

**Многолетняя динамика структуры населения
булавоусых чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Papilionoidea*,
Hesperioidea) сфагнового болота**

© 2009. А.Г. Татаринов, к.б.н., с.н.с, О.И. Кулакова, к.б.н., н.с.,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
e-mail: andrei_tatarinov@mail.ru; iduna@rambler.ru

Приведены материалы по изучению многолетней динамики структуры населения булавоусых чешуекрылых двух сфагновых болот в окрестностях г. Ухты Республики Коми. Выявлена глубокая трансформация состава и структуры доминирования видов дневных бабочек на болоте, расположенном внутри дачного массива и испытывающем значительную антропогенную нагрузку.

The article presents the long-term dynamics of population structure of rhopalocera lepidopterous insects of two peat moss bogs in the vicinity of Ukhta in the Komi republic. Deep transformation of composition and structure of butterflies' prepotency is revealed in a bog suffering from anthropogenic influence in the vicinity of a country-cottage village.

Ключевые слова: дневные бабочки, структура населения,
болота, антропогенная нагрузка

В последние десятилетия среди энтомологов и экологов широкого профиля наблюдается повышение интереса к синэкологическому (точнее геоэкологическому) направлению изучения булавоусых чешуекрылых. Углубленному исследованию структуры населения (топических группировок, ассамблей) дневных бабочек в природных сообществах способствует их относительно хорошая изученность в региональных, ландшафтно-зональных и локальных фаунах, открытый образ жизни имаго и возможность (в большинстве случаев) визуального определения видов в полевых условиях. Эти чешуекрылые чутко реагируют на изменения условий окружающей среды и поэтому признаны хорошей модельной группой в экологическом мониторинге наземных экосистем, при комплексной оценке биоразнообразия, а также при проектировании особо охраняемых природных территорий [1 – 5].

Одними из основных типов местообитаний булавоусых чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины являются сфагновые болота. В общей сложности их постоянно или временно заселяет около 60 видов, или почти 50% состава региональной фауны дневных бабочек [6]. К сожалению, в последние десятилетия наблюдается всё возрастающее прямое и косвенное влияние человека на болотные сообщества в процессе хозяйственной деятельности. Естественно, что это не может не отражаться

на структуре населения булавоусых чешуекрылых болотных сообществ.

Настоящая работа посвящена изучению многолетних изменений в структуре населения булавоусых чешуекрылых двух сфагновых болот на границе средней и северной тайги северо-востока Русской равнины, испытывающих разную степень антропогенной нагрузки.

**Район, материал
и методика исследований**

Исследования проводились на двух болотных участках в окрестностях г. Ухты (Республика Коми) в течение восьми полевых сезонов в период с 1991-го по 2006 г. 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 сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.), берёза карликовая (*Betula nana* L.), багульник болотный (*Ledum palustre* L.), мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench), подбел узколистный (*Andromeda polyfolia* L.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), морозника (*Rubus chamaemorus* L.). В мочажинах присутствовала клюква болотная (*Oxycoccus palustris* Pers.), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum* L.), осоки (*Carex* spp.). По перифе-

рии болот и вдоль вытекающих из них ручьев была развита травянистая растительность из лабазника вязолистного (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), гравилата речного (*Geum rivale* L.), горца большого (*Bistorta major* S.F. Gray), фиалки болотной (*Viola palustris* L.), незабудки дернистой (*Myosotis cespitosa* K. F. Schultz), манжеток (*Alchemilla* spp.), лютиков (*Ranunculus* spp.), осок и др.

Первый участок находится внутри массива сфагновых и зелёномошных сосняков первой группы на значительном удалении от населённых 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 водоём. За период наблюдений часть территории вокруг этого болотного участка была застроена. На неосвоенных площадях началась растительная сукцессия: выросли ивы (*Salix* spp.), берёза *Betula pubescens* Ehrh., появился подрост ели *Picea obovata* Ledeb. и сосны. Дороги покрылись разнотравьем из иван-чая узколистного (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), клеверов: ползучего (*Amoria repens* (L.) C. Presl.), среднего (*Trifolium medium* L.) и гибридного (*Amoria hybrida* (L.) C. Presl.), мать-и-мачехи (*Tussilago farfara* L.), ромашки непахучей (*Tripleurospermum perforatum* (Merat.) M. Lainz.), нивяника обыкновенного (*Leucantemum vulgare* Lam.), горца птичьего (*Polygonum aviculare* L.), 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 водоёма, вырубки деревьев для хозяйственных нужд, выкоса травы и свалки бытового мусора. Проложенные грунтовые дороги и вырытый водоём изменили гидрологический режим болота, в результате чего оно стало интенсивно зарастать берёзой пушистой, сосной, ивами, рябиной, лесным и рудеральным разнотравьем.

