

УДК 595.789: 591.9 (470.1)
DOI 10.19110/1994-5655-2020-3-15-27

А.Г.ТАТАРИНОВ, О.И.КУЛАКОВА

**ЛАНДШАФТНАЯ И РЕГИОНАЛЬНАЯ
АКТИВНОСТЬ БУЛАВОУСЫХ
ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (*LEPIDOPTERA*,
RHOPALOCERA) ВОСТОЧНО-
ЕВРОПЕЙСКОЙ ГИПОАРКТИКИ**

*Институт биологии
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар*

kulakova@ib.komisc.ru

A.G.TATARINOV, O.I.KULAKOVA

**LANDSCAPE AND REGIONAL
ACTIVITY OF BUTTERFLIES
(*LEPIDOPTERA*, *RHOPALOCERA*) OF
THE EAST EUROPEAN HYPOARCTIC
ZONE**

*Institute of Biology, Federal Research Centre
Komi Science Centre, Ural Branch, RAS,
Syktyvkar*

Аннотация

В статье на примере восточноевропейской гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых обсуждается возможность применения оценки ландшафтной и региональной активности видов в качестве критериев выявления их зоны экологического оптимума относительно известных физико-географических рубежей и для определения ландшафтно-зональной структуры фауны крупных территориальных единиц (ландшафтных зон, областей, стран).

Ключевые слова:

булавоусые чешуекрылые, локальная фауна, ландшафтная, региональная активность видов, Гипоарктика, Русская равнина, Урал

Abstract

The paper discusses the application of assessment of landscape and regional activity of species as criteria for identifying the zone of ecological optimum and landscape-zonal typification of Butterflies. By analogy with these concepts in comparative Floristics, the authors have developed a system of points and categories of species activity. Using the example of HypoArctic fauna Rhopalocera of the Russian plain and the Ural mountains, it is shown that the use of integrated indicators of abundance and occurrence, which are the basis of landscape and regional activity of species, allows us to determine the nature of their territorial distribution significantly more accurately than expert assessments and to identify the zone of ecological optimum relative to physical and geographical areas. It was found that landscape activity in Butterflies can change significantly in large regions with a pronounced gradient of environmental conditions. According to the level of regional activity, species are relatively constant in vegetation subzones, which makes it possible to adequately identify and characterize landscape-zonal groups within these territorial areas.

Keywords:

Butterflies, local fauna, landscape and regional species activity, HypoArctic zone, Russian plane, Ural mountains

●

Одним из важнейших направлений хорологических исследований животных является анализ количественного распределения видов в крупных географических регионах в связи с параметрами окружающей среды, антропогенными и историческими факторами. Данный аспект относится уже не столько к зоогеографии, сколько к экологии, так как здесь во внимание принимаются не только границы, но и топография ареалов, показатели обилия и встречаемости видов в природных сообществах и ландшафтах, на основе чего выявляется зона их эко-

Логического оптимума [1]. Как отмечают исследователи [2], описанный подход при выявлении закономерностей территориального размещения видов и пространственной организации фаун более обоснован, но отличается сложностью выбора критериев. Прежде всего, это касается выбора модельных таксономических групп, масштаба анализируемых территорий и способов определения зоны экологического оптимума видов в пределах изучаемого региона.

Насекомые – очень популярный объект эколого-географических исследований, однако сложившиеся в энтомологии традиции выбора таксонов не всегда адекватно отвечают конечным целям гекелевской хронологии. Булавоусые, или дневные чешуекрылые, в этом отношении являются прекрасной модельной группой. Это хорошо изученное надсемейство отряда Lepidoptera, объединяющее около 18 тыс. видов [3]. Его представители широко распространены от экваториальных лесов до арктических тундр и субантарктических редколесий, характеризуются относительно высокой численностью и встречаемостью, выраженной ландшафтно-зональной и биотопической приуроченностью, имеют высокий расселительный потенциал и таким образом соответствуют всем требованиям хронологического анализа.

