

Многолетние изменения структуры населения дневных чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) разнотравного луга

© 2018. А. Г. Татаринов, к. б. н., в. н. с., О. И. Кулакова, к. б. н., н. с.,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167982, Россия, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: tatarinov.a@ib.komisc.ru; kulakova@ib.komisc.ru

Приведены материалы по изучению многолетней динамики структуры населения и видового разнообразия дневных чешуекрылых двух разнотравных лугов в окрестностях г. Ухты Республики Коми. На участке пойменного луга за период 13-ти летних наблюдений заметных изменений в структуре населения *Rhopalocera* не произошло. Видовая группировка дневных чешуекрылых разнотравного луга, образовавшегося на месте лесной вырубki, трансформировалась в сторону обеднения и распада в ходе начавшегося самовосстановления ельника. Проведённые исследования в целом подтверждают вывод об устойчивости структуры населения дневных чешуекрылых в условиях сохранения состава и структуры фитоценозов в течение длительного времени. В границах одной конкретной фауны в аналогичных растительных сообществах, в том числе и вторичного происхождения, формируется сходное население дневных чешуекрылых. Это обуславливает возможность типологических описаний и экстраполяции при характеристике пространственно-временной организации населения *Rhopalocera* и создаёт основу для развития синтаксономического направления в лепидоптерологии.

Ключевые слова: дневные чешуекрылые, топическая группировка видов, видовое разнообразие, многолетняя динамика населения, разнотравный луг.

Long-term changes in the structure of the Butterflies population (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) on the mixed grass meadow

A. G. Tatarinov, O. I. Kulakova,
Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS,
28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, Russia, 167982,
e-mail: tatarinov.a@ib.komisc.ru, kulakova@ib.komisc.ru

Grass meadows are one of the main habitats of *Lepidoptera* in the taiga zone of the northeast of the Russian Plain. These plant communities are a convenient platform for the observation of *Rhopalocera* long-term population dynamics and species diversity. The article presents results of the study of long-term dynamics of the *Lepidoptera* population structure and species diversity in two grass meadows in the neighborhood of Ukhta city, Komi Republic. 47 species from six families were registered. During the 13-year observation period we did not notice any significant changes in the *Rhopalocera* population structure in the floodplain meadow. The *Lepidoptera* species group of the grass meadow formed on the site of forest felling was transformed towards depletion and decomposition during the spruce forest self-restoration. Succession changes in plant communities lead to the transformation of topical *Rhopalocera* groups, both towards increasing the species diversity and towards their degradation and complete decomposition. As a whole, the researches carried out confirm the conclusion about the stability of the structure of the population of *Lepidoptera* in conditions of preservation of the composition and structure of phytocenoses for a long time period. Within the boundaries of one particular fauna in similar plant communities, including secondary origin, a similar population of *Lepidoptera* is formed. This causes the possibility of typological descriptions and extrapolations in characterizing the spatio-temporal organization of the population of *Rhopalocera* and provides the basis for the development of a syntaxonomical direction in lepidopterology.

Keywords: butterflies, species-assemblage composition, species diversity, long-term dynamics of population, mixed grass meadow.

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 объёма 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 биоценологических условий» [1]. Вопросы многолетней динамики сообществ гораздо лучше проработаны в фитоценологии, что даёт «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» [2]. Дневные, или булавоусые чешуекрылые выглядят интересным и перспективным модельным объектом для развития данного синэкологического направления в энтомологических исследованиях. Основой этому тезису служит их хорошая фаунистическая изученность, возможность визуальных количественных учётов имаго в полевых условиях, выраженная биотопическая приуроченность и быстрая ответная реакция на изменение условий окружающей среды колебанием состава и численности видов в растительных сообществах.

На территории Республики Коми дневные чешуекрылые в фаунистическом и геоэкологическом отношении хорошо изучены в окрестностях г. Ухты. Первые сведения о *Rhopaloscega* здесь были собраны К.Ф. Седых в середине 20 в. Опубликованный им список [3] содержал 54 вида и позже был дополнен еще 13 видами [4, 5]. К 2016 г. ухтинская локальная фауна насчитывала 77 видов из шести семейств [6]. Накоплены достаточно подробные сведения о пространственно-типологической структуре топических группировок видов [7], получены первые материалы о многолетней динамике населения дневных чешуекрылых сфагновых болот данного района [8].