Из-за относительной изолированности и небольшой площади изучаемых болот во избежание опасности истребления населения булавоусых чешуекрылых безвозвратный вылов имаго не практиковался. Численность видов на участках определялась путем временного безвыборочного отлова и мечения бабочек

у основания переднего крыла с помощью маркера [7, 8], а также в ходе маршрутных визуальных учётов имаго, согласно имеющимся в литературе методическим рекомендациям [9 – 17]. Работы на каждом болотном участке проводились силами двух человек, раз в два дня в течение 3-4 ч. при условии хорошей погоды с последней декады мая до последней декады августа. В сборе материала в течение всего или части полевого сезона принимали участие студенты Сыктывкарского государственного университета.

Камеральная обработка материала включала определение относительного обилия видов [14] и уровня видового разнообразия булавоусых чешуекрылых в изученных сообществах. Для специфических болотных видов, кроме того, определялась плотность особей (экз./га) на участках.

Инвентаризационное разнообразие (α -разнообразие) видов оценивалось с помощью показателей видового богатства и индексов неоднородности:

- S – общее число видов в сообществе;
- D_{mg} – индекс видового богатства Маргалефа;
- H' – индекс разнообразия Шеннона;
- d – индекс доминирования Бергера-Паркера (в прямой форме).

Дополнительно строились графики рангового распределения обилия видов.

Дифференцирующее, или β -разнообразие, характеризовалось путем попарного сравнения состава и численности видов булавоусых чешуекрылых на разных болотных участках и на одном участке в разные годы. В качестве показателя соответствия использовался индекс Чекановского-Сьеренсена (I_{c-s}).

Формулы использованных индексов можно найти в различных пособиях [14, 18, 19 и др.]. Расчёт их проводили с помощью компьютерной программы Biodiv v. 4.1 [20].

Результаты и обсуждение

В общей сложности за восемь полевых сезонов на первом (контрольном) участке было зарегистрировано 35 видов булавоусых чешуекрылых и 41 вид на втором (табл.). 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.

Таблица
 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	4,3	0,5	4,9	4,8	0,8	2,3	2,6	2,1	1,4	2,6	2,8	2,4	2,4	2,2	1,8				
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	0,5	0,7	-	0,5	0,7	4,5	-	-	0,5	-	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	4,8	7,4	8,9	9,0	8,6	9,6	7,0	7,0				
<i>P. rapae</i> (L.)	1,4	4,9	2,0	0,5	4,1	4,7	0,7	-	1,8	2,5	1,2	2,0	2,9	2,2	2,1	2,1				
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	2,3	2,7	1,6	2,4	3,5	2,8	2,8	1,8	2,1	2,0	1,9	2,3	1,7	1,2	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	10,4	12,1	8,5	6,4	8,6	7,4	7,4	5,7				
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	0,3	-	-	-				
<i>Calliphrys rubi</i> (L.)	10,4	13,1	10,9	18,1	13,1	14,3	16,8	16,4	13,6	9,7	13,0	11,3	8,8	5,7	4,7	4,7				
<i>Lycaena helle</i> (L.)	2,1	4,7	2,9	2,4	0,7	4,1	0,6	1,3	2,3	1,0	2,4	2,2	1,8	1,9	-	-				
<i>Palaeochrysopehanus hippothoe</i> (L.)	1,2	0,8	4,9	4,4	0,5	4,3	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	0,6	1,4	1,6	1,9	3,2	5,9	5,9				
<i>Plebejus argus</i> (L.)	-	-	0,4	0,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
<i>Vacciniina optilete</i> (Knoch)	4,8	10,8	6,2	4,3	6,5	9,7	13,4	9,9	3,1	5,1	4,9	2,5	4,7	4,6	2,8	2,8				
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	0,7	0,8	1,2	1,2	1,0	1,0				
<i>Pseudoaricia nicias</i> (Meig.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,6	1,7	2,3	2,3				
<i>Eumedonia eumedon</i> (Esp.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	0,9	1,1	1,1				
<i>Cyaniris 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	7,0				
<i>Plebicula amandus</i> (Schn.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	2,3	2,3				
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	-	-	-	-	-	0,4	1,1	2,1	-	-	-	-	0,5	4,2	3,9	3,9				
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	-	-	-	-	-	0,6	0,9	-	0,6	2,7	3,8	1,9	1,8	2,9	0,8	0,8				
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,5	2,8	2,8				
<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	4,1				
<i>Aglais urticae</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,8	2,5	5,6	6,5				
<i>Araschnia levana</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,2	2,9	4,7	4,7				

