121,125, 126,127,128,131,133,134, 135,136,137,138,142,146, 147,150,151,152,154,158, 161,166,169,174,176,177	180,181, 182,185

Состав, показатели обилия и разнообразия видов в топических группировках булавоусых чешуекрылых европейского Северо-Востока России

Для представления структуры топических группировок булавоусых чешуекрылых и сравнения обилия видов в разных местообитаниях была использована логарифмическая пятибалльная шкала (Песенко, 1982), согласно которой виды с обилием 4–5 баллов являются численно преобладающими (доминирующими), 3 балла – обычными, 1–2 балла – малочисленными. Учитывая неоднородность обработанного материала, разный период наблюдений и обширную площадь рассматриваемой территории, балльная оценка в таблицах предполагает следующую обобщенную интерпретацию категорий обилия:

1 – единичный. Спорадические встречи вида в количестве не более пяти экз. на исследуемом участке за один сезон или весь период наблюдений.

2 – редкий малочисленный. Относительное обилие вида в топических группировках не превышает 5 %. В учетах численности встречаемость вида не превышает 10 % (одна встреча на десять учетов) за сезон или фенологический аспект.

3 – обычный среднеобильный. Относительное обилие вида в топических группировках колеблется от 5 до 10 %. В учетах численности встречаемость вида превышает 50 % за сезон или фенологический аспект. При относительном обилии выше 7 % и встречаемость более 75 % вид входит в состав «фоновой ядра» топической группировки (является субдоминантом первого или второго уровня).

4 – обычный многочисленный. Относительное обилие вида в топических группировках колеблется от 10 до 30 %. В учетах численности встречаемость вида превышает 90 % за сезон или фенологический аспект. Вид входит в состав доминантов по численности или является субдоминантом первого уровня.

5 – повсеместно очень многочисленный (массовый). Относительное обилие вида в топических группировках превышает 30 %. В учетах численности встречаемость вида превышает 90 % за сезон или фенологический аспект. Вид является безусловным лидером по численности в топической группировке. При относительном обилии выше 75 % имеет место явление супердоминирования данного вида.

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
травянистых ельников Приполярного Урала**

Название вида	Учетный участок, год наблюдений, балл обилия вида					
	I		II		III	
	2000	2019	2000	2019	2000	2019
<i>Papilio machaon</i> L.	–	–	1	–	–	–
<i>Pieris napi</i> (L.)	3	2	2	2	3	2
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	–	–	–	1	–	–
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	–	–	–	–	–	1
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	3	2	2	2	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	4	3	3	3	3	3
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	2	1	2	2	–	1
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	3	4	4	4	2	4
<i>Issoria eugenia</i> (Ev.)	–	–	–	–	1	–
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	–	2	–	–	–	1
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	–	3	–	1	–	2
<i>C. angarensis</i> (Ersh.)	2	3	1	3	–	3
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	–	–	1	–	–	–
<i>C. freija</i> (Thnb.)	–	2	–	–	1	–
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	–	–	–	1	–	1
<i>C. selene</i> (IDen. et Schiff.)	2	1	2	–	2	–
<i>C. thore</i> (Hbn.)	–	2	–	1	–	3
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	–	2	–	1	–	1
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	–	–	–	1	–	–
<i>Euphydryas ichnea</i> (Bsd.)	–	2	–	2	–	1
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	4	2	3	3	4	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	5	3	5	2	5	2
<i>E. ligea</i> (L.)	4	2	4	2	4	1
<i>E. disa</i> (Thnb.)	–	–	–	1	–	–
<i>E. embla</i> (Thnb.)	2	3	2	4	2	3
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	1	–	–	2	–	1
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	–	–	2	–	–	–
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	–	1	1	–	–	1
Число видов, S	12	18	15	19	11	19
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	3,11	4,58	3,94	4,95	2,97	5,06
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,91	0,94	0,92	0,93	0,89	0,93
Индекс Бергера-Паркера, d	0,15	0,10	0,14	0,11	0,17	0,11

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
зеленомошных сосняков северной и средней тайги Русской равнины**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида									
	65 (IZH)			103 (U)			146 (SR)		152 (JA)	
	I	II	III	I	II	III	I	II	I	II
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	2	—	—	2	3	2	3	—	3	3
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	3	—	3	3	3	3	3	3	3
<i>P. rapae</i> (L.)	—	—	—	2	—	—	—	—	3	—
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	—	—	—	2	—	3	1	—	—	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	—	2	—	2	2	3	2	2	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	4	3	3	3	3	4	3	3	3	3
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	—	—	3	—	1	—	2	2	—	—
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	—	1	2	2	2	2	2	2	3	2
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	—	1	—	—	2	—	2	—	2	—
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	3	2	—	—	—	—	1	—	—	—
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	3	4	3	2	—	3	—	—	2	1
<i>C. freija</i> (Thnb.)	—	4	3	1	—	2	—	—	—	—
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	—	3	3	4	3	3	3	3	3	3
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	—	—	—	—	2	2	1	—	—	—
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	—	—	—	1	1	—	2	—	—	—
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	2	—	—	—	—	—	—	—	1	1
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	—	1	—	—	—	1	—	—	—
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>E. ligea</i> (L.)	—	3	3	4	4	4	3	3	3	3
<i>E. embla</i> (Thnb.)	3	3	3	1	—	2	—	—	3	2
Число видов, <i>S</i>	17	14	14	15	15	16	15	12	16	14
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	2,81	3,62	3,59	4,10	3,93	4,18	4,11	3,23	4,02	3,87
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,95	0,83	0,86	0,75	0,71	0,67	0,73	0,91	0,70	0,83
Индекс Бергера-Паркера, <i>d</i>	0,19	0,18	0,17	0,16	0,15	0,13	0,15	0,19	0,16	0,17

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
сфагновых средней тайги Русской равнины**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида								
	103 (U)			135 (BST)		152 (JA)		153 (UN)	
	I	II	III	I	II	I	II	I	II
<i>Pieris napi</i> (L.)	3	3	3	3	3	2	2	3	3
<i>P. rapae</i> (L.)	2	2	1	2	1	1	–	–	–
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1	1	–	–	2	2	–	–	–
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	2	2	2	2	2	1	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	4	4	4	4	3	3	4	4	3
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	–	–	–	2	2	1	–	–	–
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	4	4	3	3	3	5	4	3	4
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	2	1	2	–	–	2	2	–	–
<i>Plebeius argus</i> (L.)	–	–	–	3	3	2	2	–	–
<i>P. optilete</i> (Knoch)	3	3	3	4	3	2	3	3	1
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	3	3	2	2	3	–	3	–	2
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	4	4	4	3	4	3	4	4	3
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	1	2	–	2	3	2	2	2	2
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	3	3	3	2	2	3	3	3	4
<i>C. freija</i> (Thnb.)	2	2	3	–	–	–	1	4	4
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	–	–	–	–	–	–	1	–	–
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	3	1	3	1	2	3	2	1
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	2	2	2	2	–	2	–	2	2
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	–	1	–	1	–	–	–	–	1
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	–	2	–	–	–	–	–	–	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	–	3	4	4	–	3	3	3
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	1	–	–	–	–	–	–	1	2
<i>E. ligea</i> (L.)	2	–	2	–	–	3	–	1	–
<i>E. embla</i> (Thnb.)	2	3	4	–	–	3	3	3	3
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	3	3	2	3	2	3	3	2	2
Число видов, <i>S</i>	19	19	17	17	16	19	16	17	19
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	4,24	4,30	4,21	3,92	3,55	4,33	4,27	3,86	4,10
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,63	0,65	0,62	0,77	0,64	0,85	0,67	0,56	0,81
Индекс Бергера-Паркера, <i>d</i>	0,12	0,11	0,12	0,14	0,13	0,16	0,12	0,10	0,14

Серым цветом выделены наиболее обильные виды.

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
елово-березовых редколесий Полярного Приуралья**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида		
	I	II	III
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	3	2
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	–	1	–
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	1	–	1
<i>Colias palaeno</i> (L.)	4	4	4
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	2	3	2
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	4	3	3
<i>C. freija</i> (Thnb.)	4	4	4
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	2	–	–
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	2	3
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	–	–	1
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	2	2	2
<i>Erebia disa</i> (Thnb.)	4	4	4
<i>E. embla</i> (Thnb.)	2	1	–
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	–	2	–
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	3	3	3
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)	1	–	–
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	–	2	3
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	1	–	–
Число видов, S	14	13	12
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	3,46	3,19	3,05
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,82	0,91	0,94
Индекс Бергера-Паркера, d	0,16	0,18	0,19

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
травянистых лиственничников Приполярного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида				
	I	II	III	IV	V
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	1	2	2	2
<i>P. rapae</i> (L.)	–	–	1	–	1
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1	–	–	–	–
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	1	–	–	–	–
<i>Colias palaeno</i> (L.)	2	3	2	2	3
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	1	–	1	–	–
<i>Lycaena hippothoe</i> (L.)	1	1	1	2	2
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	3	3	3	3	3
<i>Polyommatus eros</i> (Ochs.)	1	–	1	–	–
<i>Issoria eugenia</i> (Ev.)	2	–	2	–	–
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	2	–	1	1	–
<i>B. alaskensis</i> (Holl.)	–	–	–	1	–
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	2	–	1	2	–
<i>C. angarensis</i> (Ersh.)	4	3	4	4	4
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	2	2	–	2	–
<i>C. freija</i> (Thnb.)	2	–	3	–	–
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	–	–	–	1	1
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	–	1	2	1	2
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	–	–	–	1	1
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)	1	1	–	–	–
<i>Euphydryas ichnea</i> (Bsd.)	–	1	–	–	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	3	3	3	3
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	5	4	4	4
<i>E. ligea</i> (L.)	3	3	3	3	3
<i>E. disa</i> (Thnb.)	1	1	2	2	3
<i>E. embla</i> (Thnb.)	3	3	3	3	3
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	–	1	–	–	–
<i>E. rossii</i> (Curt.)	–	2	2	–	–
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	–	–	1	–	1
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)	1	2	1	2	1
<i>Oe. magna</i> Gr.	4	3	4	4	4
<i>Oe. melissa</i> (F.)	–	–	–	1	1
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	4	3	4	3	3
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	1	–	–	1	1
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	1	–	1	–	2
Число видов, <i>S</i>	25	19	24	23	22
Индекс Маргалефа, <i>D_{Mg}</i>	4,91	3,62	4,88	4,88	3,96
Индекс Симпсона, <i>D_{Sm}</i>	1,11	1,47	0,89	0,11	0,11
Индекс Бергера-Паркера, <i>d</i>	0,24	0,27	0,24	0,23	0,23

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
лишайниковых листовенничников восточного макросклона Полярного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида		
	I	II	III
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	3	2
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	–	–	1
<i>Colias hecla</i> Lfbv.	1	1	–
<i>C. palaeno</i> (L.)	2	2	2
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	1	–	–
<i>Cupido minimus</i> (Fsl.)	2	1	2
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	3	2	2
<i>Polyommatus eros</i> (Ochs.)	2	2	3
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	1	–	–
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	4	3	4
<i>C. freija</i> (Thnb.)	4	4	3
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	1	–	–
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	–	1
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	3	–
<i>Erebia disa</i> (Thnb.)	4	4	4
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	2	1	2
<i>E. rossii</i> (Curt.)	3	3	3
<i>E. dabanensis</i> Ersh.	2	1	2
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	1	2	2
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)	2	2	2
<i>Oe. magna</i> Gr.	1	–	–
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	–	1	–
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	1	–	–
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	2	1	–
Число видов, S	22	20	20
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	4,53	3,77	4,24
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,75	0,86	0,89
Индекс Бергера-Паркера, d	0,14	0,16	0,18

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
сфагновыхлиственничников восточного макросклона Полярного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>Pieris napi</i> (L.)	3	3	3	3	3	3
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1	–	–	1	1	–
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	1	–	2	2	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	3	3	4	3	3	3
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	2	3	2	–	2	1
<i>Polyommatus eros</i> (Ochs.)	–	1	–	2	1	–
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	3	3	2	3	3	3
<i>C. freija</i> (Thnb.)	3	3	4	4	3	3
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	2	2	2	2	2	2
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	2	3	3	3	3	3
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	1	–	–	1	2	–
<i>E. disa</i> (Thnb.)	4	4	4	4	4	4
<i>E. embla</i> (Thnb.)	3	3	3	4	4	3
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	3	4	3	3	3	3
<i>E. rossii</i> (Curt.)	3	2	2	3	3	–
<i>E. dabanensis</i> Ersh.	1	–	1	1	–	–
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	1	2	2	2	2	2
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)	4	3	3	4	4	4
<i>Oe. magna</i> Gr.	1	1	–	–	–	–
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	1	2	2	2	2	2
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	–	–	1	1	1	1
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	2	2	1	–	2	2
Число видов, S	23	21	19	23	23	19
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	4,68	4,44	4,03	4,85	4,62	3,97
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,67	0,72	0,74	0,76	0,75	0,76
Индекс Бергера-Паркера, d	0,12	0,13	0,13	0,13	0,14	0,13

Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых травянистых березняков северной и средней тайги Русской равнины

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида						
	65 (IZH)		103 (U)			146 (SR)	
	I	II	I	II	III	I	II
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	4	4	4	4	4	4	4
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	–	–	2	2	1	2	1
<i>P. napi</i> (L.)	4	4	4	4	4	4	4
<i>P. rapae</i> (L.)	1	1	2	2	1	2	3
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1	2	2	2	3	1	3
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	1	2	2	3	2	2	2
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	1	–	1	2	1	3	3
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	3	2	3	3	2	2	3
<i>Lycaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	–	–	1	2	1	–	2
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	–	–	1	2	2	2	1
<i>Eumedonia eumedon</i> (Esp.)	–	–	2	3	2	2	1
<i>Cyaniris semiargus</i> (Rott.)	–	1	1	2	2	–	2
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	–	–	–	2	1	2	1
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	2	1	3	3	3	3	3
<i>Clossiana euphrosyne</i> (L.)	1	2	2	2	2	1	2
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	2	1	3	2	2	2
<i>C. titania</i> (Esp.)	1	1	1	2	1	1	–
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	3	3	3	3	3	3	3
<i>N. urticae</i> (L.)	–	1	–	1	1	1	–
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	2	1	1	–	2	–	1
<i>Vanessa cardui</i> (L.)	–	–	–	–	1	1	–
<i>Araschnia levana</i> (L.)	–	1	2	3	1	1	2
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	1	2	3	3	3	2	3
<i>Pararge aegeria</i> (L.)	–	–	–	–	–	1	2
<i>Lasiommata maera</i> (L.)	–	–	–	–	–	2	2
<i>L. petropolitana</i> (F.)	2	2	2	1	2	2	–
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	3	3	3	3	4	3	3
<i>E. ligea</i> (L.)	4	4	4	4	4	4	4
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	1	1	2	1	2	2	–
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	–	–	1	1	1	–	–
Число видов, S	19	21	26	26	27	26	25
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	4,89	5,02	5,43	5,40	5,75	5,45	5,21
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,85	0,78	0,80	0,80	0,81	0,76	0,82
Индекс Бергера-Паркера, d	0,16	0,15	0,16	0,15	0,16	0,13	0,15

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
травянистых березняков горно-лесного пояса Приполярного Урала**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида				
	88 (MP)		98 (USH)		
	I	II	I	II	III
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	2	2	3	3	1
<i>Pieris napi</i> (L.)	4	3	4	3	4
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	–	1	2	2	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	1	1	2	2	–
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	–	1	–	1	–
<i>Clossiana euphrosyne</i> (L.)	2	–	2	1	–
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	3	3	3	3
<i>C. thore</i> (Hbn.)	3	4	3	3	3
<i>C. titania</i> (Esp.)	3	3	2	2	3
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	2	1	2	3	2
<i>N. urticae</i> (L.)	–	–	1	–	–
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	4	4	4	4
<i>E. ligea</i> (L.)	4	4	4	4	4
Число видов, S	10	11	12	12	9
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	2,19	2,02	2,31	2,30	1,99
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,14	0,15	0,14	0,13	0,15
Индекс Бергера-Паркера, d	0,21	0,21	0,19	0,20	0,21

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
подгольцовых травянистых березняков Северного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	3	3	2	3	3	3	3
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	3	2	3	1	2	2
<i>Pieris rapae</i> (L.)	1	2	–	2	2	1	2
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	2	2	3	2	1	2	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	1	–	1	2	2	1	2
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	–	1	1	–	1	–	1
<i>Lycaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	3	3	3	3	3	3	3
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	4	4	4	4	4	4	4
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	–	1	–	1	–	–	–
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	2	3	2	2	2	3	2
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	–	–	1	–	–	1	–
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	1	–	–	1	–	–	–
<i>Clossiana euphrosyne</i> (L.)	3	3	3	3	3	3	3
<i>Clossiana selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	3	3	3	3	3	3
<i>Clossiana thore</i> (Hbn.)	3	3	3	3	3	3	3
<i>Clossiana titania</i> (Esp.)	3	3	3	3	3	3	3
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	1	1	2	2	3	1	1
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)	–	–	–	1	1	–	–
<i>Nymphalis urticae</i> (L.)	–	–	1	–	–	–	–
<i>Polygonia c-album</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	1	–	1	–	1
<i>Vanessa cardui</i> (L.)	1	–	–	–	1	–	1
<i>Araschnia levana</i> (L.)	1	1	2	1	1	2	1
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	–	–	–	1	–	–	–
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	4	4	4	4	4	4
<i>E. ligea</i> (L.)	4	4	4	4	4	4	4
<i>Oeneis norna</i> (Thnb.)	1	2	–	–	–	–	–
<i>Pyrgus malvae</i> (L.)	–	1	–	1	–	1	1
Число видов, S	20	20	19	21	19	19	22
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	4,34	4,44	4,45	4,52	4,30	4,28	4,63
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,87	0,97	0,88	0,85	0,84	0,85	0,89
Индекс Бергера-Паркера, d	0,15	0,18	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
травянистых березняков восточного макросклона Полярного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида			
	I	II	III	IV
<i>Papilio machaon</i> L.	2	1	—	—
<i>Pieris napi</i> (L.)	4	4	4	5
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	—	1	1	1
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	2	2
<i>Colias hecla</i> Lfbv.	—	1	—	—
<i>C. palaeno</i> (L.)	2	3	2	3
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	—	1	—	1
<i>Lycaena phlaeas</i> (L.)	—	2	—	2
<i>L. hippothoe</i> (L.)	—	1	—	1
<i>Cupido minimus</i> (Fsl.)	—	—	2	2
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	3	2	2	3
<i>Polyommatus eros</i> (Ochs.)	3	3	3	3
<i>Neptis rivularis</i> (Scop.)	1	—	—	—
<i>Issoria eugenia</i> (Ev.)	2	1	—	—
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	—	—	1	1
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	2	1	2	2
<i>C. angarensis</i> (Ersh.)	—	2	2	2
<i>C. freija</i> (Thnb.)	3	4	4	3
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	1	—	1	—
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	1	2	1	2
<i>C. thore</i> (Hbn.)	2	1	—	—
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	1	—	1	1
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)	—	—	1	1
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	1	—	—	—
<i>V. cardui</i> (L.)	—	—	1	—
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	—	1	—	—
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	3	3	3
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	5	4	4	4
<i>E. disa</i> (Thnb.)	3	4	3	3
<i>E. embla</i> (Thnb.)	2	2	3	2
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	1	2	2	1
<i>E. rossii</i> (Curt.)	2	—	1	2
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	1	—	—	2
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)	2	1	1	2
<i>Oe. magna</i> Gr.	—	—	1	—
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	2	—	2	2
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	—	—	1	—
<i>Pyrgus andromedae</i> (Wall.)	—	—	1	—
<i>P. centaureae</i> (Ramb.)	1	2	2	3
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	2	1	—	—
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	—	1	—	—
<i>Hesperia comma</i> (L.)	1	—	—	—

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида			
	I	II	III	IV
Число видов, S	27	27	28	28
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	5,93	5,66	6,05	5,86
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,96	0,93	0,90	1,01
Индекс Бергера-Паркера, d	0,18	0,18	0,17	0,19

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
травянистых ивняков Большеземельской тундры**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида					
	32 (JAM)			41 (CHR)		
	I	II	III	I	II	III
<i>Papilio machaon</i> L.	–	–	–	1	–	–
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	2	1	2	1	2
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	–	–	–	–	1	1
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	–	1	2	1	1	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	3	3	3	4	3	4
<i>Lycaena phlaeas</i> (L.)	–	–	–	2	1	1
<i>L. hippothoe</i> (L.)	–	–	–	–	1	–
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	2	2	1	3	3	3
<i>Issoria eugenia</i> (Ev.)	–	–	–	1	2	1
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	4	4	4	3	4	3
<i>C. freija</i> (Thnb.)	2	1	2	1	2	2
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	2	–	2	1	2	2
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	4	3	3	3	3
<i>C. thore</i> (Hbn.)	4	4	3	–	–	–
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	–	–	–	1	–	1
<i>Euphydryas iduna</i> (Dalm.)	2	1	2	–	–	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	3	4	4	4	3
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	–	–	–	1	2	1
<i>E. jeniseiensis</i> Tryb.	4	4	4	–	–	–
<i>E. disa</i> (Thnb.)	–	2	2	1	2	2
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	–	–	–	1	–	–
<i>E. rossii</i> (Curt.)	1	2	1	–	–	–
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	1	1	–	–	–	–
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	1	2	1	–	2	2
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	–	1	2	–	2	2
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	–	–	–	2	1	–
Число видов, S	15	16	17	16	18	17
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	3,22	3,55	3,62	3,69	4,06	3,91
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,99	1,01	0,95	1,03	1,06	1,09
Индекс Бергера-Паркера, d	0,19	0,20	0,19	0,22	0,19	0,21

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
мелкозлаковых подгольцовых лугов Северного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида				
	I	II	III	IV	V
<i>Papilio machaon</i> L.	2	2	3	3	3
<i>Parnassius phoebus</i> (F.)	3	3	3	3	3
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	1	2	–	2	2
<i>Pieris napi</i> (L.)	3	3	3	3	3
<i>P. rapae</i> (L.)	–	–	2	1	–
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	2	2	2	2	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	–	–	1	1	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	2	2	2	3	2
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	1	–	1	–	–
<i>Lycaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	–	–	2	2	–
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	1	–	2	–	–
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	2	–	–	–	–
<i>Eumedonia eumedon</i> (Esp.)	1	–	1	–	–
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	4	4	3	4	4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	–	–	1	–	–
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	3	3	3	3	3
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	2	1	2	2
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	3	3	3	3	3
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	4	4	4	4
<i>E. ligea</i> (L.)	4	4	4	4	4
Число видов, S	16	13	18	16	14
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	3,48	3,16	3,72	3,57	3,24
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,76	0,85	0,71	0,77	0,82
Индекс Бергера-Паркера, d	0,15	0,16	0,15	0,16	0,16

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
лабазниково-разнотравных лугов северной и средней тайги Русской равнины**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида							
	65 (IZH)			103 (U)			146 (SR)	
	I	II	III	I	II	III	I	II
<i>Papilio machaon</i> L.	–	1	–	–	1	2	1	2
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	2	3	2	3	2	3	2	3
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	–	2	2	–	2	1	2	3
<i>P. napi</i> (L.)	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>P. rapae</i> (L.)	2	1	2	3	2	2	2	3
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	–	2	2	–	2	1	2	1
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	–	2	2	1	–	2	2	2
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	–	–	–	–	–	1	1	2
<i>Lycaena virgaureae</i> (L.)	–	–	2	2	1	2	1	–
<i>L. helle</i> ([Den. et Schiff.])	2	1	2	1	2	1	2	2
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	2	–	1	–	1	–	1	–
<i>Eumedonia eumedon</i> (Esp.)	1	1	1	–	–	1	1	1
<i>Cyaniris semiargus</i> (Rott.)	–	1	2	–	2	–	2	2
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Fabriciana adippe</i> (Rott.)	–	1	–	1	–	–	1	–
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	2	–	–	1	2	–	2	2
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Clossiana euphrosyne</i> (L.)	2	2	3	2	2	3	–	3
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	–	1	–	1	–	–	–	–
<i>N. urticae</i> (L.)	1	–	–	2	1	1	2	2
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	–	1	–	–	1	–	–	1
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	–	–	–	1	–	–	1	–
<i>V. cardui</i> (L.)	1	2	2	1	1	1	1	1
<i>Araschnia levana</i> (L.)	2	1	2	2	2	2	2	2
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)	2	2	–	2	3	1	2	1
<i>M. athalia</i> (Rott.)	2	1	–	3	2	3	2	2
<i>Euphydrias maturna</i> (L.)	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>E. ligea</i> (L.)	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	1	–	–	1	2	–	2	2
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Hesperia comma</i> (L.)	–	–	–	–	1	–	1	–
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochs.)	–	–	–	–	–	–	1	2
Число видов, <i>S</i>	18	24	19	23	24	24	29	28
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	5,72	6,23	5,82	6,15	5,90	5,97	6,63	6,78
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,75	0,78	0,82	0,67	0,68	0,76	0,72	0,68
Индекс Бергера-Паркера, <i>d</i>	0,13	0,13	0,12	0,10	0,11	0,12	0,14	0,13