Одними из основных местообитаний *Rhopaloscega* в таёжной зоне северо-востока Русской равнины являются разнотравные луга. Они характеризуются значительной видовой насыщенностью в травостое, что обеспечивает высокий уровень видового разнообразия заселяющих их дневных чешуекрылых. Учи-

таявая широкое распространение и богатую лепидоптерофауну, данные фитоценозы являются удобной площадкой для наблюдений за многолетней динамикой населения и видового разнообразия дневных чешуекрылых [7]. Первые результаты исследований по данной проблематике представлены в данной работе.

Материал и методика

Исследования проводились авторами статьи и студентами Сыктывкарского государственного университета в течение шести полевых сезонов в период с 2000 по 2013 гг. на двух избранных участках разнотравных (смешанно-крупнотравных) лугов на территории МОГО «Ухта» Республики Коми. Первый луговой участок (I) располагался в пойме р. Ухты удалении 10 км от ближайшего населённого пункта, п. Весёлый Кут (63°26'52" с.ш., 52°55'23" в.д.). Осью участка II служила бывшая лесовозная дорога, проложенная вглубь елового массива к лесным делянкам 15–20 летней давности (63°35'28" с.ш., 53°34'51" в.д.). Работы проводились на расширенном отрезке дороги, 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 узколистый, 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 закусарены 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 ухтинской локальной фауны [6], что исключает влияние географического фактора на структуру топических группировок дневных чешуекрылых.

Данные о плотности видов дневных чешуекрылых на луговых участках, получен-

ные в результате визуальных учётов [9–11], пересчитаны и представлены в работе в форме относительного обилия видов. Этот показатель более наглядно отражает структуру и многолетнюю динамику населения *Rhopalocera* в растительных сообществах. Совокупность многочисленных (доминирующих по численности) и обычных (субдоминантных) видов в лепидоптерологии, как правило, именуют «фоновыми видами».

Оценка инвентаризационного разнообразия (α -разнообразия) видов дневных чешуекрылых на обследованных луговых участках дана с помощью широко применяющихся в экологических исследованиях индексов видового богатства Маргалефа (D_{Mg}), доминирования D , выравнивания Симпсона ($1-D_{Sm}$) и Бергера-Паркера (D_{B-P}). Дополнительно строились графики рангового распределения видов. Дифференцирующее, или β -разнообразие характеризовалось путём попарного сравнения состава и численности видов дневных чешуекрылых на луговых участках. В качестве показателя соответствия использовался индекс Чекановского-Сёренсена (I_{Ch-S}) для качественных и количественных данных. Формулы использованных индексов и обоснование их применения можно найти в литературе [12–15]. Математические расчёты проведены с помощью компьютерной программы Past v.3 [16].

Научная номенклатура видов и надвидовых таксонов дневных чешуекрылых представлена на основе анализа и компиляции данных двух каталогов [17, 18]. Русские названия растений даны по книге [19].

Результаты и обсуждение

В общей сложности за период исследований на обоих луговых участках было зарегистрировано 47 видов (46 на участке I и 40 на участке II) дневных чешуекрылых из шести семейств (табл.), что составляет 61% ухтинской локальной фауны и в полной мере отражает особенности пространственно-типологической структуры населения *Rhopalocera* смешанно-крупнотравных лугов на границе подзон средней и северной тайги северо-востока Русской равнины [7].

В первый год исследований на участке I было отмечено 38 видов дневных 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 *E. 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 хронографических субпопуляций в рамках одной локальной фауны и даже одного биотопа может существенно различаться. В окрестностях г. Ухты имаго обоих видов являются многочисленными в чётные годы, в нечётные – обилие *E. 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 *Rhopalocera* [7].

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 таёжными лугами, не включёнными в хозяйственный оборот. К 2012–2013 гг. на нём поднялось лишь несколько рассеянных кустов ив (в основном ивы филиколистной, ивы 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. 1) 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. чётко соответствуют модели лог-распределения, которое наблюдается, если в сообществах определяющее значение имеет один фактор или немногие экологические факторы [20]. Таким фактором можно считать большую численность в составе топических группировок бабочек боярышницы (*Aporia*

Таблица / Table

Состав, относительное обилие (%) и показатели видовой разнообразия дневных чешукрылых смешанно-луговых лугов в окрестностях г. Ухты
Composition, abundance (%) and species diversity indicators of Rhopalocera on mixed-meadow grasslands in the vicinity of the Ukhita