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. 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 [1]. 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. 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 хронологических исследований.

Единого методического подхода к выявлению зоны экологического оптимума насекомых нет. В энтомологии превалируют весьма неопределенные и субъективные экспертные оценки уровня «очень редко», «редко», «обычно», «часто», «повсеместно», «массово» и т. п. Использование для этой цели количественных показателей обилия и встречаемости видов в зональных и аazonальных 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 [4].

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 [5–7]. 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. [8].

Район, материалы и методы исследований

Данная статья основана на материалах, собранных авторами на территории восточноевропейской Гипоарктики в период с 1993 по 2019 гг. Напомним, что Гипоарктика – биогеографическая категория, не совпадающая с физико-географическим понятием «Субарктика» и ландшафтно-зональными территориальными выделами, основным интегрированным критерием которых является растительный покров. Территориально гипоарктическая зона охватывает часть типичных тундр, южные тундры, лесотундру и северные окраины таежной зоны [1]. Таким образом, район исследований включает подзону крайнесеверной тайги, полосу лесотундры, подзоны южной (кустарниковой) и северной (типичной) тундр Русской равнины, Приполярного, Полярного, Заполярного Урала и Пай-Хоя.

Выбор гипоарктической зоны в качестве района исследований обусловлен несколькими причинами. Во-первых, формат статьи не дает возможности охарактеризовать территориальное размещение видов всей фауны Rhopalocera двух крупных ландшафтных стран. Поэтому в работе будут подробно охарактеризованы только виды, оценка активности которых позволила выявить зону их экологического оптимума в пределах восточноевропейской Гипоарктики. Во-вторых, именно в Гипоарктике зональные черты распределения булавоусых чешуекрылых проявляются наиболее отчетливо -

ливо. Объем накопленных материалов позволяет использовать количественные показатели численности и встречаемости видов на широтном отрезке от крайнесеверной тайги до типичной тундры. Наконец, данную работу авторы рассматривают, прежде всего, как методологическую, цель которой обосновать использование понятий ландшафтной и региональной активности видов в качестве критериев выявления зоны их экологического оптимума. Территориальное ограничение в данном случае вполне оправдано.

Статья основана на материалах обследования 30 локальных фаун (рис. 1). Локальная фауна интерпретируется по аналогии с понятием локальной флоры, как выявленная фауна какого-либо географического района, или проба фауны в нем, отражающая результаты первичных видовых учетов [9]. В настоящей работе локальной фауной булавоусых чешуекрылых считается композиция видов, учтенных во всех природных сообществах географического пункта в радиусе 20–25 км. Подробные сведения о периоде полевых работ в указанных локалитетах, коллекторах и публикациях, а также их географическая характеристика содержатся в монографии [8].

Номенклатура научных названий видов приведена с незначительными изменениями по Каталогу чешуекрылых России [10], дифференциация границ и типология видовых ареалов – по схемам К.Б. Городкова [11], адаптированным для булавоусых чешуекрылых [8].