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
лабазниково-горцовых лугов средней тайги Русской равнины**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида		
	I	II	III
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	–	2	–
<i>Pieris napi</i> (L.)	4	3	4
<i>P. rapae</i> (L.)	–	2	1
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	–	1
<i>Lycaena phlaeas</i> (L.)	–	–	2
<i>L. helle</i> ([Den. et Schiff.])	4	2	2
<i>L. hippothoe</i> (L.)	–	–	2
<i>L. virgaureae</i> (L.)	–	1	2
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	1	–	–
<i>Cyaniris semiargus</i> (Rott.)	1	2	2
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	–	–	1
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	4	5	5
<i>Clossiana euphrosyne</i> (L.)	2	3	2
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	4	3	3
<i>C. titania</i> (Esp.)	3	1	3
<i>Euphydrias maturna</i> (L.)	1	2	1
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	1	–	–
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	3	2	3
<i>E. ligea</i> (L.)	3	3	–
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	–	1	–
Число видов, S	13	14	16
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	2,92	3,14	3,47
Индекс Симпсона, D_{Sm}	1,11	1,28	1,19
Индекс Бергера-Паркера, d	0,20	0,26	0,22

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых смешанно-крупнотравных лугов
средней тайги Русской равнины**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида																
	97 (VUK)		103 (U)						135 (BST)			152 (JA)		146 (BST)			
	I	II	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	I	II	I	II	III	IV
<i>Papilio machaon</i> L.	–	2	1	1	2	2	1	1	2	2	3	2	3	2	1	2	2
<i>Driopa mnemosyne</i> (L.)	–	–	–	2	–	–	2	–	–	–	–	2	1	–	–	–	–
<i>Leptidea morsei</i> (Fent.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>L. sinapis</i> (L.)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	2	3	3	3	3
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	–	1	–	2	3	–	1	2	2	2	–	2	2	2	3	2	2
<i>P. napi</i> (L.)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	4	3	4
<i>P. rapae</i> (L.)	2	2	2	3	2	2	2	1	4	3	3	2	3	3	3	3	3
<i>Pontia daplidice</i> (L.)	–	–	–	–	1	2	–	–	–	–	1	–	1	–	1	2	1
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	2	1	2	2	–	1	2	3	1	2	1	2	2	2	1	2	3
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	2	2	3	2	2	3	2	3	2	2	3	2	3	3	1
<i>Colias palaeno</i> (L.)	–	–	1	–	–	2	1	1	1	2	2	1	–	–	–	1	–
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	–	–	1	1	–	–	2	1	2	3	3	–	1	3	2	2	2
<i>Fixsenia pruni</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2	2	–	–	1	–	–	1
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	2	3	3	2	2	3	3	2	2	1	2	3	3	2	2	1	2
<i>Lycaena virgaureae</i> (L.)	–	–	2	2	2	2	–	2	–	1	2	2	2	2	2	1	–
<i>L. hippothoe</i> (L.)	2	1	–	–	2	–	1	–	3	4	4	2	3	2	2	–	2
<i>L. helle</i> ([Den. et Schiff.])	2	2	2	1	1	2	1	2	2	2	1	2	3	2	2	2	2
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	2	2	2	2	–	2	2	2	–	1	2	2	3	2	2	–	–
<i>Cupido alcetas</i> (Hoff)	–	–	2	–	–	2	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	–	1	2	2	2	2	2	2	1	–	1	2	2	1	1	1	2
<i>A. nicias</i> (Meig.)	–	–	3	3	2	3	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Eumedonia eumedon</i> (Esp.)	2	2	3	2	3	3	3	3	–	–	1	1	2	2	2	2	3
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	–	1	1	2	1	–	1	–	–	–	1	1	–	2	1	1	2
<i>P. amandus</i> (Schn.)	–	–	–	–	–	1	–	1	–	–	1	–	–	–	1	–	1
<i>P. semiargus</i> (Rott.)	2	2	2	2	2	1	2	2	–	2	1	2	2	–	2	3	3
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	–	–	1	2	1	2	2	–	1	2	2	–	1	1	–	1	2

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида																
	97 (VUK)		103 (U)						135 (BST)			152 (JA)		146 (BST)			
	I	II	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	I	II	I	II	III	IV
<i>Fabriciana adippe</i> (Rott.)	–	–	2	2	2	1	2	1	2	1	2	1	–	2	2	2	2
<i>F. niobe</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	1	–	3	3	3	3	2	1	3	3	3	2	1	2	3	3	3
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	4	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	4	4	3	4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	2	1	2	3	2	2	3	2	1	–	2	2	2	2	3	2	2
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	3	3	4	4	4	4
<i>C. titania</i> (Esp.)	1	2	–	2	1	2	2	2	–	1	–	1	2	–	2	1	–
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	–	–	2	1	2	–	1	1	–	–	–	1	–	–	1	1	–
<i>N. urticae</i> (L.)	1	–	–	1	2	2	1	2	–	1	–	2	2	2	2	1	3
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	1	1	1	2	–	2	2	2	–	–	1	1	2	2	1	1	2
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1	–	1	1	–	–
<i>V. cardui</i> (L.)	–	1	1	1	–	–	1	–	1	–	–	1	–	1	2	1	1
<i>Araschnia levana</i> (L.)	–	1	2	2	3	2	3	1	2	2	1	2	3	2	2	2	2
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)	2	2	2	1	2	2	2	2	2	–	–	1	2	1	2	2	2
<i>M. athalia</i> (Rott.)	2	2	2	2	2	1	2	2	2	–	–	2	2	2	3	2	2
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	2	2	3	3	3	3	3	3	2	3	2	2	2	2	3	3	2
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	3	2	2	–	–	1	2	–	2	1	–	4	3	1	2	2	2
<i>Coenonympha pamphilus</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>C. glycerion</i> (Brkh.)	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1	–	2	2
<i>Maniola jurtina</i> (L.)	–	–	–	1	–	–	1	–	–	1	–	–	1	1	–	–	1
<i>Aphantopus hyperantus</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	1	–	–
<i>Hyponephele lycaon</i> (Rott.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	4	4	4	4	4	4	4	–	1	–	4	4	4	3	4	3
<i>E. ligea</i> (L.)	4	5	4	5	4	5	5	5	–	–	1	4	4	4	4	4	4
<i>E. embla</i> (Thnb.)	1	2	–	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Pyrgus alveus</i> (Hbn.)	–	–	2	1	1	–	–	–	–	–	–	–	1	1	2	–	–

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида																
	97 (VUK)		103 (U)						135 (BST)			152 (JA)		146 (BST)			
	I	II	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	I	II	I	II	III	IV
<i>P. malvae</i> (L.)	1	–	1	2	–	–	1	2	–	–	–	–	–	2	–	2	1
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	1	–	1	2	2	1	2	1	–	1	1	2	1	3	–	2	–
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	1	2	–	1	2	2	2	1	1	–	–	–	–	–	–	1	1
<i>Hesperia comma</i> (L.)	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	–	2	1	2
<i>H. sylvanus</i> (Esp.)	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	2	–	–	2	–	–	1
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochs.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	1	–
Число видов, S	30	33	38	38	35	39	41	36	28	30	35	40	39	43	40	45	43
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	7,52	7,89	8,80	9,02	8,91	8,93	9,53	8,46	6,77	6,57	7,55	9,23	9,18	9,73	9,33	10,3	10,1
Индекс Симпсона, D_{Sm}	1,11	1,10	0,88	0,92	0,86	1,07	0,86	0,90	0,94	0,96	0,74	0,93	0,87	0,78	0,85	0,69	0,83
Индекс Бергера-Паркера, d	0,20	0,21	0,17	0,20	0,20	0,17	0,20	0,16	0,19	0,18	0,16	0,20	0,18	0,16	0,18	0,13	0,17

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
смешанно-крупнотравных лугов крайнесеверной и северной тайги Русской равнины**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида						
	59 (UTZM)		65 (IZH)			66 (PCH)	
	I	II	I	II	III	I	II
<i>Papilio machaon</i> L.	2	2	2	2	—	—	2
<i>Driopa mnemosyne</i> (L.)	—	—	—	2	—	—	—
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	3	2	3	3	3	2	2
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	1	—	—	—	1	—	—
<i>P. napi</i> (L.)	5	5	4	4	4	3	5
<i>P. rapae</i> (L.)	2	1	4	4	4	3	5
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	—	—	1	—	1	—	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	3	2	3	2	3	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	2	1	—	2	1	—	—
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	—	—	1	2	1	—	—
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	2	2	2	3	2	3	3
<i>Lycaena hippothoe</i> (L.)	—	2	2	—	2	2	1
<i>L. virgaureae</i> (L.)	—	—	2	1	—	—	—
<i>L. helle</i> ([Den. et Schiff.])	—	2	2	—	2	2	1
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	2	2	1	—	2	1	—
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	—	—	—	—	1	2	1
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	—	—	1	—	—	2	—
<i>Eumedonia eumedon</i> (Esp.)	—	—	2	1	—	1	2
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	—	—	—	1	2	1	—
<i>Cyaniris semiargus</i> (Rott.)	1	2	1	—	1	1	2
<i>Fabriciana adippe</i> (Rott.)	—	—	—	—	1	—	—
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	1	—	1	1	2	—	2
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	2	3	3	3	3	3	3
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	—	—	—	1	1	—	1
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	2	—	2	3	3	2	3
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	3	4	4	4	4	4
<i>Clossiana titania</i> (Esp.)	—	1	2	3	2	—	2
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	1	2	—	—	1	1	—
<i>N. urticae</i> (L.)	1	2	2	1	—	—	—
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	2	2	1	—	2	—	—
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	—	—	—	1	—	—	—
<i>Vanessa cardui</i> (L.)	1	1	1	—	1	1	—
<i>Araschnia levana</i> (L.)	—	1	2	—	1	—	1
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)	—	1	2	1	2	1	1
<i>M. athalia</i> (Rott.)	—	—	2	2	2	2	1
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	2	2	2	2	2	—	2
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	—	—	—	—	—	1	—
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	—	—	—	—	—	1	1
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	4	4	4	4	5	4
<i>E. ligea</i> (L.)	4	4	4	4	4	4	3
<i>E. embla</i> (Thnb.)	—	—	—	—	—	—	2
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	2	1	1	2	1	2	1
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	—	—	—	1	2	—	1
Число видов, S	23	23	30	29	33	26	29

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида						
	59 (UTZM)		65 (IZH)			66 (PCH)	
	I	II	I	II	III	I	II
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	5,32	5,63	7,16	6,48	7,44	5,36	6,23
Индекс Симпсона, D_{Sm}	1,01	1,06	0,83	0,80	0,86	1,08	1,06
Индекс Бергера-Паркера, d	0,21	0,20	0,17	0,16	0,18	0,22	0,21

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
смешанно-крупнотравных лугов горно-лесного пояса Северного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида			
	I	II	III	IV
<i>Papilio machaon</i> L.	—	3	2	2
<i>Driopa mnemosyne</i> (L.)	2	3	3	2
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	2	2	3	2
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	1	—	1	—
<i>P. napi</i> (L.)	4	3	3	4
<i>P. rapae</i> (L.)	2	2	2	3
<i>Pontia daplidice</i> (L.)	1	—	1	1
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	3	2	2	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	2	3
<i>Colias palaeno</i> (L.)	—	2	1	1
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	1	—	2	2
<i>Fixsenia pruni</i> (L.)	1	2	—	2
<i>Lycaena hippothoe</i> (L.)	2	2	2	2
<i>L. virgaureae</i> (L.)	2	2	2	2
<i>L. helle</i> ([Den. et Schiff.])	2	2	2	2
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	2	2	2	2
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	1	—	1	1
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	1	1	2	1
<i>Polyommatus semiargus</i> (Rott.)	2	2	2	2
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	1	—	—	—
<i>Fabriciana adippe</i> (Rott.)	—	1	1	—
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	2	1	2	2
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	4	4	4	4
<i>Clossiana euphrosyne</i> (L.)	3	3	3	3
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	3	3	3
<i>C. thore</i> (Hbn.)	3	3	3	3
<i>C. titania</i> (Esp.)	2	3	3	2
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	1	2	2	2
<i>N. urticae</i> (L.)	1	2	2	2
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	2	—	2	2
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	1	—	—	—
<i>V. cardui</i> (L.)	—	1	—	—
<i>Araschnia levana</i> (L.)	2	3	2	2
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)	2	2	2	2
<i>M. athalia</i> (Rott.)	2	2	2	2
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	3	2	2	2
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	2	3	2	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	4	4	4
<i>E. ligea</i> (L.)	4	4	4	4
<i>E. embla</i> (Thnb.)	1	—	—	—
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	1	—	3	2
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	1	1	—	1
<i>Hesperia comma</i> (L.)	—	—	1	—
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochs.)	—	—	—	1

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида			
	I	II	III	IV
Число видов, S	38	33	38	37
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	7,83	6,73	7,81	7,55
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,71	0,72	0,65	0,69
Индекс Бергера-Паркера, d	0,13	0,14	0,13	0,14