Названия видов	Первый (контрольный) участок														Второй участок						Продолжение таблицы
	Первый (контрольный) участок														Второй участок						
	1990	1993	1994	1997	1998	2000	2005	2006	1990	1993	1994	1997	1998	2000	2005	2006					
<i>Vanessa cardui</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	1,5	4,7					
<i>Euphydryas maturna</i> (L.)	2,1	4,5	2,7	4,3	4,5	4,1	3,7	1,5	2,1	2,7	1,7	1,8	2,8	1,9	2,6						
<i>Mesoacidalia aglaja</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	-	0,5	0,5	-	0,5	1,2	0,5	2,2	1,0						
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	4,1	3,7	4,3	3,1	4,0	3,0	5,4	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	19,9	20,5	15,4	15,1	13,6	13,4	6,4	3,4						
<i>Proclossiana eunomia</i> (Esp.)	1,6	0,7	1,4	2,4	2,3	1,0	2,6	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	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	3,6	2,3	6,0	3,1	3,7	2,6	2,5	1,3						
<i>C. freija</i> (Bekl.)	3,5	4,5	1,8	2,3	1,3	2,8	1,6	3,5	1,8	2,7	1,2	8,0	1,4	-	-						
<i>C. frigga</i> (Bekl.)	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	1,6	1,1	1,3	1,4	1,3	0,5	0,9	-						
<i>Coenonympha tullia</i> (Mll.)	2,5	1,9	2,3	1,2	1,1	4,3	-	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	-	1,3	-	1,8	0,5	2,3	1,5	1,0	3,9						
<i>E. euryale</i> (Esp.)	-	-	2,7	-	1,8	1,5	-	0,6	-	2,5	-	3,1	1,8	-	2,6						
<i>E. embla</i> (Bekl.)	2,1	-	2,5	-	4,5	3,3	-	-	6,2	-	7,8	-	-	2,0	-						
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	5,1	-	3,4	0,2	1,9	3,4	-	3,3	-	3,9	-	1,8	1,6	2,4	3,4						
<i>Carthorocephalus palaemon</i> (Pall.)	0,5	0,7	1,4	1,0	0,4	-	-	0,6	-	-	0,9	0,6	-	0,7	1,0						
S	27	25	26	26	28	28	23	26	24	23	25	32	36	35	32						
<i>D_{lit}</i>	3,91	3,47	3,65	3,62	3,91	4,04	3,18	3,79	3,33	3,33	3,47	4,49	5,06	4,91	4,49						
H'	2,71	2,58	2,71	2,64	2,80	2,85	2,48	2,75	2,71	2,81	2,78	3,03	3,17	3,32	3,28						
d	0,20	0,20	0,20	0,19	0,18	0,16	0,19	0,21	0,21	0,15	0,15	0,14	0,13	0,09	0,07						