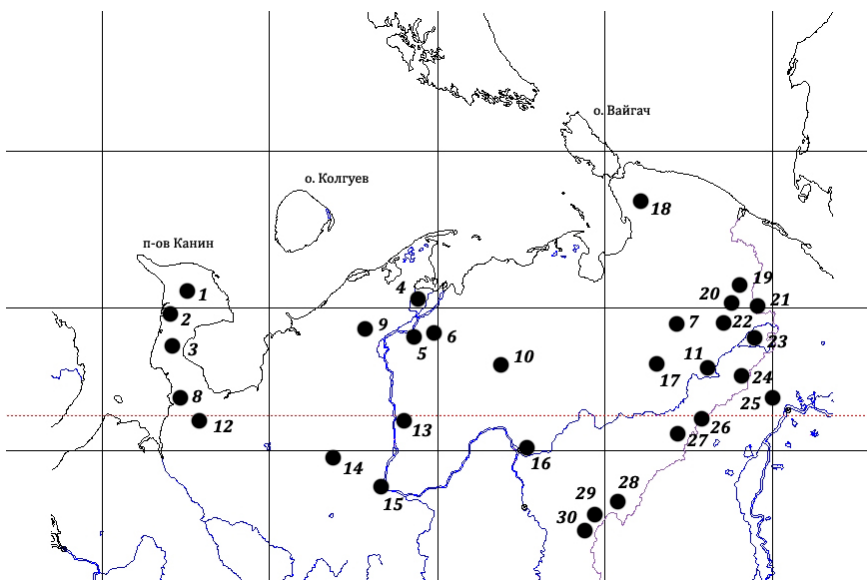


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

Локальные фауны: 1 – Канинский Камень, 2 – Шойна, 3 – Сяторей, 4 – Голодная Губа, 5 – Нарьян-Мар, 6 – Шапкина-1, 7 – Падимейты, 8 – Несь, 9 – Сула, 10 – Харьагинский, 11 – Сейда, 12 – Кабанова, 13 – Океан, 14 – Тобыш, 15 – Усть-Цильма, 16 – Усинск, 17 – Большая Роговая, 18 – Малай Падья, 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.

Fig.1. Map-scheme of the study area.

Local fauna: 1 – Kaninsky Kamen', 2 – Shoina, 3 – Syatorei, 4 – Golodnaya Guba, 5 – Naryan-Mar, 6 – Shapkina-1, 7 – Padimeity, 8 – Nes', 9 – Sula, 10 – Kharyaginsky, 11 – Seida, 12 – Kabanova, 13 – Okean, 14 – Tobysh, 15 – Ust-Tsilma, 16 – Usinsk, 17 – Bolshaya Rogovaya, 18 – Malai Padeya, 19 – Khovraty, 20 – Khamer-Yu, 21 – Verkhnyaya Kara, 22 – Vorkuta, 23 – Khrebtovy, 24 – Polar Urals, 25 – Krasny Kamen', 26 – Pagaty, 27 – Yun'yakha, 28 – Maldy-Nyrd, 29 – Vangyr-1, 30 – Patok.

Результаты и обсуждение

На территории восточноевропейской Гипоарктики к 2019 г. было зарегистрировано 85 видов булавоусых чешуекрылых, 11 из которых являются сезонными мигрантами, образуют лишь временные популяции или их статус обитания в силу слабой представленности в локальных фаунах и природных сообществах не определен. В статье будет обсуждаться ландшафтная и региональная активность 36 коренных видов, преимущественно связанных с зональными тундровыми и горно-тундровыми сообществами.

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 доста-

точно, 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 [5, 6] 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. 1). Естественно, чем больше обследованных локальных фаун в регионе, тем больше оценок ландшафтной активности 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 локальных фаунах неизбежно влекут изменение их региональной активности. В рассматриваемой группе булавоусых чешуекрылых нет видов, которые бы сохраняли один уровень региональной активности на всем протяжении гипоарктической зоны Русской равнины и Уральской горной страны. Собранные нами материалы свидетельствуют о том, что виды по уровню региональной активности более-менее константны в подзональных выделах, а на Русской равнине, имеющей значительную протяженную протяженность, – в рамках ландшафтных провинций и подпровинций.

В своих прежних работах [12, 8] в ландшафтно-зональной структуре фаун булавоусых чешуекрылых крайнего северо-востока Русской равнины и северных областей Урала нами выделены 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. 2). Тем не менее, обсуждаемый подход позволил выявить особенности территориального распределения видов в подзональных выделах, которые маскировались при общей экспертной оценке.