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых смешанно-крупнотравных лугов
горно-лесного пояса Приполярного Урала**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида										
	88 (MP)						98 (USH)				
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V
<i>Papilio machaon</i> L.	–	1	–	–	1	–	1	2	–	–	1
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	1	1	2	–	–	1	–	–	1	–	2
<i>P. napi</i> (L.)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>P. rapae</i> (L.)	1	2	2	2	2	1	1	2	–	2	1
<i>Pontia daplidice</i> (L.)	1	–	1	1	1	1	–	1	–	1	1
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	–	–	1	–	1	1	–	1	–	–	1
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	2	1	2	2	2	2	3	3	3
<i>Colias palaeno</i> (L.)	1	2	2	1	2	1	1	2	3	2	2
<i>Lycaena hippothoe</i> (L.)	2	2	2	2	–	2	2	2	2	2	2
<i>L. helle</i> ([Den. et Schiff.])	1	–	2	2	1	2	1	–	2	1	2
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	–	–	–	1	1	1	1	1	1	–	–
<i>Eumedonia eumedon</i> (Esp.)	–	–	1	1	1	2	–	1	1	–	–
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	–	–	–	–	–	1	1	–	1	–	1
<i>Cyaniris semiargus</i> (Rott.)	2	1	1	–	–	2	–	1	2	–	–
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	–	1	–	1	–	–	1	–	1	–	–
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	–	1	–	2	–	–	2	1	2	–	–
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	2	1	–	2	1	1	2	1	2	2	1
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	–	–	2	1	1	2	–	–	–	1	–
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1
<i>C. freija</i> (Thnb.)	1	–	1	1	–	–	–	1	1	–	2
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	–	–	–	–	1	–	–	1	1	2	2
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>C. thore</i> (Hbn.)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>C. titania</i> (Esp.)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	–	1	2	2	–	–	1	–	1	1	1

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида										
	88 (MP)						98 (USH)				
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V
<i>N. urticae</i> (L.)	–	1	1	–	1	–	1	–	–	1	–
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	–	–	1	1	–	–	1	–	1	–	–
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	1	1	–	–	–	1	1	1	–	–	–
<i>V. cardui</i> (L.)	–	–	1	1	–	1	–	1	1	1	1
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	–	–	1	1	1	–	1	–	1	–	–
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	2	–	–	–	1	2	1	1	2	2	1
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>E. ligea</i> (L.)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>E. embla</i> (Thnb.)	2	1	–	2	2	1	2	1	–	3	3
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	–	–	–	1	–	–	–	1	2	1	2
<i>Pyrgus alveus</i> (Hbn.)	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	2
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	–	–	1	–	1	1	1	–	1	1	–
Число видов, S	23	24	28	29	27	30	29	33	32	27	29
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	5,93	6,21	6,64	6,77	6,72	6,88	6,78	7,28	7,12	6,61	7,13
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,92	0,90	0,95	0,94	0,99	0,94	1,03	1,12	0,11	0,95	0,93
Индекс Бергера-Паркера, d	0,18	0,18	0,19	0,20	0,19	0,20	0,21	0,21	0,19	0,19	0,20

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
смешанно-крупнотравных лугов подгольцового пояса Северного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>Papilio machaon</i> L.	1	2	3	2	3	2
<i>Parnassius phoebus</i> (F.)	—	—	—	2	1	1
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	—	2	—	3	3	3
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	—	—	—	1	2	2
<i>P. napi</i> (L.)	1	1	—	3	3	3
<i>P. rapae</i> (L.)	—	—	1	2	2	3
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	—	—	—	2	3	3
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	—	1	—	2	2	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	—	—	—	2	3	2
<i>Lycaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	—	1	1	3	3	2
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	1	—	1	3	3	3
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	—	—	—	2	3	2
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	—	—	—	2	2	1
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	—	—	—	2	1	—
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	—	—	—	—	1	—
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	2	2	3	3	3	2
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	—	—	—	1	1	2
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	—	—	1	1	—	—
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	3	3	3	3	3	3
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	3	3	3	3	3
<i>C. thore</i> (Hbn.)	3	3	3	3	3	3
<i>C. titania</i> (Esp.)	3	3	3	3	3	3
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	—	—	—	—	—	1
<i>N. urticae</i> (L.)	—	—	—	—	1	1
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	—	—	—	1	—	1
<i>Vanessa cardui</i> (L.)	—	—	—	—	1	—
<i>Araschnia levana</i> (L.)	—	—	—	2	1	2
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	—	—	—	3	2	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	4	4	4	4	4
<i>E. ligea</i> (L.)	4	4	4	4	4	4
<i>Pyrgus malvae</i> (L.)	—	—	—	1	—	—
Число видов, S	10	12	12	27	27	26
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	3,60	3,52	4,01	6,04	6,27	6,02
Индекс Симпсона, D_{Sm}	1,06	1,07	0,95	0,68	0,60	0,61
Индекс Бергера-Паркера, d	0,19	0,20	0,18	0,12	0,14	0,12

Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых нивяниковых лугов средней тайги Русской равнины

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида														
	97 (VUK)		103 (U)					135 (BST)				146 (SR)			
	I	II	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>Papilio machaon</i> L.	—	1	1	—	1	2	1	2	2	2	1	1	2	—	—
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	3	3	2	1	2	2	1	2	2	2	2	3	3	2	3
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	2	1	2	—	1	2	1	2	2	2	2	2	3	1	2
<i>P. napi</i> (L.)	4	4	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>P. rapae</i> (L.)	2	2	2	3	2	1	2	3	2	3	2	3	3	3	3
<i>Pontia daplidice</i> (L.)	—	2	—	—	1	1	—	1	2	—	—	2	—	—	1
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1	2	2	1	2	2	1	—	1	—	2	—	1	2	—
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	—	1	2	—	—	2	2	1	2	2	1	2	1
<i>Colias hyale</i> (L.)	—	—	2	1	2	1	1	2	2	2	2	2	3	2	2
<i>C. palaeno</i> (L.)	1	2	1	—	—	1	2	2	1	—	2	—	—	—	—
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	—	—	1	2	—	2	1	2	3	2	3	2	2	1	2
<i>Fixsenia pruni</i> (L.)	—	—	—	—	—	—	—	2	2	1	2	1	—	1	2
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	2	1	1	2	1	2	1	—	1	—	2	—	2	1	2
<i>Lycaena hippothoe</i> (L.)	2	2	—	1	1	2	—	4	4	4	4	1	2	1	—
<i>L. virgaureae</i> (L.)	4	3	3	4	—	3	4	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>L. helle</i> ([Den. et Schiff.])	2	2	2	2	1	1	—	—	2	1	—	1	2	—	2
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	—	1	—	—	—	1	—	1	—	1	—	1	1	1	2
<i>Cupido minimus</i> (Fsl.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
<i>Plebeius argus</i> (L.)	—	1	1	—	1	—	—	4	4	4	4	2	2	2	1
<i>P. idas</i> (L.)	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	1	—	1
<i>P. optilete</i> (Knoch)	1	—	1	—	1	1	1	—	—	1	—	—	1	—	1
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	2	2	2	2	2	2	2	—	1	1	2	2	2	2	2
<i>A. nicias</i> (Meig.)	—	—	4	—	4	4	4	—	—	—	—	2	1	2	2
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	2	2	3	3	3	3	3	2	—	2	2	3	3	3	3
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>P. amandus</i> (Schn.)	2	—	2	1	2	2	3	—	—	1	2	2	3	2	2

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида														
	97 (VUK)		103 (U)					135 (BST)				146 (SR)			
	I	II	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>P. semiargus</i> (Rott.)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Neptis rivularis</i> (Scop.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1	–	–
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	–	–	1	1	–	–	–	2	1	–	2	2	2	–	2
<i>Fabriciana adippe</i> (Rott.)	–	–	2	–	1	2	1	2	1	–	2	2	2	2	2
<i>F. niobe</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	–	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Issoria lathonia</i> (L.)	–	–	–	1	1	–	–	–	1	1	–	1	–	1	–
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2
<i>Clossiana dia</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	–	2	–	1	1	1	1	2	1	1	2	–	2	2	2
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	3	3	3	2	3	3	4	4	4	4	2	3	3	2
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	1	–	–	–	–	–	1	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>N. urticae</i> (L.)	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	–	1	–
<i>N. io</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	2	2	2	1	1	2	1	1	–	1	–	1	1	–	–
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>V. cardui</i> (L.)	–	–	2	1	–	–	1	1	2	1	–	1	–	1	–
<i>Araschnia levana</i> (L.)	–	1	1	–	2	–	2	2	2	1	2	–	–	1	–
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)	2	1	2	2	2	2	2	–	2	1	–	2	2	2	2
<i>M. athalia</i> (Rott.)	–	–	2	2	2	2	2	–	2	2	2	2	2	2	2
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	–	–	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	–	2
<i>Lasiommata maera</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	2	1	2	2	1	2	–	2
<i>L. petropolitana</i> (F.)	2	2	1	2	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	2
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	1	1	–	–	–	–	–	–	1	1	1	–	–	1	–
<i>C. glycerion</i> (Brkh.)	–	–	–	–	–	–	–	2	2	1	2	2	1	–	2
<i>C. hero</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Maniola jurtina</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	2
<i>Aphantopus hyperantus</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	2	–	1	2	2	1	1	–

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида														
	97 (VUK)		103 (U)					135 (BST)				146 (SR)			
	I	II	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	3	3	3	3	3	3	3	–	1	1	–	3	3	3	3
<i>E. ligea</i> (L.)	3	4	1	–	–	1	1	–	1	1	1	3	3	3	3
<i>Pyrgus alveus</i> (Hbn.)	–	–	1	1	–	–	–	–	–	1	1	–	1	2	–
<i>P. malvae</i> (L.)	1	–	1	–	–	1	–	–	–	2	2	2	–	1	2
<i>P. serratulae</i> (Ramb.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	1	1	1	–	1	2	–	1	2	1	2	2	1	2	2
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	–	–	–	1	–	1	–	1	2	1	2	–	–	2	–
<i>Hesperia comma</i> (L.)	–	–	1	–	–	–	1	1	2	1	1	2	1	1	1
<i>H. sylvanus</i> (Esp.)	–	–	–	–	–	–	–	2	2	2	2	1	2	–	2
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochs.)	–	–	–	–	–	–	–	1	2	2	1	2	–	1	1
Число видов, S	30	32	39	32	35	39	36	40	46	49	45	47	44	44	46
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	7,16	7,27	8,80	7,55	7,40	8,72	8,43	9,35	10,71	11,18	10,91	11,14	10,31	10,45	11,31
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,62	0,65	0,48	0,48	0,44	0,42	0,37	0,34	0,45	0,39	0,41	0,45	0,43	0,41	0,41
Индекс Бергера-Паркера, d	0,12	0,18	0,10	0,09	0,10	0,09	0,08	0,07	0,09	0,08	0,10	0,10	0,09	0,08	0,09

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида								
	65 (IZH)			98 (USH)			140 (GL)		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	2	2	2	2	2	2	2	2	1
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	–	–	1	1	–	2	2	2	2
<i>Hesperia comma</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	1	1
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochs.)	–	–	–	–	–	–	1	–	–
Число видов, S	33	32	29	28	27	27	43	42	41
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	7,21	7,10	6,57	6,24	4,89	5,33	9,23	9,00	8,82
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,59	0,48	0,62	0,69	0,66	0,58	0,45	0,42	0,54
Индекс Бергера-Паркера, d	0,11	0,10	0,12	0,11	0,10	0,09	0,09	0,08	0,10

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
смешанно-мелкотравных лугов горно-лесного пояса Приполярного Урала**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида			
	88 (MP)		98 (USH)	
	I	II	I	II
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	4	4	4	4
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	—	—	1	1
<i>P. napi</i> (L.)	4	3	4	4
<i>P. rapae</i> (L.)	1	—	1	1
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	2	1	—	—
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	4	4	4	3
<i>Colias hyale</i> (L.)	1	—	—	—
<i>C. palaeno</i> (L.)	2	3	3	2
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	1	—	—	—
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	2	—	—	—
<i>Cupido minimus</i> (Fsl.)	2	2	2	2
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	2	2	2	2
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	—	2	2	1
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	—	1	1	—
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	3	3	3	3
<i>P. semiargus</i> (Rott.)	2	3	3	3
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	—	—	—	1
<i>Issoria lathonia</i> (L.)	1	—	—	—
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	2	—	2	—
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	1	1	—	—
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	1	—	—	3
<i>C. freija</i> (Thnb.)	—	—	2	—
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	1	—	1	—
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	3	3	3
<i>Nymphalis urticae</i> (L.)	—	—	1	—
<i>Vanessa cardui</i> (L.)	—	1	—	—
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	2	2	3	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	4	4	4	4
<i>E. ligea</i> (L.)	4	4	4	4
<i>E. embla</i> (Thnb.)	2	2	3	2
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	—	—	2	1
<i>Pyrgus malvae</i> (L.)	—	—	1	—
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	3	3	—	2
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	1	—	—	2
Число видов, S	25	19	25	21
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	5,48	4,60	5,32	5,07
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,93	1,18	1,03	1,111
Индекс Бергера-Паркера, d	0,18	0,22	0,21	0,22

Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых клеверных лугов северной и средней тайги Русской равнины