К первой группе относятся чешуекрылые, которые развиваются на болотах на всех стадиях жизненного цикла. Это достаточно stenотопные гигрофилы и мезо-гигрофилы: болотные перламутровки *B. aquilonaris*, *P. eunomia*, *C. freija*, болотно-лесные желтушка *C. palaeno*, голубянки *C. rubi*, *V. optilete*, сатириды *E. embla*, *Oe. jutta*. и болотно-луговая сенница *C. tullia*. Первый участок, кроме того, заселяла болотная перламутровка *C. frigga*, а на втором была обнаружена редчайшая в средней тайге северо-востока Русской равнины перламутровка *C. angarensis*. По характеру зонально-ландшафтного распределения все перечисленные чешуекрылые – гипоаркто-бореальные и северно-бореальные виды. Зона их экологического оптимума лежит в пределах гипоарктической тундры, лесотундры и крайнесеверной тайги, где они широко заселяют как зональные, так и интразональные сообщества. В северной и средней тайге эти виды также остаются заметным элементом лепидоптерофауны, но распределены здесь локально по интразональным болотным местообитаниям. Существованию их в лесной зоне со времен голоценовых климатических флуктуаций благоприятствуют «мини-гипоарктические» условия на грядово-мочажинных сфагновых болотах: из-за повышенной влажности они меньше нагреваются днём, быстрее остывают в ночное время летом, заморозки весной здесь длятся дольше, а осенью наступают раньше. Если использовать ценобиотическую типологию Л.Г. Раменского [21] в отношении дневных бабочек, то болотные виды являются *пациентами*, которые «в борьбе за существование берут не энергией жизнеспособности, а своей выносливостью к крайне суровым условиям...» (с. 379).

В особую подгруппу постоянных обитателей болот можно выделить чешуекрылых, которые держатся на их периферии среди кустарников, пограничного редколесья и разнотравья – белянка *A. cardamines*, голубянка *C. argiolus*, перламутровки *B. ino*, *C. selene*, *C. euphrosyne*, *C. titania*.

Постоянные обитатели формируют ядро, или «стратегический спектр» [22], болотных группировок булавоусых чешуекрылых. Многие из них доминируют по численности. Например, в первый год наблюдений (1990) на обоих участках наиболее обильными являлись *C. palaeno*, *C. rubi* и *B. aquilonaris*. В состав фоновых видов входили также *B. ino*, *C. euphrosyne*, а на первом участке, кроме того, *V. optilete* и *Oe. jutta*. Разницу показателей от-

носительного обилия постоянных обитателей болот надо объяснять, скорее всего, не конкурентными взаимодействиями между бабочками (имаго) за кормовой ресурс (ощутимая пищевая конкуренция между гусеницами дневных 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 *P. napi*. Однако болото служило ей лишь кормовым участком имаго первого поколения, в период лёта которого цвели многие травы и кустарнички (вересковые, брусничные, морощка и др.). В августе особи второй генерации этого вида здесь почти не встречались, концентрируясь в основном на огородах дачного посёлка и опушках леса.

Судя по обилию, встречаемости и характеру размещения на сопредельных территориях второй болотный участок служил в качестве кормового также для имаго белянок *L. sinapis*, *P. rapae*, голубянок *L. helle*, *P. hippothoe*, шашечницы *E. maturna*, чернушек *E. ligea*, *E. euryale*, толстоголовки *C. palaemon*. Как случайные залёты на болото мы классифицировали редкие встречи голубянки *A. artaxerxes*, нимфалид *N. antiopa* и *M. aglaja*.

Контрольный болотный участок 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 *A. crataegi*, *P. brassicae*, голубянки *C. semiargus*, углокрыльницы *P. c-album*, в небольшом количестве кормились белянки *L. sinapis*, *P. napi*, *P. rapae*, шашечница *E. maturna*, чернушки *E. ligea*, толстоголовки *C. 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 другими случайными факторами.