К эварткам 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 эвартки статус, но после получения дополнительной информации его, скорее всего, придется пересмотреть. На Урале в поздне 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* –

Таблица 1

Показатели ландшафтной и региональной активности видов булавоусых чешуекрылых

Table 1

Indicators of landscape and regional activity of Lepidoptera species

Балл, категории и критерии оценки ландшафтной активности			Категории и критерии оценки региональной активности	
5	особо активный	Повсеместно и ежегодно доминирующий (безусловно, лидирующий) по численности и встречаемости вид. Относительное обилие в топических группировках не менее 20 %.	высокоактивный	Вид особо активный и высоко активный во всех обследованных локалитетах региона. Средний балл ландшафтной активности в регионе не менее 4.
4	высокоактивный	Многочисленный (относительное обилие выше 15 %) или среднеобильный (10–15 %) вид, регулярно входящий в состав «фоновой ядра» топических группировок в большинстве (не менее 75 %) свойственных ему местообитаний.	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.
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 %).	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.		
1	неактивный	Находки единичных экз. вида за весь период исследований, на основе которых невозможно определить его популяционную структуру и характер территориального размещения в данном географическом пункте.	неактивный	Вид крайне малочисленный и встречающийся лишь в единичных локалитетах региона. Средний балл ландшафтной активности не превышает 2.

Таблица 2

Ландшафтно-зональная классификация и активность арктических (в широком смысле) видов булавоусых чешуекрылых в локальных фаунах и подзональных выделах восточноевропейской Гипоарктики

Table 2

Landscape-zonal classification and activity of Arctic (in a broad sense) lepidopteran species in local faunas and subzonal areas of the East European HypoArctic

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, ступень 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
Эвартическая																														
<i>Clossiana chariclea</i> (Schneider, 1792)																														
<i>Clossiana polaris</i> (Boisduval, 1832)																														
Гемиарктическая																														
<i>Colias hecla</i> Lefebvre, 1836																														
<i>Colias tyche</i> (Böber, 1812)																														
<i>Boloria alaskensis</i> (Holland, 1900)																														
<i>Clossiana improba</i> (Butler, 1877)																														

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, ступень 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 fasciata</i> (Butler, 1868)																														
<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 norma</i> (Thunberg, 1791)																														

Продолжение таблицы 2

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>Oeneis patrushevae</i> Korshunov, 1985																														
Гипоаркто-бореальная																														
<i>Colias palaeno</i> (Linnaeus, 1761)																														
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch, 1781)																														
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stichel, 1908)																														
<i>Clossiana eunomia</i> (Esper, 1799)																														
<i>Clossiana freija</i> (Thunberg, 1791)																														
<i>Clossiana frigga</i> (Thunberg, 1791)																														
<i>Pyrgus centaureae</i> (Rambur, 1839)																														

Продолжение таблицы 2

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, ступень 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		
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> (Hübner,1806)																																
Горная (уральская) гипоарктическая																																
<i>Parnassius phoebus</i> (Fabricius, 1793)																																
<i>Pontia callidice</i> (Hübner, [1800])																																
<i>Agriades glandon</i> (de Pruner, 1798)																																

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>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																														
<i>Pyrgus andromedae</i> (Wallengren, 1853)																														

Примечание: ютн–южная тундра, лтн–лесотундра, кст–крайняя северная тайга, ттн–типичная тундра
Серой заливкой выделены пять ступеней (баллов) ландшафтной активности видов. Локальные фауны 1–30 см. рис. 1.
Note: ютн – southern tundra, лтн – forest tundra, кст – extreme northern taiga, ттн –typical tundra.

2.4), а в лесотундровой провинции Полярного Урала первый вид переходит в категорию неактивных, второй – сохраняет малый 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 эвартктической 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 полярно-уральской области и Заполярном Урале позволяют включить эти виды в состав гемиарктической группы только формально, так как 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, 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-ве 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 подтвердила их принадлежность к гипоарктобореальной 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 локалитетов 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.