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида																
	65 (IZH)			103 (U)					135 (BST)				146 (SR)				
	I	II	III	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	I	II	III	IV	V
<i>Papilio machaon</i> L.	–	–	–	1	–	–	1	1	1	2	1	1	1	2	–	–	1
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	1	–	1	1	–	1	1	–	–	1	–	1	1	1	–	1	–
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	1	–	–	1	1	–	2	–	2	–	–	2	2	1	2	2	2
<i>Pieris napi</i> (L.)	1	1	1	3	3	2	3	3	3	2	2	3	3	2	3	2	2
<i>Pieris rapae</i> (L.)	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	3	3	3	2
<i>Pontia daplidice</i> (L.)	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1	–	–	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	2	1	–	–
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	–	1	1	1	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–
<i>Colias hyale</i> (L.)	1	–	1	1	2	2	1	1	2	2	1	1	1	1	2	2	1
<i>Colias palaeno</i> (L.)	–	–	–	–	1	–	1	1	–	–	2	1	–	–	–	–	–
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	–	–	–	–	1	2	–	1	3	2	2	1	2	3	2	2	2
<i>Lycaena hippothoe</i> (L.)	–	1	1	2	1	–	1	–	2	2	3	2	3	3	1	2	3
<i>L. virgaureae</i> (L.)	–	–	–	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	3	4	3	3
<i>Plebeius argus</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	3	3	3	3	1	–	–	–	1
<i>P. idas</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	2	–	–	–	–	–	–
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	2	2	2	2	2	1	–	1	2	1	1	2	1	2	2	2	1
<i>A. nicias</i> (Meig.)	–	–	–	3	3	4	3	3	–	–	–	–	–	–	2	–	–
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	–	–	–	2	2	1	–	1	–	–	1	1	–	2	2	1	–
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	5	4	5	4	5	4
<i>P. amandus</i> (Schn.)	–	2	–	2	2	2	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2
<i>P. semiargus</i> (Rott.)	4	4	4	3	3	4	3	3	3	3	3	3	4	3	4	3	4
<i>Fabriciana adippe</i> (Rott.)	–	–	–	–	1	1	–	–	–	2	2	2	–	2	2	2	–
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	–	–	–	2	1	–	1	1	2	2	2	2	2	–	–	–	1
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	–	–	1	2	2	3	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1
<i>Clossiana euphrosyne</i> (L.)	–	1	1	1	–	2	1	1	2	–	1	–	1	2	1	2	1
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	1	1	1	2	2	3	2	2	3	3	3	3	2	2	2	2	2

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида																
	65 (IZH)			103 (U)					135 (BST)				146 (SR)				
	I	II	III	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	I	II	III	IV	V
<i>Nymphalis urticae</i> (L.)	1	1	–	1	1	2	2	2	1	2	1	1	2	2	2	2	2
<i>Araschnia levana</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	1	2	–	1	–
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)	–	1	1	2	1	–	1	1	–	–	–	–	1	1	2	–	1
<i>Melitaea athalia</i> (Rott.)	–	–	–	–	1	1	2	–	–	–	–	–	–	1	2	–	1
<i>Lasiommata maera</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1	–	–	1	–	–
<i>L. petropolitana</i> (F.)	–	–	–	1	1	–	1	2	2	1	–	2	–	–	1	–	–
<i>Coenonympha glycerion</i> (Brkh.)	–	–	–	–	–	–	–	–	2	1	1	2	2	1	–	–	2
<i>Aphantopus hyperantus</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	2	–	2	–	–	–	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	1	2	2	3	2	2	2	3	–	–	–	–	1	2	2	2	–
<i>Erebia ligea</i> (L.)	2	2	1	3	3	3	2	3	–	–	–	–	2	2	2	2	2
<i>Pyrgus alveus</i> (Hbn.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	2	–	1	–
<i>P. malvae</i> (L.)	–	–	–	–	1	–	1	1	1	–	1	–	2	–	2	–	1
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	–	1	1	–	2	1	1	1	2	1	1	–	2	–	2	1	1
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	–	–	–	–	–	1	1	1	1	–	–	1	–	–	1	1	–
<i>Hesperia comma</i> (L.)	–	–	–	–	2	–	1	1	2	1	–	2	1	1	2	–	2
<i>Hesperia sylvanus</i> (Esp.)	–	–	–	–	–	–	–	–	2	1	3	2	–	1	–	2	–
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochs.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
Число видов, S	13	15	16	25	28	24	30	26	27	25	30	30	32	30	29	26	28
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	2,81	3,08	3,10	5,13	5,73	5,00	6,05	5,56	5,20	5,15	6,18	6,11	6,75	6,51	6,38	5,13	5,42
Индекс Симпсона, D_{Sm}	1,23	1,31	1,24	0,98	0,77	0,81	0,92	0,74	1,02	0,72	0,96	0,81	0,71	0,90	0,69	0,80	0,78
Индекс Бергера-Паркера, d	0,23	0,22	0,21	0,18	0,16	0,17	0,17	0,15	0,18	0,15	0,17	0,14	0,13	0,17	0,13	0,16	0,13

Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых клеверных лугов Северного Приуралья и горно-лесного пояса Приполярного Урала

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида							
	97 (VUK)		98 (USH)			152 (JA)		
	I	II	I	II	III	I	II	III
<i>Papilio machaon</i> L.	–	–	–	–	–	1	1	1
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	1	–	1	1	1	1	1	1
<i>P. napi</i> (L.)	2	2	2	2	2	3	3	3
<i>P. rapae</i> (L.)	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Pontia daplidice</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	–	1	–	1	–	2	2	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	–	–	2	3	1	2	1	1
<i>Colias hyale</i> (L.)	1	–	–	1	1	2	–	1
<i>C. palaeno</i> (L.)	–	–	–	2	1	1	1	1
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	–	–	1	–	–	1	1	1
<i>Lycaena hippothoe</i> (L.)	–	–	2	2	1	2	–	1
<i>L. virgaureae</i> (L.)	1	1	–	–	–	2	2	2
<i>Plebeius argus</i> (L.)	–	–	–	1	–	1	2	1
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	1	1	1	1	–	1	2	1
<i>A. eumedon</i> (Esp.)	1	–	–	–	–	–	–	1
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	5	5	5	4	5	5	3	5
<i>P. amandus</i> (Schn.)	–	–	–	–	–	2	2	1
<i>P. semiargus</i> (Rott.)	3	3	2	4	2	4	5	4
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	–	–	–	–	–	2	2	3
<i>Clossiana euphrosyne</i> (L.)	–	–	–	–	1	–	–	1
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	1	–	2	2	2	2	2	2
<i>Nymphalis urticae</i> (L.)	1	–	–	–	–	2	2	2
<i>Araschnia levana</i> (L.)	–	–	–	–	–	1	–	–
<i>Melitaea diamina</i> (Lang)	–	–	–	–	–	2	–	1
<i>M. athalia</i> (Rott.)	–	–	–	–	–	2	1	1
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	–	–	2	1	2	–	1	–
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	–	1	3	3	3	2	3	3
<i>E. ligea</i> (L.)	1	2	3	3	3	3	3	3
<i>Pyrgus malvae</i> (L.)	–	–	1	–	–	–	1	–
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	–	–	2	–	2	2	–	2
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	–	–	–	–	–	1	1	1
<i>Hesperia comma</i> (L.)	–	–	–	–	–	–	1	–
Число видов, <i>S</i>	12	11	16	17	16	27	27	28
Индекс Маргалефа, <i>D_{Mg}</i>	3,78	2,85	3,76	4,02	3,65	5,55	5,57	5,89
Индекс Симпсона, <i>D_{Sm}</i>	1,08	1,11	1,02	0,83	1,09	0,85	0,91	0,76
Индекс Бергера-Паркера, <i>d</i>	0,19	0,20	0,18	0,15	0,19	0,15	0,17	0,14

Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых сфагновых болот средней тайги Русской равнины

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида													
	103 (U)						135 (BST)				152 (JA)			
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>Papilio machaon</i> L.	–	1	1	–	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	–	2	1	–	2	1	2	1	–	1	–	1	–	–
<i>P. napi</i> (L.)	3	3	2	3	3	3	3	2	3	2	2	2	2	1
<i>P. rapae</i> (L.)	2	3	2	1	2	2	3	2	2	2	1	1	2	2
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1	1	1	–	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	3	3	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	3	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	4	3	4	3	3	4	3	3	3	4	3	4	4	4
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	1	1	–	–	1	–	2	2	–	1	–	–	–	–
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	4	3	3	3	3	3	2	3	2	2	3	3	3	3
<i>Lycaena hippothoe</i> (L.)	–	–	–	1	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2
<i>L. helle</i> (Den. et Schiff.)	2	2	2	2	2	2	2	2	–	1	1	1	2	2
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	2	2	2	2	2	–	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Plebeius argus</i> (L.)	–	1	–	–	–	–	4	4	4	3	2	2	2	2
<i>P. idas</i> (L.)	1	–	–	1	–	–	2	2	1	2	1	2	2	1
<i>P. optilete</i> (Knoch)	3	3	3	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	1	–	–	1	–	1	–	–	–	1	–	–	1	1
<i>Polyommatus semiargus</i> (Rott.)	2	2	1	–	2	2	1	–	–	–	–	1	–	1
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	1	2	–	1	1	–	2	1	1	1	1	–	–	1
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	4	4	3	4	3	4	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3	4	4	4	4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	3	3	1	3	2	2	2	3	3	3	4	3	4	4
<i>C. angarensis</i> (Ersh.)	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	2	2	3	2	2	2	2	3	2	2	3	2	2	2
<i>C. freija</i> (Thnb.)	3	3	2	2	–	2	–	–	–	–	2	2	3	2

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида													
	103 (U)						135 (BST)				152 (JA)			
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	1	–	1	–	–	–	–	1	–	1	1	2	1	1
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	2	3	3	2	3	3	2	2	3	2	3	3	3
<i>Clossiana thore</i> (Hbn.)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	2	1	–	1	2	–	2	1	2	1	1	2	1	1
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	1	1	1	–	1	–	1	2	–	–	1	1	–	–
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	3	2	2	2	2	2	–	–	1	–	2	2	2	1
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	1	1	–	–	–	–	–	–	1	–	1	1	–	1
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	3	2	3	2	2	4	4	4	4	2	3	3	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	3	2	2	1	2	2	–	–	–	–	2	2	2	2
<i>E. ligea</i> (L.)	2	2	1	1	2	2	1	–	–	–	2	1	2	2
<i>E. embla</i> (Thnb.)	3	2	2	1	1	2	–	–	1	1	3	3	2	2
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	3	3	3	2	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	2	1	1	1	1	1	1	1	–	–	1	–	–	1
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	–	1	–	–	–	–	1	–	–	–	1	1	–	–
Число видов, S	31	33	31	27	33	28	30	28	25	28	33	34	29	33
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	6,36	6,46	6,63	5,56	6,52	5,54	6,26	6,13	5,66	5,72	6,53	6,43	5,86	6,39
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,64	0,62	0,56	0,68	0,59	0,60	0,51	0,55	0,63	0,66	0,68	0,66	0,60	0,66
Индекс Бергера-Паркера, d	0,14	0,16	0,12	0,16	0,13	0,15	0,10	0,11	0,19	0,14	0,14	0,13	0,12	0,15

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
сфагновых болот крайнесеверной тайги Русской равнины и Приполярного Урала**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида				
	59 (UTZM)		88 (MP)		98 (USH)
	I	II	I	II	
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	–	–	–	1	1
<i>Pieris napi</i> (L.)	3	3	2	2	2
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1	2	–	–	–
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	1	2	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	4	4	3	4	4
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	2	3	2	2	2
<i>Lycaena hippothoe</i> (L.)	2	–	2	2	2
<i>Plebeius argus</i> (L.)	–	–	2	2	–
<i>P. idas</i> (L.)	–	–	2	1	2
<i>P. optilete</i> (Knoch)	3	3	3	2	3
<i>Issoria eugenia</i> (Ev.)	2	2	–	–	–
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	2	–	–	–	–
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	4	3	4	4	4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	3	4	3	3	3
<i>C. angarensis</i> (Ersh.)	1	2	–	–	–
<i>C. euphrosyne</i> (L.)	–	2	2	2	2
<i>C. freija</i> (Thnb.)	3	3	3	3	3
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	3	2	2	2	1
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	2	2	3	2
<i>C. thore</i> (Hbn.)	–	–	2	2	2
<i>C. titania</i> (Esp.)	1	–	2	2	3
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	–	–	2	1	–
<i>Lasiommata petropolitana</i> (F.)	–	–	–	1	1
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	3	3	3	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	–	1	2	1	1
<i>E. ligea</i> (L.)	–	–	1	1	1
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	1	1	–	–	–
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	3	3	3	3	3
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pall.)	–	–	2	2	–
Число видов, S	20	19	24	24	23
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	4,69	4,24	5,12	5,08	4,92
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,72	0,66	0,76	0,81	0,69
Индекс Бергера-Паркера, d	0,12	0,14	0,17	0,17	0,14