Название вида/ Name of species	Участок, год наблюдений/ Site, year of observations												
	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	0,47	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> (Rottl.)	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> (Rottl.)	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> (Rottl.)	0,16	0,34	0,36	0,35	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Speyeria aglaja</i> (L.)	0,63	1,03	2,67	2,44	2,11	0,97	0,86	1,52	–	–	–	–	
<i>Brenthis ino</i> (Rottl.)	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	–	–	

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<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
<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. euryle</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>Carthocephalus 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> (Ocs.h.)	-	-	-	1,05	1,18	0,88	0,65	-	-	-	-	-
Число видов, S	38	39	39	43	43	38	40	35	31	25	20	16
<i>D</i> _{кг}	5,743	5,964	5,844	6,212	5,933	5,261	5,719	5,166	4,746	3,831	3,181	2,731
<i>D</i>	0,064	0,073	0,050	0,055	0,086	0,091	0,042	0,054	0,056	0,078	1,104	0,116
<i>I-D</i> _{Sn}	0,936	0,927	0,950	0,945	0,914	0,909	0,956	0,946	0,944	0,922	0,896	0,884
<i>D</i> _{В-Р}	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. Численно преобладающие виды выделены серым цветом.
 Note. Numerically prevailing species are highlighted in gray

crataegi), массовый лёт которой тогда шёл 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 *Rhopalocera* 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 дневных чешуекрылых. Как и на первом участке, здесь по численности доминировали чернушки *E. ligea* и *E. euryale*. В состав фоновых видов также входили голубянка *C. rubi*, перламутровка *B. ino*, *C. euphrosyne*, кроме того, весьма обильными были опушечно-лесные беляночка горошковая (*L. sinapis*) и траурница (*N. 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.

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, ивы 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 узколистный, 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 дневных 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 (*A. crataegi*). Из состава топической группировки исчезли редкие и малочисленные виды, которые на графиках рангового распределения первых

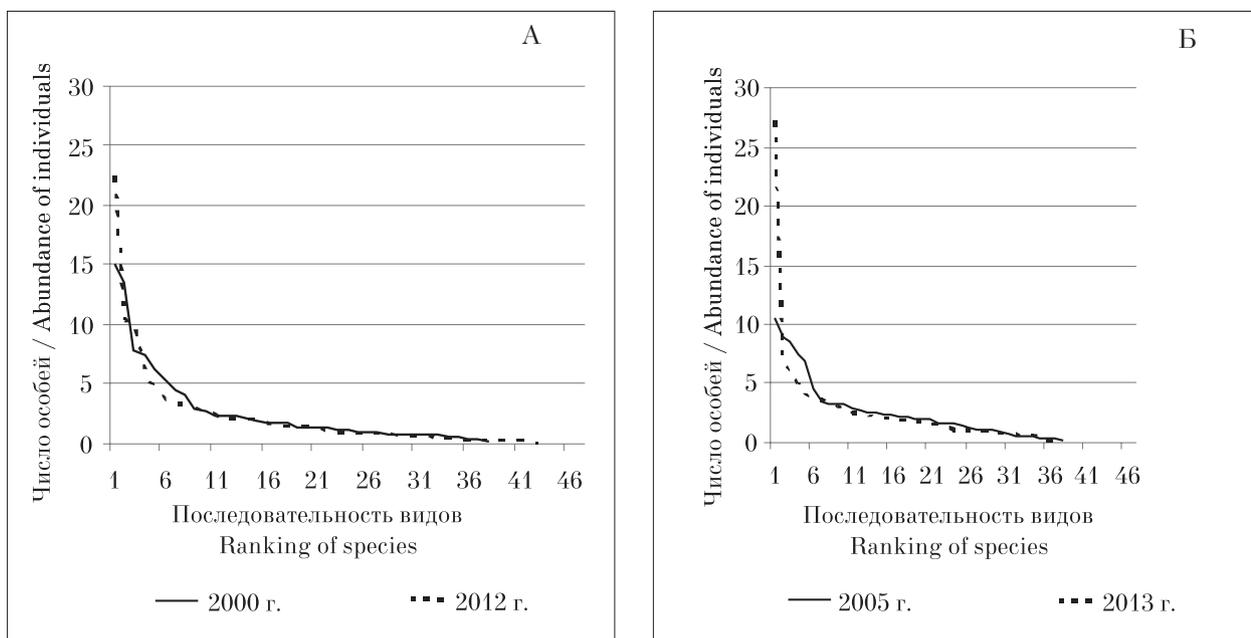


Рис. 1. Кривые рангового распределения видов дневных чешуекрылых на разнотравном лугу I в начале и конце периода наблюдений: А – чётные годы, Б – нечётные годы
Fig. 1. The rank distribution curves of species of *Rhopalocera* on a meadow grass I at the beginning and end of the observation period: A – even years, B – odd years