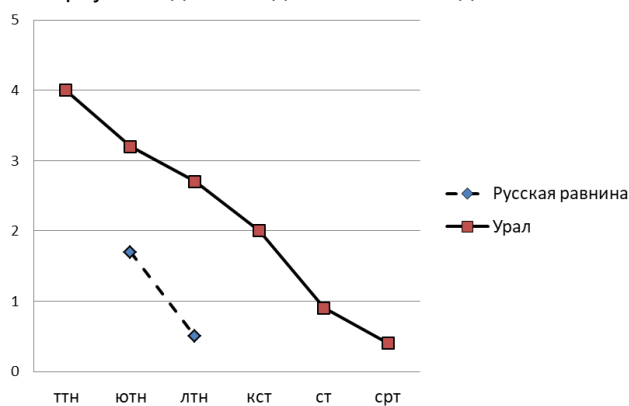
Показатели ландшафтной и региональной активности позволяют получить представление о характере территориального распределения одного и того же вида в разных ландшафтных странах. В качестве иллюстрации сравним изменение региональной активности вдоль широтного градиента на Русской равнине и Урале четырех «эмблемных» видов гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых (рис. 2). 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, 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.

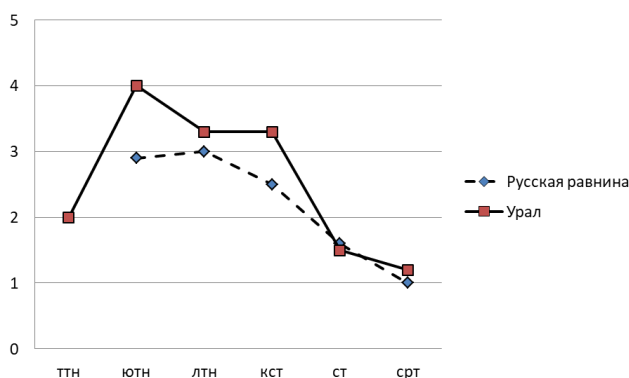
Заключение

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 достоверно определить характер их территориального распределения и точнее очертить зону экологического оптимума относительно границ географических выделов.

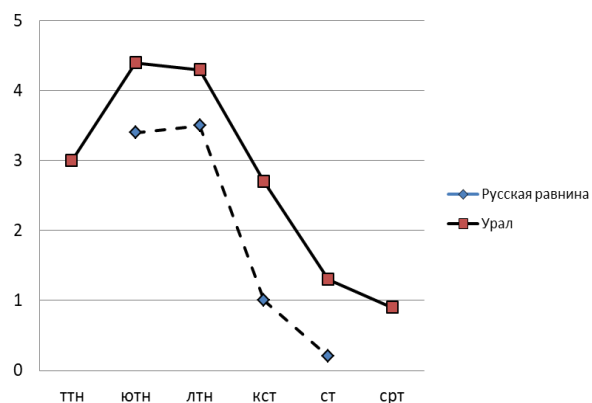
Оценка и сравнение ландшафтной и региона-



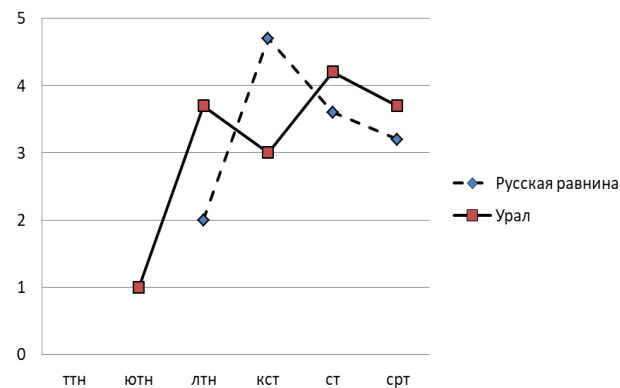
1. *Erebria rossii* (Curt)



3. *Clossiana frigga* (Thnb.)



2. *Erebria disa* (Thnb.)



4. *Oeneis jutta* (Hbn.)

Рис. 2. Изменение региональной активности гемиярктического (1), типичного гипоарктического (2), гипоаркто-бореального (3) и северобореального (4) видов булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте северо-востока Русской равнины и северных областей Урала.

По оси абсцисс обозначены подзональные выделы: ттн – типичная тундра, ютн – южная тундра, лтн – лесотундра, кст – крайнесеверная тайга, ст – северная тайга, срт – средняя тайга. Ось ординат – средний балл ландшафтной активности вида в подзональном выделе.