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
сфагновых болот восточного макросклона Полярного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида				
	I	II	III	IV	V
<i>Papilio machaon</i> L.	1	–	–	1	–
<i>Pieris napi</i> (L.)	3	4	3	4	4
<i>P. rapae</i> (L.)	1	–	1	1	1
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	–	–	–	1	–
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	1	2	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	4	3	4	2	4
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	4	4	4	4	4
<i>Polyommatus eros</i> (Ochs.)	1	–	1	–	1
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	2	1	2	2	3
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	3	3	3	3	3
<i>C. freija</i> (Thnb.)	4	4	4	4	4
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	4	3	3	4	3
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	3	2	2	2	2
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	–	1	–	–	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	3	2	3	3
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	–	–	1	1	–
<i>E. disa</i> (Thnb.)	4	4	4	4	4
<i>E. embla</i> (Thnb.)	4	3	4	4	4
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	3	3	2	3	3
<i>E. rossii</i> (Curt.)	3	2	3	3	3
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	–	–	1	1	–
<i>E. dabanensis</i> Ersh.	1	1	–	–	–
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	4	3	3	3	3
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)	4	3	3	4	4
<i>Oe. magna</i> Gr.	1	–	1	1	1
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	2	3	2	2	2
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	3	2	2	2	2
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	2	1	2	2	1
Число видов, S	25	22	25	27	23
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	5,17	4,86	4,99	5,26	4,84
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,84	0,94	0,87	0,82	0,89
Индекс Бергера-Паркера, d	0,15	0,18	0,18	0,17	0,16

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
ерниковых тундр Русской равнины**

Название вида	ЛФ, учетный участок, балл обилия вида								
	32 (JAM)				41 (CHR)		42 (CH)		
	I	II	III	IV	I	II	I	II	III
<i>Papilio machaon</i> L.	—	1	—	—	—	1	—	1	—
<i>Pieris napi</i> (L.)	3	2	2	3	4	4	3	3	3
<i>P. rapae</i> (L.)	1	—	—	—	1	—	1	1	—
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	—	—	—	—	—	—	2	2	1
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	—	—	—	—	—	1	1	1	—
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	2	2	2	2	2	1	2
<i>Colias hecla</i> Lfbv.	—	—	1	1	—	1	—	—	1
<i>C. palaeno</i> (L.)	4	4	3	4	3	2	3	3	3
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	—	—	—	—	1	—	1	—	—
<i>Lycaena phlaeas</i> (L.)	—	—	—	—	—	2	—	—	1
<i>L. hippothoe</i> (L.)	—	—	—	—	2	2	1	1	1
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	2	2	3	3	2	3	2	2	2
<i>Polyommatus eros</i> (Ochs.)	—	—	—	—	—	—	1	2	2
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	1	2	2	2	2	2	1	2	1
<i>B. alaskensis</i> (Holl.)	—	—	—	—	—	—	—	1	—
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	3	4	4	4	4	3	3	4	4
<i>C. freija</i> (Thnb.)	3	3	3	3	3	3	4	3	4
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>C. improba</i> (Butl.)	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>C. thore</i> (Hbn.)	2	—	—	1	—	1	—	—	1
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	1	—	—	—	—	1	—	—	1
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)	—	1	—	—	1	—	1	1	—
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	4	4	4	4	4	4	2	2	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	—	—	—	—	2	2	1	1	2
<i>E. jeniseiensis</i> Tryb.	2	3	2	2	—	—	—	—	—
<i>E. disa</i> (Thnb.)	2	2	2	2	2	1	4	4	4
<i>E. embla</i> (Thnb.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	—	1	—	—	1	1	—	—	—
<i>E. rossii</i> (Curt.)	2	1	1	1	2	1	2	2	2
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	2	2	2	2	—	2	2	2	3
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	2	2	2	2	2	2	3	3	3
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	—	—	—	—	4	4	2	2	3
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	—	—	—	—	—	—	1	1	2
<i>Pyrgus andromedae</i> (Wall.)	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>P. centaureae</i> (Ramb.)	2	1	—	—	2	2	2	2	2
Число видов, <i>S</i>	22	21	18	23	22	24	26	26	25
Индекс Маргалефа, <i>D_{Mg}</i>	4,78	4,66	4,33	4,93	4,91	5,17	5,25	5,25	4,99
Индекс Симпсона, <i>D_{Sm}</i>	0,87	0,89	0,88	0,82	0,85	0,79	0,85	0,87	0,90
Индекс Бергера-Паркера, <i>d</i>	0,17	0,18	0,18	0,18	0,17	0,15	0,16	0,16	0,17

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
ерниковых тундр восточного макросклона Полярного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Papilio machaon</i> L.	—	1	1	1	—	1	1
<i>Pieris napi</i> (L.)	3	3	2	2	3	3	3
<i>P. rapae</i> (L.)	1	—	1	1	1	2	1
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	2	2	2	2	2	2	2
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	1	1	—	1	1	—	1
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	—	1	2	2	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	2	2	3	3	3	3	3
<i>Lycaena phlaeas</i> (L.)	2	—	2	—	—	2	2
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	3	3	3	3	3	3	3
<i>Polyommatus eros</i> (Ochs.)	2	—	—	1	1	—	—
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	2	1	1	2	2	2	2
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	3	3	3	3	3	3	3
<i>C. angarensis</i> Ersh.	2	1	1	2	1	1	1
<i>C. freija</i> (Thnb.)	4	4	4	4	4	4	4
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	2	2	3	2	3	2	2
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	3	2	2	2	2	2
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	1	—	—	—	1	—	1
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	3	2	2	3	3	2	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	1	1	1	2	—	—	—
<i>E. disa</i> (Thnb.)	4	4	4	4	4	4	4
<i>E. rossii</i> (Curt.)	3	2	2	3	2	3	2
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	4	3	4	3	3	3	3
<i>E. discoidalis</i> (Crb.)	2	1	—	1	1	2	2
<i>E. dabanensis</i> Ersh.	—	1	1	—	—	—	—
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	3	3	4	4	4	3	4
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	1	—	—	—	—	—	—
<i>Oe. magna</i> Gr.	—	1	—	—	—	—	—
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	4	3	4	3	3	4	4
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	2	2	1	2	2	2	2
<i>Pyrgus andromedae</i> (Wall.)	—	—	1	—	1	—	—
<i>P. centaureae</i> (Ramb.)	2	—	2	2	—	1	—
Число видов, S	27	23	24	24	23	22	24
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	5,26	4,73	4,64	4,63	4,52	4,33	4,75
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,58	0,71	0,62	0,67	0,71	0,69	0,66
Индекс Бергера-Паркера, d	0,11	0,13	0,12	0,12	0,13	0,12	0,11

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
ерниковых тундр Приполярного Урала**

Название вида	Учетный участок, год наблюдений, балл обилия вида					
	I		II		III	
	2000	2019	2000	2019	2000	2019
<i>Papilio machaon</i> L.	–	2	–	2	–	1
<i>Parnassius phoebus</i> (F.)	–	–	–	2	–	2
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	2	2	1	2	–
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	–	1	–	2	–	–
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	–	–	–	–	1	–
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	–	–	1	1	–	1
<i>Colias palaeno</i> (L.)	2	3	2	3	2	2
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	–	2	–	–	–	2
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	2	3	2	4	2	3
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	1	1	–	–	–	2
<i>B. alaskensis</i> (Holl.)	3	–	2	–	–	–
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	1	3	–	2	–	3
<i>C. angarensis</i> (Ersh.)	2	3	2	3	2	3
<i>C. freija</i> (Thnb.)	–	–	–	2	–	3
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	–	2	–	3	–	1
<i>Nymphalis xanthomelas</i> (Esp.)	–	–	1	–	–	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	2	2	2	2	2	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	5	3	5	3	5	2
<i>E. ligea</i> (L.)	1	–	1	2	2	3
<i>E. disa</i> (Thnb.)	1	3	2	2	2	2
<i>E. embla</i> (Thnb.)	–	2	–	2	–	1
<i>E. discoidalis</i> (Krb.)	–	–	–	1	–	2
<i>E. rossii</i> (Curt.)	2	2	2	2	2	2
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	–	1	–	–	1	–
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	2	3	2	2	2	3
<i>Oe. melissa</i> (F.)	1	–	2	1	2	–
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	2	1	2	2	2	2
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	1	2	2	2	2	2
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	1	3	–	2	1	2
Число видов, S	19	20	17	23	20	22
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	4,14	4,33	3,96	4,56	4,20	4,71
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,32	0,45	0,36	0,51	0,32	0,39
Индекс Бергера-Паркера, d	0,15	0,18	0,19	0,13	0,15	0,14

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
ерниковых тундр Северного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида		
	I	II	III
<i>Papilio machaon</i> L.	2	2	2
<i>Parnassius phoebus</i> (F.)	2	1	2
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	2	2
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	2	2	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2	2	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	3	3	3
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	2	1	1
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	2	1	1
<i>Lycaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	1	1	1
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	4	5	4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	–	–	1
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	2	2
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	1	–	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	1	–	–
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	1	–	–
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	4	3	3
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	4	3	4
Число видов, S	15	12	14
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	3,63	3,23	3,50
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,78	1,02	0,71
Индекс Бергера-Паркера, d	0,15	0,21	0,14

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
мохово-кустарничковых тундр Русской равнины**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида			
	I	II	III	IV
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	–	1	–
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	1	2	–	–
<i>Colias hecla</i> Lfbv.	–	–	1	–
<i>C. palaeno</i> (L.)	4	4	3	4
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	2	–	2	3
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stich.)	–	1	1	1
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	–	3	3	1
<i>C. chariclea</i> (Shn.)	1	–	–	–
<i>C. freija</i> (Thnb.)	1	–	2	–
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	–	1	1	2
<i>C. improba</i> (Butl.)	–	–	–	1
<i>C. polaris</i> (Bsd.)	1	–	–	1
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	2	–	1	2
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	2	3	4	3
<i>Erebia jeniseiensis</i> Tryb.	1	1	1	1
<i>E. disa</i> (Thnb.)	1	–	3	2
<i>E. rossii</i> (Curt.)	1	1	2	1
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	3	–	2	1
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	4	4	4	4
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	4	4	4	4
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	1	–	1	1
Число видов, S	17	10	17	16
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	3,99	2,27	3,89	3,51
Индекс Симпсона, D_{Sm}	1,52	1,47	1,20	1,45
Индекс Бергера-Паркера, d	0,27	0,22	0,21	0,22

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
мохово-кустарничковых тундр восточного макросклона Полярного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида			
	I	II	III	IV
<i>Papilio machaon</i> L.	–	–	1	–
<i>Panassius phoebus</i> (F.)	1	–	–	–
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	2	2	2
<i>P. rapae</i> (L.)	1	–	1	1
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	2	2	2	1
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	1	2	1	1
<i>Colias hecla</i> Lfbv.	–	–	2	2
<i>C. palaeno</i> (L.)	2	2	2	2
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	1	2	2	1
<i>Agriades glandon</i> (Prun.)	1	3	–	1
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	4	4	4	4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	2	3	3	2
<i>C. freija</i> (Thnb.)	3	3	2	3
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	2	2	2	2
<i>C. polaris</i> (Bsd.)	3	3	4	3
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	1	–	1	–
<i>C. tritonia</i> (Bob.)	1	–	–	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	1	1	1	2
<i>Erebia disa</i> (Thnb.)	3	3	3	3
<i>E. rossii</i> (Curt.)	4	4	4	4
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	3	3	3	3
<i>E. dabanensis</i> Ersh.	4	4	4	4
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	2	2	2	2
<i>Oe. melissa</i> (F.)	2	1	2	2
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	2	2	2	2
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	2	3	3	3
<i>Pyrgus andromedae</i> (Wall.)	–	1	–	1
<i>P. centaureae</i> (Ramb.)	1	2	2	2
Число видов, S	26	22	25	25
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	4,88	4,12	4,79	4,62
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,85	0,93	0,86	0,85
Индекс Бергера-Паркера, d	0,15	0,17	0,15	0,14

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
мохово-кустарничковых тундр Приполярного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида		
	I	II	III
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	1	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	1	–	2
<i>Colias palaeno</i> (L.)	2	2	2
<i>Lycaena hippothoe</i> (L.)	1	1	1
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	2	2	2
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	4	3	4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	1	1	–
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	2	3	2
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	3	3	3
<i>E. disa</i> (Thnb.)	4	4	4
<i>E. rossii</i> (Curt.)	4	4	4
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	2	–	1
<i>Oe. melissa</i> (F.)	–	2	1
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	3	4	3
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	2	–	1
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	–	–	1
Число видов, S	14	12	14
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	3,30	3,11	3,43
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,90	0,94	0,82
Индекс Бергера-Паркера, d	0,16	0,17	0,16