Уровень сходства видового состава дневных бабочек изучаемых болотных участков

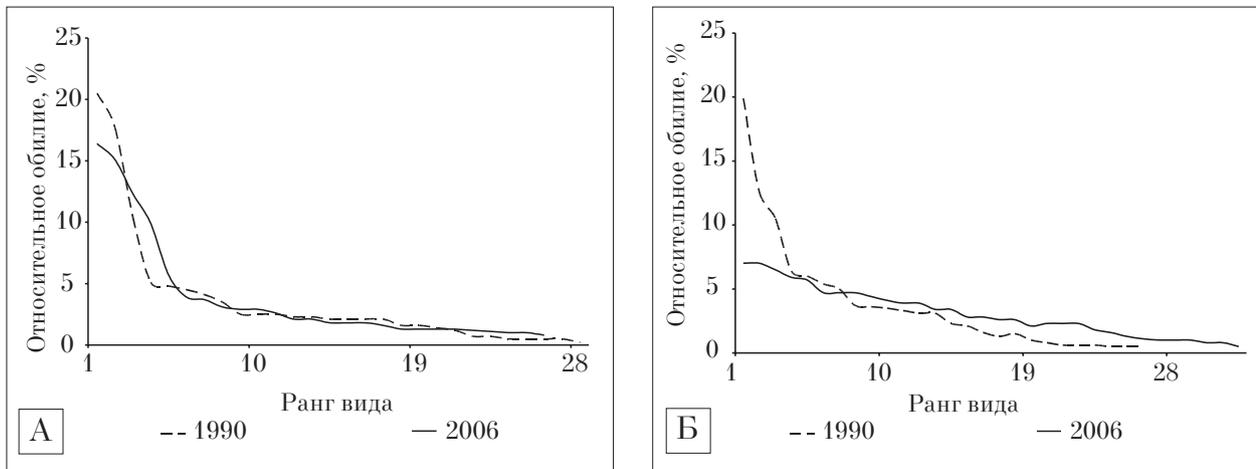


Рис. 1. Кривые рангового распределения видов булавоусых чешуекрылых на сфагновых болотах в начале и конце наблюдений. А – первый (контрольный) участок; Б – второй участок

в 1990 г. составил 76,4%, а с учётом численности – 82,5%. Значения показателей инвентаризационного разнообразия на обоих болотах оказались сходны и в целом типичны для группировок булавоусых чешуекрылых таёжных болот севера Русской равнины [6, 23]. Кривые «ранг/обилие видов» (рис. 1) более всего соответствовали модели логарифмически нормального распределения [18, 24]. 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 гипоаркто-бореальные и северно-бореальные 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. 2, А). Например, заметно возросла плотность голубянок *C. rubi* и *V. optilete*, в то же время у перламутровок она стала ниже, а *C. frigga* и *C. 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

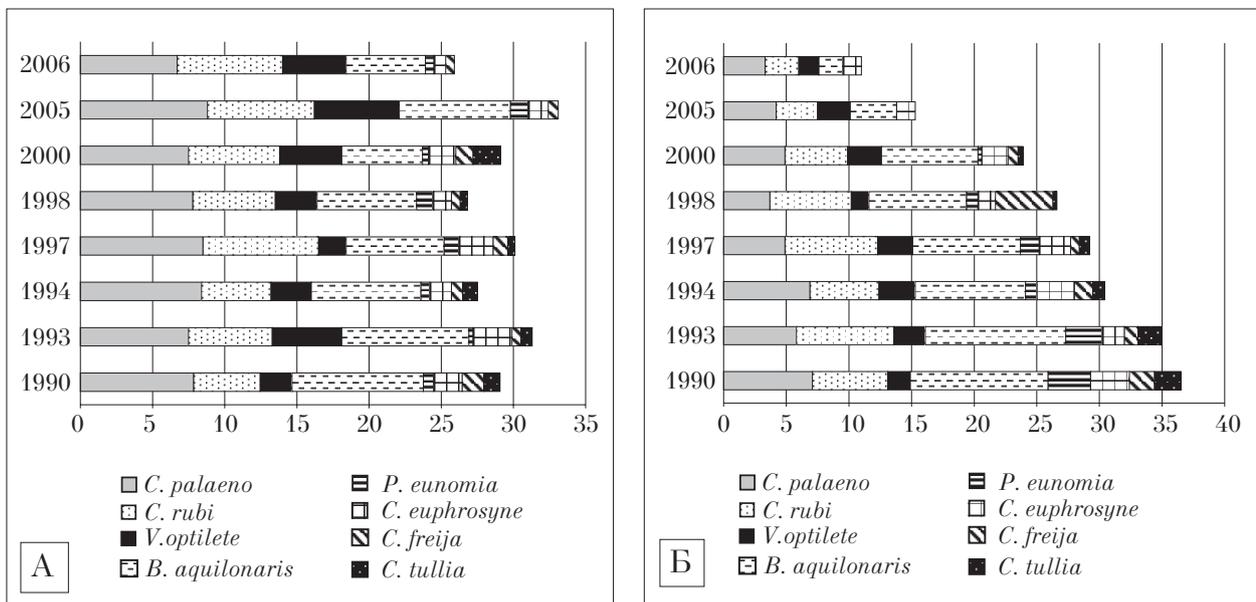


Рис. 2. Динамика плотности наиболее характерных видов булавоусых чешуекрылых сфагновых болот. А – первый (контрольный) участок; Б – второй участок.