Fig.2. Changes in regional activity of hemiarctic (1), typical hypoarctic (2), hypoarcto-boreal (3) and North-boreal (4) Lepidoptera species on the latitudinal gradient of the North-East of the Russian plain and the Northern regions of the Urals.

Along the abscissus axis, subzonal zones are marked: ттн – typical tundra, ютн – southern tundra, лтн – forest tundra, кст – extreme-northern taiga, ст – northern taiga, срт – middle taiga. Ordinate axis – average of landscape activity of the species in the subzonal area.

льной активности способствуют выявлению отличий в распределении видов на крупных, в первую очередь смежных территориях, имеющих значительную широтную протяженность и относящихся к разным ландшафтным странам. 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.

Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках государственного задания по теме «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского Северо-Востока России», № гос. регистрации АА-АА-17-117112850235-2.

Литература

1. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. Южные тундры в системе зонального деления // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 192 – 204; Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Успехи современной биологии. 2002. Т.122. Вып.1. С.26–45.
2. Бабенко А.Б. Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. Сообщение 2. Широтная дифференциация фауны // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 9. С. 1051–1063; Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2005. 48 с.
3. Nieuwerkerken van E.J., Kaila L., Kitching I.J. et al. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758 / Zhang, Z.-Q. (Ed.) // Zootaxa. 2011. No 3148. P. 212–221.
4. Категории и критерии Красного списка МСОП. Версия 3.1. Подготовлено Комиссией по выживанию видов МСОП. М.: Chinot ENK, 2002. 46 с.
5. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с.
6. Юрцев Б.А. Использование индексов региональной встречаемости и региональной активности для ботанико-географического анализа растительного покрова // Ботан. журн. 2006. Т. 91. №3. С. 375–392.
7. Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб.: Наука, 1998. 220 с.; Ребристая О.В. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования. СПб.: СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2013. 312 с.
8. Тамиринов А.Г. Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) на северо-востоке Русской равнины // Зоол. журн. 2012. Т. 91. С. 937–949; География
- дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 255 с.
9. Макаров К.В., Маталин А.В. Локальная фауна жуков (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) // Виды и сообщества в экстремальных условиях: Сборник, посвященный 75-летию академика Ю.И. Чернова. Москва – София: Товарищество научных изданий КМК – Pensoft, 2009. С. 353–374.
10. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Изд. 2-е / Ред. С.Ю. Синёв. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2019. 448 с.
11. Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесной зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1984. С. 2–21; Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. II // Энтомол. обзор. 1986. Т.45. Вып.1. С. 81–95; Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и карпология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). СПб., 1992. С. 45–56.
12. Тамиринов А.Г., Кулакова О.И. Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) в северных областях Уральского хребта // Вестн. Поморск. ун-та. Сер. «Естественные и точные науки». 2010. № 3. С. 86–89.

References

1. Chernov Yu.I., Matveeva N.V. Yuzhnie tundry v sisteme zonalnogo deleniya [Southern tundras in the system of zonal division] // Southern tundras of Taimyr. Leningrad: Nauka, 1986. P. 192–204; Landshaftno-zonalnoe raspredelenie vidov arkticheskoi bioty [Landscape-zonal distribution of Arctic biota species] // Advances in modern biology. 2002. Vol. 122. Issue 1. P. 26–45.
2. Babenko A.B. Landshaftnaya horologiya kollembol Taimyra. Soobschenie 2. Shirotnaya differenciaciya fauny [Landscape chronology of Taimyr. Report 2. Latitudinal differentiation of the fauna] // Zool. J. 2003. Vol. 82. No. 9. P. 1051–1063; Kollemboly Arktiki: struktura fauny i osobennosti horologii [Collembolas of the Arctic: fauna structure and chronology features]: Abstract of diss.... Dr. Sci. (Biology). Moscow, 2005. 48 p.
3. Nieuwerkerken van E.J., Kaila L., Kitching I.J. et al. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758 / Zhang, Z.-Q. (Ed.) // Zootaxa. 2011. No. 3148. P. 212–221.
4. Kategorii i kriterii Krasnogo spiska MSOP [IUCN red list categories and criteria]. Version 3.1. Prepared by the IUCN species survival Commission. Moscow: Chinot ENK, 2002. 40 p.
5. Yurtsev B.A. Flora Suntar-Hayata. Problemy