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
луговинных тундр восточного макросклона Полярного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида				
	I	II	III	IV	V
<i>Papilio machaon</i> L.	1	–	1	1	–
<i>Pieris napi</i> (L.)	2	2	2	2	2
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	1	–	2	2	2
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	–	1	–	1	–
<i>Colias hecla</i> Lfbv.	3	3	3	3	3
<i>Colias palaeno</i> (L.)	2	1	3	2	2
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch)	2	2	2	2	2
<i>Agriades glandon</i> (Prun.)	3	1	–	–	1
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	4	4	4	4	4
<i>Clossiana eunomia</i> (Esp.)	3	2	2	3	2
<i>C. freija</i> (Thnb.)	2	3	3	3	3
<i>C. frigga</i> (Thnb.)	–	1	2	1	2
<i>C. polaris</i> (Bsd.)	3	3	4	3	4
<i>C. selene</i> ([Den. et Schiff.])	–	1	–	–	–
<i>Erebia disa</i> (Thnb.)	4	4	4	4	4
<i>E. rossii</i> (Curt.)	3	4	4	4	3
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	4	3	4	3	4
<i>E. dabanensis</i> Ersh.	4	3	3	4	2
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	2	2	2	3	2
<i>Oe. melissa</i> (F.)	2	1	2	2	2
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	2	1	–	2	1
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	3	3	3	3	3
<i>Pyrgus centaureae</i> (Ramb.)	2	1	–	2	1
Число видов, S	18	17	16	18	12
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	4,39	4,00	3,88	4,21	3,25
Индекс Симпсона, D_{Sm}	0,69	0,70	0,81	0,75	1,01
Индекс Бергера-Паркера, d	0,12	0,12	0,14	0,13	0,18

**Состав, показатели обилия и видового разнообразия булавоусых чешуекрылых
лишайников тундр восточного макросклона Полярного Урала**

Название вида	Учетный участок, балл обилия вида						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Pieris napi</i> (L.)	1	–	1	1	1	1	–
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	–	–	2	–	1	–	1
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	2	2	2	–	–	1	–
<i>Clossiana freija</i> (Thnb.)	1	–	1	1	–	–	–
<i>C. polaris</i> (Bsd.)	2	2	3	2	2	2	2
<i>Erebia disa</i> (Thnb.)	1	2	2	2	2	1	1
<i>E. rossii</i> (Curt.)	3	4	3	4	4	3	3
<i>E. fasciata</i> (Butl.)	2	2	2	3	2	2	1
<i>E. dabanensis</i> Ersh.	3	2	3	4	4	2	–
<i>Oeneis bore</i> (Schn.)	2	–	–	–	–	–	–
<i>Oe. melissa</i> (F.)	5	5	4	4	4	4	4
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	2	2	1	1	–	2	2
Число видов, S	12	8	11	10	11	9	7
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	2,76	2,03	2,64	2,50	2,49	2,12	1,68
Индекс Симпсона, D_{Sm}	1,15	1,47	1,06	0,88	0,97	1,22	1,52
Индекс Бергера-Паркера, d	0,23	0,26	0,22	0,20	0,21	0,24	0,33

**Перечень (список) видов булавоусых чешуекрылых, включенных
в третье издание Красной книги Республики Коми**

Семейство Парусники – Papilionidae

Парусник феб – *Parnassius phoebus* (Fabricius, 1793). Статус 3 – редкий вид.

Численность локальных популяций и субпопуляций в разные годы подвержена сильным колебаниям (псевдооброту). Относительно стабильные популяционные группировки встречаются в высокогорной части Приполярного Урала, где находится зона экологического оптимума вида на территории Уральской горной страны. Численность и встречаемость парусника феба в других районах Урала значительно ниже.

Основным лимитирующим фактором является трансформация и разрушение местообитаний в процессе строительства дорог и прокладки трубопроводов, при изыскательских и геологоразведочных работах, выпасе оленьих стад, на туристических маршрутах. Серьезнейшую опасность состоянию вида представляет подрыв основной кормовой базы его гусениц – родиолы розовой – в результате браконьерского сбора золотого корня. Численность локальных популяций и субпопуляций может сильно пострадать из-за коммерческого вылова бабочек, так как особи североуральских популяций высоко ценятся у коллекционеров.

Вид включен в Приложение 3 к Красной книге Российской Федерации, Красные книги НАО (статус 3), ЯНАО (статус 3), Свердловской области (статус 3), ХМАО (статус 4).

Парусник мнемозина – *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758). Статус 2 – сокращающийся в численности вид.

На территории Республики Коми локально распространен на Северном Урале, на территории южной, средней и северной тайги Русской равнины, известны единичные местонахождения в подзоне крайнесеверной тайги. Основными местообитаниями вида являются разнотравные пойменные луга, лесные опушки. Бабочки имеют небольшой радиус индивидуальной активности, поэтому популяционные группировки вида обычно четко локализованы и изолированы друг от друга. Относительно многочисленная и стабильная метапопуляция вида находится на территории Печоро-Илычского заповедника и его буферной зоны. В других районах республики очень редок и локален, в ряде районов (МО-ГО «Ухта», МОМР «Сосногорск», «Ижемский», «Удорский») наблюдается устойчивая тенденция к снижению численности популяционных группировок, локализации и инсу-

ляризации мест их обитаний. Основным лимитирующим фактором является нарушение и трансформация местообитаний при сенокосении, строительных работах, сборе дикоросов, при значительной рекреационной нагрузке.

В качестве лимитирующего фактора надо рассматривать и узкую трофическую специализацию гусениц, которые развиваются только на хохлатках, в свою очередь включенных в региональную Красную книгу. Угрозу численности также может представлять коммерческий вылов бабочек, т.к. местный подвид высоко ценится у коллекционеров.

Вид включен в Красные книги Российской Федерации (статус 2), Архангельской (статус 2), Вологодской (статус 2), Кировской (статус 3) областей, Пермского края (статус 2), НАО (статус 3), ХМАО (статус 4).

Семейство Голубянки – Lycaenidae

Голубянка арктическая – *Agriades glandon aquilo* (Boisduval, 1832). В Приложении 1 ко второму изданию Красной книги Республики Коми данный вид приводился как голубянка гландон – *Agriades glandon* (Prunner, 1798). Для того чтобы подчеркнуть необходимость охраны именно арктических популяций рекомендовано указывать название подвида, распространенного в Республике Коми. Статус 3 – редкий вид.

В Республике Коми локально встречается на Полярном Урале, в заполярном Приуралье, на севере Приполярного Урала. Основными местообитаниями вида являются луговинные, кустарничково-моховые, каменистые лишайниковые тундры. Известные локальные популяции вида очень малочисленны, некоторые группировки (в бассейне рек Кара, Силоваяха, Хальмер-Ю, Кожим), в последнее десятилетие оказались в зоне хозяйственной деятельности человека, что создало прямую угрозу их существованию. На этом основании голубянка арктическая рекомендована для перевода из списка видов, нуждающихся в особом внимании и бионадзоре, в основной список охраняемых видов Красной книги Республики Коми.

Основным лимитирующим фактором является трансформация и разрушение местообитаний в процессе строительства дорог и прокладки трубопроводов, при изыскательских и геологоразведочных работах, выпасе оленьих стад. Угрозу численности также может представлять коммерческий вылов бабочек, т.к. тундровый подвид высоко ценится у коллекционеров. Вид включен в Приложение к Красной книге ЯНАО.

Голубянка таймырская – *Polyommatus eros taimyrensis* Korshunov, 1982. Статус 3 – редкий вид. В Приложении 1 ко второму изданию Красной книги Республики Коми данный вид приводился как голубянка эрос – *Polyommatus eros kamtschadalis* (Sheljuzhko,

1933). Для того чтобы подчеркнуть необходимость охраны именно гипоарктических популяций рекомендовано указывать название подвида, распространенного в Республике Коми.

В Республике Коми встречается на Полярном Урале, в заполярном и полярном Приуралье, на севере Приполярного Урала. Основными местообитаниями вида являются луговинные, ерниковые тундры, разнотравные пойменные луговины, ивняки, бечевники. Известные локальные популяции вида очень малочисленны, некоторые группировки (в бассейне рек Хальмер-Ю, Кожим) в последнее десятилетие оказались в зоне хозяйственной деятельности человека, что создало прямую угрозу их существованию. На этом основании голубянка таймырская рекомендована для перевода из списка видов, нуждающихся в особом внимании и бионадзоре, в основной список охраняемых видов Красной книги Республики Коми. Основным лимитирующим фактором является трансформация и разрушение местообитаний в процессе строительства дорог и прокладки трубопроводов, при изыскательских и геологоразведочных работах, выпасе оленьих стад. Угрозу численности также может представлять коммерческий вылов бабочек, т.к. гипоарктический подвид высоко ценится у коллекционеров.

Вид включен в Приложение к Красной книге ЯНАО.

Семейство Нимфалиды – Nymphalidae

Шашечница идуна – *Euphydryas iduna* (Dalman, 1816). Статус 3 – редкий вид.

Известны три местонахождения малочисленных локальных популяций в заполярном Приуралье (МОГО «Воркута»). Местообитаниями вида являются ерниковые тундры, бугристые болота, елово-березовые редколесья, пойменные разнотравные ивняки и луговины.

Основной лимитирующий фактор – нарушение естественных местообитаний вида при строительстве дорог, прокладке трубопроводов, проведении изыскательских и геологоразведочных работ. Вблизи населенных пунктов (г. Воркута) численность локальных популяций может снизиться из-за вытаптывания биотопов людьми, захламления бытовым и техническим мусором.

Вид включен в Красные книги НАО (статус 3), ЯНАО (бионадзор).

Перламутровка благородная – *Issoria eugenia* (Eversmann, 1847). Статус 3 – редкий вид.

В Республике Коми встречается на юге Большеземельской тундры, Полярном и Приполярном Урале. Основные местообитания в регионе – разнотравные пойменные ивняки и луговины, травяные сообщества в поймах рек, елово-березовые и лиственничные

редколесья, ивняковые и ерниковые тундры. Самая многочисленная и стабильная метапопуляция выявлена в бассейне р. Кары, здесь находится зона экологического оптимума вида в регионе. В других районах перламутровка благородная встречается локально, малочисленными локальными популяционными группировками.

Основным лимитирующим фактором является нарушение местообитаний при строительстве дорог, прокладке трубопроводов, проведении изыскательских и геологоразведочных работ.

Вид включен в Красные книги НАО (статус 3), ЯНАО (статус 3), ХМАО (бионадзор).

Перламутровка тритония – *Clossiana tritonia* (Bober, 1812). Статус 3 – редкий вид.

В Республике Коми известно одно местонахождение вида на Полярном Урале. Местообитаниями служат каменистые лишайниковые тундры, скальные обнажения, курумники. Основным лимитирующим фактором является коммерческий вылов бабочек, так как уральский подвид перламутровки является ценным объектом коллекционирования. Вид включен в Красную книгу ЯНАО (статус 3).

Семейство Толстоголовки – Hesperiiidae

Толстоголовка альпийская – *Pyrgus andromedae* (Wallengren, 1873). Статус 3 – редкий вид. В Приложении ко второму изданию Красной книги Республики Коми данный вид приводился под другим русским названием – *толстоголовка андромеды*.

На территории Республики Коми известны два местонахождения малочисленных локальных популяций на Полярном Урале (98-й км ж/д ветки Сейда-Лабытнанги) и на севере Приполярный Урал (бассейн р. Кожим, национальный парк «Югыд ва»). Местообитаниями толстоголовки являются кустарничково-моховые, луговинные, каменистые лишайниковые, ерниковые горные тундры, пойменные разнотравные ивняки и луговины, бечевники. Оба местонахождения вида находятся в зоне хозяйственной и рекреационной деятельности человека, что создает прямую угрозу их существованию. На этом основании толстоголовка альпийская рекомендована для перевода из списка видов, нуждающихся в особом внимании и бионадзоре, в основной список охраняемых видов Красной книги Республики Коми. Основным лимитирующим фактором является трансформация и разрушение местообитаний в процессе строительства дорог и прокладки трубопроводов, при изыскательских и геологоразведочных работах, выпасе оленьих стад, на туристических маршрутах. Угрозу численности также может представлять коммерческий вылов бабочек,

т.к. уральский подвид толстоголовки высоко ценится у коллекционеров. Вид включен в Красную книгу ЯНАО (статус 3).

Перечень (список) видов булавоусых чешуекрылых, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и рекомендуемых для биологического надзора

(Приложение 1 к третьему изданию Красной книги Республики Коми)

Семейство Парусники – Papilionidae

Хвостonosец махаон – *Papilio machaon* Linnaeus, 1758. Численность вида подвержена сильным колебаниям в разные годы, что связано с погодными особенностями и естественной динамикой популяций. Основным фактором, определяющим встречаемость и численность вида в регионе, являются суровые условия климата. Необходимы регулярное наблюдение за сохранением выявленных местообитаний, контроль численности вида. Вид включен Красные книги Российской Федерации (бионадзор), Вологодской области (статус 3), Пермского края (статус 2), НАО (статус 6).