Примечание: по оси абсцисс обозначена плотность видов, экз./га, по оси ординат – годы наблюдений.

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 учётом численности – 75,3%.

Совершенно иная картина наблюдалась на втором болоте. За период наблюдений исчезли (скорее всего, вымерли) некоторые болотные виды: *P. eunomia*, *C. freija*, *C. angarensis*. Численность других характерных представителей болота, составлявших в начале наблюдений ядро топической группировки, заметно снизилась (рис. 2, Б). Например, плотность перламутровки *B. aquilonaris*, являвшейся в 1990 г. самым многочисленным видом, стала меньше почти в шесть раз, а у *C. palaeno* и *C. rubi* – почти в три раза. В значительном количестве появились адвентивные виды из антропогенных местообитаний *P. brassicae*, *A. urticae*, *A. levana*, *V. cardui*, по обочинам дорог распространились опушечные и луговые мезофилы *A. artaxerxes*, *P. nicias*, *E. eumedon*, *C. semiargus*, *P. icarus*, *P. amanda* и дендро-тамнофилы *A. crataegi*, *G. rhamni*, *N. xanthomelas*.

Сходство видового состава булавоусых чешуекрылых на втором болотном участке в 1990 г. и 2006 г. составило 71,2%, с учётом численности – 40,3%, с контрольным участком в 2006 г. оно оказалось на уровне 66,7% и 46,6% для качественных и количественных данных соответственно. Показатели обилия видов на втором болоте заметно выравнивались, 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» (рис. 1, Б). 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 [24]. 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 определённой мере с механическим воздействием на субстрат (вытаптыванием) людьми.

Усилению присутствия на болоте адвентивных видов во многом способствовало развитие инфраструктуры дачного посёлка, окружающего болото, с огородами, мозаичными луговыми и рудеральными фитоценозами, зарослями различных кустарников и подростом деревьев. Известно, что в подобных условиях формируются особые комплексы булавоусых чешуекрылых антропогенных местообитаний с высоким уровнем видового богатства [23, 25]. 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, определённую 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. сенница *C. tullia* исчезла на этом участке, а также контрольном и во многих других местообитаниях. Обилие голубянки *C. argiolus* в локальной фауне, наоборот, заметно выросло, кроме того, в последние годы у неё наблюдалось здесь полноценное второе (позднелетнее) поколение. Появление на болотах махаона (*Papilio machaon*) связано с общим увеличением его численности в таёжной зоне Русской равнины в последние десятилетия. Существует несколько теорий естественной динамики численности [26 – 29], но ни одна из них не даёт 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.

Заключение

Сфагновые болота являются одним из основных типов местообитаний булавоусых чешуекрылых в таёжной зоне северо-востока Русской равнины. Болотные группировки дневных бабочек имеют характерную, сложившуюся в процессе голоценовых колебаний климата структуру. В ненарушенном состоянии возможны изменения по причине естественной динамики численности видов, но они носят циклический характер и в целом не влияют на её устойчивость.

Значительное воздействие на состав и структуру доминирования булавоусых чешуекрылых оказывает антропогенная трансформация болотных сообществ. Специфичные гипоаркто-бореальные и северо-бореальные виды из-за изменений в растительном покрове, характере увлажнения, в результате вытаптывания болот заметно снижаются в численности, а некоторые вымирают. Одновременно возрастает доля адвентивных видов из антропогенных, луговых и лесных местообитаний. Несмотря на некоторое увеличение показателей инвентаризационного разнообразия, подобную динамику нельзя считать положительной, так как нарушается исторически сложившаяся структура населения, а из-за относительной изолированности болотных группировок дневных бабочек в лесной зоне данные изменения являются необратимыми. Все эти факты заставляют ещё раз обратить пристальное внимание на необходимость комплексной охраны болотных систем, важнейшим компонентом которых являются булавоусые чешуекрылые.

Наконец, проведённые наблюдения за динамикой населения булавоусых чешуекрылых сфагновых болот с разной степенью антропогенной нагрузки вновь подтвердили перспективность использования этих насекомых в качестве репрезентативной модельной группы в комплексной оценке биоразнообразия территорий и экологическом мониторинге наземных экосистем.