- istorii vysokogornyykh landshaftov severo-vostoka Sibiri [Flora of Suntar-Hayat. Problems of the history of high-altitude landscapes of the North-East of Siberia]. Leningrad: Nauka, 1968. 235 p.
6. Yurtsev B.A. Ispolzovanie indeksov regionalnoi vstrechaemosti i regionalnoi aktivnosti dlya botaniko-geograficheskogo analiza rastitelnogo pokrova [Use of indices of regional occurrence and regional activity for botanical and geographical analysis of vegetation cover] // Botanical J. 2006. Vol. 91. No. 3. P. 375–392.
 7. Matveeva N.V. Zonalnost' v rastitel'nom pokrove Arktiki [Zonation in the plant cover of the Arctic]. St.Petersburg: Nauka, 1998. 220 p.; Rebristaya O.V. Flora poluostrova Yamal. Sovremennoe sostoyanie i istoriya formirovaniya [Flora of the Yamal Peninsula. Current state and history of formation]. St.Petersburg: St.Petersburg Electrotechnical Univ. "LETI", 2013. 312 p.
 8. Tatarinov A.G. Landshaftno-zonalnoe raspredelenie Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea na severo Tatarinov A.G. Landshaftno-zonalnoe raspredelenie Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea na severo-vostoke Russkoi ravniny [Landscape-zonal distribution of bulbous Lepidoptera (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) in the North-East of the Russian plain // Zool. J. 2012. Vol. 91. P. 937–949; Geografiya dnevnykh cheshuekrilykh evropeiskogo severo-vostoka Rossii [Geography of diurnal Lepidoptera of the European North-East of Russia]. Moscow: KMK Association of sci. publications, 2016. 255 p.
 9. Makarov K.V., Matalin A.V. Lokalnaya fauna zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) kak obyekt izucheniya (na primere karabidofauny Prieltonya [Local fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as the object of study (on example of carabid-fauna of lake Elton area)] // Species and communities in extreme conditions: Collection dedicated to the 75th anniversary of academician Yu.I. Chernov. Moscow-Sofia: KMK Association of sci. publications – Pensoft, 2009. P. 353–374.
 10. Katalog cheshuekrilykh (Lepidoptera) Rossii [Catalog of Lepidoptera of Russia]. 2nd edition / Ed. S.Yu.Sinev. St.Petersburg: Zool. Inst., RAS, 2019. 448 p.
 11. Gorodkov K.B. Tipy arealov nasekomykh tundy i lesnoi zon Evropeiskoi chasti SSSR [Types of insect habitats of the tundra and forest zones of the European part of the USSR] // Insect habitats of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1984. P. 2–21; Trehmernaya klimaticheskaya model' potentsialnogo areala i nekotorye ee svoystva [Three-dimensional climate model of a potential area and some of its properties] // Entomological review. 1986. Vol. 45. Issue 1. P. 81–95; Tipy arealov dvukrilykh (Diptera) Sibiri [Types of Diptera areas of Siberia] // Systematics, zoogeography and karyology of two-winged insects (Insecta: Diptera). St.Petersburg, 1992. P. 45–56.
 12. Tatarinov A.G., Kulakova O.I. Landshaftno-zonalnoe raspredelenie bulavousykh cheshuekrilykh (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) v severnykh oblastyakh Uralskogo herbata [Landscape-zonal distribution of bulbous Lepidoptera (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) in the northern regions of the Ural range] // Bull. of Pomor Univ. Series "Natural and Exact Sciences". 2010. No.3. P. 86–89.

Статья поступила в редакцию 03.02.2020