Семейство Белянки – Pieridae

Желтушка гекла – *Colias hecla* Lefebvre, 1836. На территории Республики Коми локально встречается на Полярном Урале и в южной части Большеземельской тундры. Заселяет луговинные тундры, травяные сообщества обычно на крутых речных берегах и вершинах холмов. Локальные популяции вида уязвимы из-за нарушения естественных местообитаний при прокладке дорог, трубопроводов, при геологоразведочных работах, выпасе оленьих стад. Бабочки из восточноевропейской части ареала высоко ценятся коллекционерами, поэтому численность вида в регионе может снизиться и вследствие коммерческого их вылова. Вид включен в Красные книги НАО (бионадзор), ЯНАО (бионадзор).

Желтушка тиха – *Colias tyche* (Vöber, 1812). На территории Республики Коми известно единственное местонахождение вида на Полярном Урале (98-й км ж/д ветки Сейда–Лабытнанги). Местообитаниями являются кустарничково-моховые и лишайниковые горные тундры. Лимитирующим фактором может быть коммерческий вылов бабочек. Численность и встречаемость вида в регионе нуждается в уточнении. Вид включен в Красные книги НАО (статус 3), ЯНАО (статус 3).

Семейство Голубянки – Lycaenidae

Зефир березовый – *Thecla betulae* (Linnaeus, 1758). В Республике Коми локально встречается в подзонах южной и средней тайги, на Северном Урале. Местами обитания являются мелколиственные лесные сообщества. Лимитирующими факторами могут быть

лесозаготовки и суровые условия климата. Численность и встречаемость вида в регионе нуждается в уточнении.

Хвостатка сливовая – *Fixsenia pruni* (Linnaeus, 1758). В республике Коми локально встречается в подзонах южной и средней тайги, на Северном Урале. Местами обитания являются мелколиственные лесные сообщества.

Червонец пятнистый – *Lycaena phlaeas* (Linnaeus, 1761). Спорадично встречается на всей территории Республики Коми. Местами обитания являются разнотравные луга, лесные опушки, ерниковые и луговинные тундры, разнотравные ивняки. Лимитирующим фактором могут служить различные хозяйственные и рекреационные нарушения местообитаний.

Голубянка карликовая – *Cupido minimus* (Fuessly, 1775). Спорадично встречается на всей территории Республики Коми. Местами обитания являются разнотравные луга. Лимитирующим фактором могут служить различные хозяйственные и рекреационные нарушения местообитаний.

Короткохвостка альцет – *Cupido alceas* (Hoffmannsegg, 1804). В Республике Коми спорадично встречается в подзонах южной и средней тайги, на Северном Урале. Местами обитания являются разнотравные луга. Лимитирующим фактором могут служить различные хозяйственные и рекреационные нарушения местообитаний.

Голубянка никий – *Aricia nicias* (Meigen, 1830). В Республике Коми спорадично встречается в подзонах южной и средней тайги, на Северном Урале. Местами обитания являются разнотравные луга. Лимитирующим фактором могут служить различные хозяйственные и рекреационные нарушения местообитаний.

Семейство Нимфалиды – Nymphalidae

Ленточник тополевый – *Limenitis populi* (Linnaeus, 1758). В Республике Коми встречается в подзонах южной, средней и северной тайги, на Северном Урале. Основными местами обитания являются осинники. В последние десятилетия вследствие увеличения площадей вторичных мелколиственных лесов значительно увеличилась численность и распространение данного вида в регионе. Основными факторами, определяющими встречаемость и численность вида в регионе, являются суровые условия климата и лесозаготовки.

Пеструшка таволговая – *Neptis rivularis* (Scopoli, 1761). В Республике Коми встречается в подзонах южной, средней и северной тайги, на Северном Урале. Во всех местонахождениях зарегистрированы только единичные особи вида. Местами обитания являются пойменные и приречьевые кустарниковые сообщества, травянистые мелколиственные леса, крупнотравные луга. Основным фактором, определяющим встречаемость и численность вида в регионе, являются суровые условия климата. Численность и встречаемость вида в республике требуют уточнения. Вид включен в Красную книгу Вологодской области (статус 3).

Пеструшка сапфо – *Neptis sappho* (Pallas, 1771). Центральноевро-трансзиатский темпреатный вид. В Республике Коми известно одно местонахождение вида в подзоне средней тайги (МО МР «Троицко-Печорский»). Местами обитания являются травянистые мелколиственные леса. Основным фактором, определяющим встречаемость и численность вида в регионе, являются суровые условия климата. Численность и встречаемость вида в республике требуют уточнения.

Перламутровка большая лесная – *Argynnis paphia* (Linnaeus, 1758). Распространен в таежной зоне Республики Коми. Местами обитания являются молодые осинники, берозовые леса, малинники и кустарниковые заросли на бывших лесных делянках. В последние десятилетия вследствие увеличения площадей вторичных мелколиственных лесов и вырубок значительно увеличилась численность и распространение данного вида в регионе. Основным фактором, определяющим встречаемость и численность вида в регионе, являются суровые условия климата.

Перламутровка полярная – *Clossiana polaris* (Boisduval, 1829). На территории Республики Коми локально встречается на Полярном Урале. В небольшой численности заселяет мохово-лишайниковые и кустарничковые тундры, обычно на крутых речных берегах и вершинах холмов. Локальные популяции вида уязвимы из-за нарушения естественных местообитаний при прокладке дорог, при нефтегазоразведочных и буровых работах, выпасе оленьих стад. Численность перламутровки может снизиться также вследствие коммерческого вылова, так как бабочки высоко ценятся коллекционерами. Вид включен в Красную книгу НАО (бионадзор).

Перламутровка арктическая – *Clossiana improba* (Butler, 1868). На территории Республики Коми локально встречается на Полярном Урале. В небольшой численности заселяет мохово-лишайниковые и кустарничковые тундры, обычно на крутых речных бе-

регах и вершинах холмов. Локальные популяции вида уязвимы из-за нарушения естественных местообитаний при прокладке дорог, при нефтегазоразведочных и буровых работах, выпасе оленьих стад. Численность перламутровки может снизиться также вследствие коммерческого вылова, так как бабочки высоко ценятся коллекционерами. Вид включен в Красную книгу НАО (статус 3).

Перламутровка харикло – *Clossiana chariclea* (Cshneider, 1792). На территории Республики Коми локально встречается на Полярном Урале. В небольшой численности заселяет мохово-лишайниковые и кустарничковые тундры, обычно на крутых речных берегах и вершинах холмов. Локальные популяции вида уязвимы из-за нарушения естественных местообитаний при прокладке дорог, при нефтегазоразведочных и буровых работах, выпасе оленьих стад. Численность перламутровки может снизиться также вследствие коммерческого вылова, так как бабочки высоко ценятся коллекционерами. Вид включен в Красные книги НАО (статус 3), ЯНАО (статус 3).

Перламутровка дия – *Clossiana dia* (Linnaeus, 1758). В Республике Коми локально встречается в подзонах южной и средней тайги, на Северном Урале (до 62° с.ш.). Местами обитания являются мелкотравные луга. Основным фактором, определяющим встречаемость и численность вида в регионе, являются суровые условия климата. Численность и встречаемость вида в республике требуют уточнения.

Перламутровка селена восточная – *Clossiana selenis* (Eversmann, 1837). В Республике Коми известно одно местонахождение вида в Северном Предуралье (Печоро-Илычский заповедник). Местами обитания являются разнотравные луга. Численность и встречаемость вида в республике требуют уточнения. Вид включен в Красные книги Пермского края (бионадзор), ЯНАО (бионадзор), ХМАО (бионадзор).

Шашечница ихнея – *Euphydryas ichnea* (Boisduval, [1833]). В Республике Коми локально встречается в подзоне средней тайги, на Северном и Приполярном Урале. Местообитаниями служат мелколиственные и смешанные травянистые леса, опушки, разнотравные луга. Лимитирующим фактором может быть нарушение местообитаний при лесозаготовке и сенокосении. Встречаемость и численность на территории республики требуют уточнения.

Семейство Сатириды – Satyridae

Краеглазка дейдамия – *Lopinga deidamia* (Eversmann, 1851). В Республике Коми известно одно местонахождение вида в Северном Предуралье (МОМР «Троицко-Печорский»). Местообитаниями служат разнотравные луга, бечевники в поймах крупных рек. Встречаемость и численность на территории республики требуют уточнения.

Краеглазка печальная – *Lopinga achine* (Scopoli, 1763). В Республике Коми известны два местонахождения вида в подзоне южной тайги (МОМР «Прилузский»). Местообитаниями ему служат опушки мелколиственных лесов. Лимитирующими факторами могут быть суровые условия климата, а также нарушение местообитаний при лесозаготовке и сенокосении. Встречаемость и численность на территории республики требуют уточнения.

Краеглазка эгерия – *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758). В Республике Коми локально и в очень незначительной численности встречается в подзонах южной и средней тайги, на Северном Урале. Местообитаниями виду служат опушки мелколиственных лесов. Лимитирующими факторами могут быть суровые условия климата, а также нарушение местообитаний при лесозаготовке и сенокосении. Встречаемость и численность на территории республики требуют уточнения.

Буроглазка большая – *Lasiommata maera* (Linnaeus, 1758). В Республике Коми локально и в очень незначительной численности встречается в подзонах южной и средней тайги, на Северном Урале. Местообитаниями виду служат опушки мелколиственных лесов. Лимитирующими факторами могут быть суровые условия климата, а также нарушение местообитаний при лесозаготовке и сенокосении. Встречаемость и численность на территории республики требуют уточнения.

Сенница геро – *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761). В Республики Коми встречается локально и в очень незначительной численности в подзонах южной и средней тайги до 62° с.ш. Местообитаниями виду служат опушки мелколиственных лесов, лесные поляны, суходольные луга. Лимитирующими факторами могут быть суровые условия климата, а также нарушение местообитаний при выпасе домашнего скота и сенокосении. Встречаемость и численность на территории республики требуют уточнения.

Чернушка енисейская – *Erebia jeniseiensis* Trybom, 1877. В Республике Коми локально встречается в Большеземельской тундре и на Полярном Урале. В небольшой чис-

ленности заселяет ивняковые и травянистые сообщества в поймах рек. Численность и встречаемость вида в республике может сильно снизиться, прежде всего, из-за коммерческого вылова, так как бабочки европейских локальных популяций очень высоко ценятся коллекционерами. Локальные популяции вида также уязвимы и вследствие нарушения их естественных местообитаний при движении гусеничного транспорта, геологоразведке и буровых работах, выпасе оленей.

Чернушка перевязанная – *Erebia fasciata* Butler, 1868. В Республике Коми встречается на территории Большеземельской тундры и Полярного Урала, известны единичные местонахождения на севере Приполярного Урала. Заселяет ерниковые, мохово-кустарничковые, ивняковые и травяные сообщества. Бабочки высоко ценятся коллекционерами, поэтому численность вида в республике может сильно снизиться из-за коммерческого вылова. Кроме того, популяционные группировки вида могут пострадать при движении гусеничного транспорта, геологоразведочных и буровых работах, выпасе оленей на их естественных местообитаниях.

Чернушка мраморная – *Erebia discoidalis* (Kirby, 1837). В Республике Коми встречается на Приполярном и Полярном Урале, а также в полосе равнинной лесотундры. Заселяет ерниковые, мохово-кустарничковые, ивняковые и травянистые сообщества. Бабочки высоко ценятся коллекционерами, поэтому численность вида в регионе может сильно снизиться из-за коммерческого вылова. Также ущерб локальным популяциям может быть нанесен при движении гусеничного транспорта, геологоразведочных и буровых работах, выпасе оленей на их естественных местообитаниях.

Энейс большая, или сибирская – *Oeneis magna* Graeser, 1888. В Республике Коми известно одно местонахождение вида на севере Приполярного Урала (бассейн р. Кожим). Численность локальной популяции может пострадать при техническом нарушении ее местообитаний – лиственничники, в которых обнаружен вид, располагаются вдоль автомобильных дорог и зимников.

Энейс поликсена – *Oeneis polixenes* (Fabricius, 1775). В Республике Коми локально встречается на Полярном Урале. Заселяет каменистые лишайниковые тундры. Встречаемость и численность на территории республики требуют уточнения.

Семейство Толстоголовки – Hesperiiidae

Толстоголовка пестрая – *Pyrgus alveus* (Hübner, [1803]). В Республике Коми локально и в очень незначительной численности встречается в подзонах южной и средней тайги, Северного и Приполярного Урала. Заселяет различные луговые сообщества. Лимитирующими факторами могут быть суровые условия климата, а также нарушение местообитаний при выпасе домашнего скота и сенокосении.

Толстоголовка васильковая – *Pyrgus centaureae* (Rambur, 1839). В Республике Коми встречается в Большеземельской тундре, на Полярном, Приполярном и Северном Урале, известны локальные местонахождения в подзонах крайнесеверной, северной и средней тайги Русской равнины. Местообитаниями служат ерниковые и ивняковые тундры, елово-березовые и лиственничные редколесья, сфагновые болота. Популяции вида могут пострадать при движении гусеничного транспорта, геологоразведочных и буровых работах, выпасе оленей на их естественных местообитаниях.