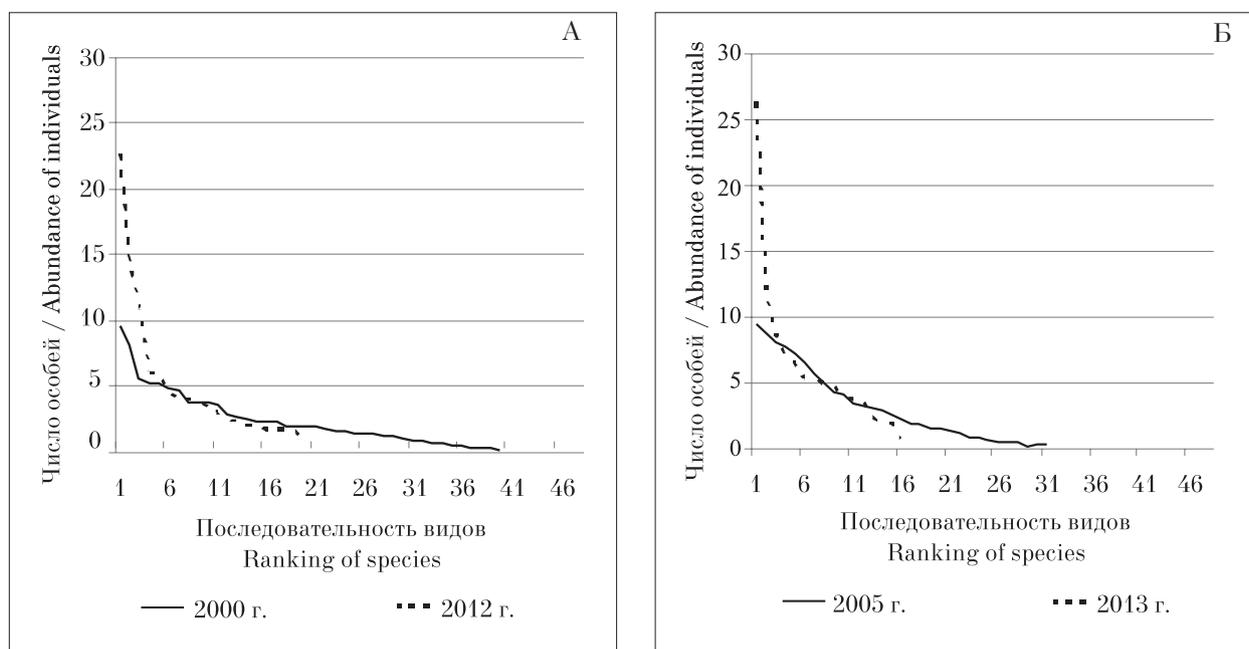


Рис. 2. Кривые рангового распределения видов дневных чешуекрылых на разнотравном лугу II в начале и конце периода наблюдений: А – чётные годы, Б – нечётные годы
Fig. 2. The rank distribution curves of species of Rhopalocera on a meadow grass II at the beginning and end of the observation period: А – even years, В – odd years

лет наблюдений формировали характерные «хвосты» кривых доминирования (рис. 2). В конце наблюдений форма этих кривых стала трансформироваться в сторону кривой, соответствующей модели геометрического ряда, которая, как известно, характеризует обеднённые сообщества, испытывающие сильную нагрузку под влиянием какого-либо экологического фактора, находящиеся в суровых условиях среды или на определённых стадиях сукцессии [20]. Сходство видового состава дневных 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 Rhopalocera 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 нём начался классический сукцессионный процесс самовосстановления ельника, протекающий по модели толерантности [21]. Смешанное крупнотравье постепенно стало меняться на злаково-разнотравное сообщество, появились «растения-няни» [22] (ивы и подрост берёзы).