Литература

1. Кузякин А.П. Дневные чешуекрылые как зоогеографический индикатор // Четвёртая межвузовская зоогеограф. конф.: Тез. докл. Одесса. 1966. С. 135-136.

2. Голденков А.А. Изменения в сообществах булавоусых чешуекрылых (*Lepidoptera, Rhopalocera*) Белоруссии при антропогенном воздействии на биотопы // X съезд Всесоюзного энтомол. об-ва.: Матер. докл. Л. 1990. С. 151-152.

3. Плющ И.Г. Вопросы охраны булавоусых чешуекрылых (*Lepidoptera, Rhopalocera*) и их индикационное значение // X съезд Всесоюзного энтомол. об-ва.: Матер. докл. Л. 1990. С. 190-192.

4. Мазин Л.Н. Общие итоги и перспективы исследований населения булавоусых чешуекрылых (*Lepidoptera, Rhopalocera*) природных зон СССР // Систематика животных, практическая зоология и ландшафтная зоогеография. М. 1991. С. 68-78.

5. Клепиков М.А. Булавоусые чешуекрылые (*Lepidoptera, Rhopalocera*) как эталонная группа биологического разнообразия при планировании ООПТ на примере Ярославского Заволжья // Проблемы формирования региональных систем особо охраняемых природных территорий. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2001. С. 127-133.

6. Татаринов А.Г., Долгин М.М. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на Европейском Северо-Востоке России. СПб: Наука, 2001. 244 с.

7. Gall L.F. The effects of capturing and marking on subsequent activity in *Boloria acrocnema* (*Lepidoptera: Nymphalidae*), with a comparison of different numerical models that estimate population size // Biol. Conserv. 1984. V. 28. № 2. P. 139-154.

8. Горбач В.В. Сезонная динамика численности и половой состав популяции перламутровки *Boloria aquilonaris* (*Lepidoptera, Nymphalidae*) // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 5. С. 576-581.

9. Любичев А.А. К методике количественного учёта и районирования насекомых. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1958. 167 с.

10. Палий В.Ф. Методика фенологических и фаунистических исследований насекомых. Фрунзе. 1966. 177 с.

11. Палий В.Ф. Методика изучения фауны и фенологии насекомых. Воронеж: Центр.-Черноземн. книжн. изд-во, 1970. 191 с.

12. Yamamoto M. Notes on the methods of belt transect census of butterflies // J. Fac. Sci. Nippon Univ. 1975. Ser. VI. Zool. V. 20. № 1. P. 53-58.

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

14. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

15. Малков Ю.П. К методике учёта булавоусых чешуекрылых // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. Горно-Алтайск. 1994. С. 33-36.

16. Челинцев Н.Г. Маршрутный визуальный учёт имаго булавоусых чешуекрылых (проект методики) //

Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 4. С. 66-69.

17. Малков П.Ю. Количественный анализ биологических данных. Учебное пособие. Горно-Алтайск: РИА Г.-АГУ, 2005. 76 с.

18. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. Пер. с англ. М.: Мир, 1992. 166 с.

19. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. М.: Изд-во МГУ, 1999. 94 с.

20. Baev P.V., Penev L.D. Biodiv-program for calculation biological diversity parameters, similarity, niche overlap and cluster analysis. Version 4.1. Sofia: Pensoft, 1993. 43 p.

21. Раменский Л.Г. Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.

22. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.

23. Болотов И.Н. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на формирование топических группировок булавоусых чешуекрылых (*Lepidoptera*,

Diurna) в условиях европейской северной тайги // Вестн. Поморского ун-та. Сер. Естественные и точные науки. 2003. № 2(4). С. 55-66.

24. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

25. Болотов И.Н. Результаты мониторинга влияния сведения лесов на фауну и сообщества булавоусых чешуекрылых и шмелей Поморья // Проблемы экологии человека. Архангельск. 2000. С. 28-31.

26. Рубцов И.А. Исторические факторы в динамике численности организмов // Журн. общ. биол. 1947. Т. 8. Вып. 3. С. 121-129.

27. Викторов Г.А. Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых // Зоол. журн. 1971. Т. 50. Вып. 3. С. 361-372.

28. Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984.

29. Максимов А.А., Ермаков Л.Н. Циклические процессы в сообществах животных. Новосибирск: Наука, 1985.