К сожалению, на момент написания статьи, авторы не имели сведений об изменениях, произошедших в данном фитоценозе с 2013 г. Тем не менее, 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 приведёт к значительной трансформации топической группировки Rhopalocera, которая в конечном итоге закончится её деградацией и распадом. Постепенно «выпадут» из состава населения ещё сохранившиеся и даже многочисленные к 2013 г. луговые хртофильные виды (*P. napi*, *B. ino*, *C. selene*), затем наступит очередь опушечных хртофилов (*Anthocharis cardamines*, *C. euphrosyne*, *Lasiommata petropolitana*) и, наконец, опушечных тамнодендрофилов и лесных гелиомезофилов (*Colias palaeno*, *Gonyopterix rhamnii*, *C. rubi*, *Plebeius optilete*, *Agrynis paphia*, *N. antiopa*, *Polygonia calbum*). В темнохвойных еловых лесах северо-

востока Русской равнины население *Rhopalocera* с более-менее выраженной и устойчивой структурой фактически отсутствует [7].

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 поросшей разнотравьем лесной вырубки в процессе начавшейся восстановительной сукцессии стала трансформироваться в сторону обеднения и постепенного распада. Уровень сходства видового состава дневных 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.

Заключение

Смешанно-крупнотравные луга широко распространены в таежной зоне северо-востока Русской равнины и являются одними из основных местообитаний дневных чешуекрылых – их постоянно или временно заселяет более 50% видов региональной фауны. Данные фитоценозы характеризуются самыми высокими значениями показателей видового разнообразия *Rhopalocera* и могут рассматриваться в качестве модельного типа сообществ при выявлении закономерностей пространственно-временной организации населения дневных чешуекрылых.

Проведённые исследования в целом подтвердили вывод об устойчивости структуры населения дневных чешуекрылых в условиях сохранения состава и структуры фитоценозов в течение длительного времени [7]. Сукцессионные изменения в растительных сообществах приводят к трансформации топических группировок *Rhopalocera*, как в сторону повышения видового разнообразия, так и в сторону их деградации и полного распада.

В границах одной конкретной фауны в аналогичных растительных сообществах, в том числе и вторичного происхождения, формируется сходное население дневных чешуекрылых. Это обуславливает возможность типологических описаний и экстраполяций при характеристике пространственно-временной организации населения *Rhopalocera* и создаёт основу для развития синтаксономического направления в лепидоптерологии.

Работа выполнена 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 0414-2018-0005.

Литература

1. Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. Биологическое разнообразие и климат // *Успехи современной биологии*. 1993. Т. 113. № 5. С. 515–531.
2. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Динамика растительности: история и современное состояние теории // *Успехи современной биологии*. 1999. Т. 119. № 1. С. 15–29.
3. Седых К.Ф., Седых Е.Д. Дневные бабочки Ухтинского района Коми АССР // *Энтомологическое обозрение*. 1959. Т. 37. Вып. 4. С. 829–832.
4. Седых К.Ф. Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар: Коми книжное издательство, 1974. 192 с.
5. Седых К.Ф. Новые виды, подвиды и дополнения к фауне чешуекрылых Коми АССР // *Географические аспекты охраны флоры и фауны на северо-востоке Европейской части СССР*. Сыктывкар, 1977. С. 97–108.
6. Татаринов А.Г. География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 255 с.
7. Татаринов А.Г., Долгин М.М. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России. СПб: Наука, 2001. 244 с.
8. Татаринов А.Г., Кулакова О.И. Многолетняя динамика структуры населения булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea, Hesperioidea) сфагнового болота // *Теоретическая и прикладная экология*. 2009. № 2. С. 66–74.
9. Yamamoto M. Notes on the methods of belt transect census of butterflies // *J. Fac. Sci. Hockaido Univ.* 1975. Ser. VI. Zool. V. 20. No. 1. P. 53–58.
10. Pollard E. A method assessing changes in the abundance of butterflies // *Biol. Conserv.* 1977. V. 12. No. 2. P. 115–134.
11. Pollard E., Yates T.J. Monitoring butterflies for ecology and conservation. The British butterfly monitoring scheme. London: Chapman & Hall, 1993. 274 p.
12. Лебедева Н.В., Кривоулицкий Д.А. Биологическое разнообразие и методы его оценки. М.: ВЛАДОС, 2004. 432 с.
13. Magurran A.E. Ecological diversity and its measurement. London and New York: Springer, 1988. 114 p.
14. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
15. Татаринов А.Г., Долгин М.М. Видовое разнообразие и методы его оценки. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2010. 44 с.

16. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4 (1). 9 p.

17. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. СПб.–М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 424 с.

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

19. Груздев Б.И., Мартыненко В.А., Тарбаева В.М. Современная номенклатура сосудистых растений европейского Северо-Востока России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 1999. 136 с.

20. Giller P. Community structure and ecological niche. London and New York: Springer, 1984. 142 p.

21. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломеш А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.

22. Gomez-Aparicio L., Zamora R., Gomez J.M., Hódar J.A., Castro J., Baraza E. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants // *Ecol. Appl.* 2004. V. 14 (4). P. 112–1138.

References

1. Chernov Yu.I., Penev L.D. Biological Diversity and Climate // *Uspekhi sovremennot biologii*. 1999. V. 113. No. 5. P. 515–531 (in Russian).

2. Mirkin B.M., Naumova L.G. Dynamics of vegetation: history and the modern state of the theory // *Uspekhi sovremennot biologii*. 1999. V. 119. No. 1. P. 15–29 (in Russian).

3. Sedykh K.F., Sedykh E.D. Butterflies of the Ukhta district of the Komi ASSR // *Entomologicheskoye obozreniye*. 1929. V. 37. No. 4. P. 829–832 (in Russian).

4. Sedykh K.F. Fauna of the Komi ASSR. Invertebrates. Syktyvkar: Komi knizhnoe izdatelstvo, 1974. 192 p. (in Russian).

5. Sedykh K.F. New species, subspecies and additions to the fauna of Lepidoptera Komi ASSR // Geographical aspects of the protection of flora and fauna in the northeast of the European part of the USSR. Syktyvkar, 1977. P. 97–108 (in Russian).

6. Tatarinov A.G. Butterflies geography on the European North-East of Russia. Moskva: Tovarishchestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2016. 255 p. (in Russian).

7. Tatarinov A.G., Dolgin M.M. Butterflies diversity on the European North-East of Russia. Sankt-Petersburg: Nauka, 2001. 244 p. (in Russian).

8. Tatarinov A.G., Kulakova O.I. Long-term population structure dynamics of Rhopalocera Lepidopterous insects (Lepidoptera, Papilionoidea, Hesperioidea) of peat moss bogs // *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2009. No. 2. P. 66–79 (in Russian).

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

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

11. Pollard E., Yates T.J. Monitoring butterflies for ecology and conservation. The British butterfly monitoring scheme. London: Chapman & Hall, 1993. 274 p.

12. Lebedeva N.V., Krivolutsky D.A. Biological diversity and methods for its evaluation. Moskva: Gumanitarny izdatelskiy tsentr VLADOS, 2004. 432 p. (in Russian).

13. Magurran A.E. Ecological diversity and its measurement. London and New York: Springer, 1988. 114 p.

14. Pesenko Yu.A. Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies. Moscow: Nauka, 1982. 288 p. (in Russian).

15. Tatarinov A.G., Dolgin M.M. Species diversity and methods for its evaluation. Syktyvkar, 2010. 44 p. (in Russian).

16. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4 (1). 9 p.

17. Catalog of Lepidoptera of Russia. Sankt-Peterburg–Moskva: Tovarishchestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2008. 424 p. (in Russian).

18. Korb S.K., Bolshakov L.G. Catalog of the Butterflies (Lepidoptera: Papilioniformes) of the former USSR // *Eversmannia*. 2011. Separate issue 2. 124 p. (in Russian).

19. Gruzdev B.I., Martynenko V.A., Tarbaeva V.M. The modern nomenclature of vascular plants of the European North-East of Russia. Syktyvkar: Izdatelstvo Syktyvkarского университета. 136 p. (in Russian).

20. Giller P. Community structure and ecological niche. London and New York: Springer, 1984. 142 p.

21. Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomes A.I. Modern science of vegetation. Moskva: Logos, 2001. 264 p. (in Russian).

22. Gomez-Aparicio L., Zamora R., Gomez J.M., Hódar J.A., Castro J., Baraza E. Applying plant facilitation to forest restoration: a metaanalysis of the use of shrubs as nurse plants // *Ecol. Appl.* 2004 V. 14 (4). P. 1128–1138.