

РАССЕЛЕНИЕ И НАТУРАЛИЗАЦИЯ АДВЕНТИВНЫХ ВИДОВ БУЛАВОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA: PAPILIONOIDEA) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ

© 2023 Татаринов А.Г.*, Кулакова О.И.**

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 167982, Россия;
e-mail: *tatarinov.a@ib.komisc.ru, **kulakova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 20.05.2022. После доработки 27.04.2023. Принята к публикации 15.05.2023

Приводятся сведения о составе и особенностях натурализации более двух десятков адвентивных видов булавоусых чешуекрылых, проникших на северо-восток Русской равнины в период с 1990 по 2021 г. Установлено, что основной инвазионный путь видов из южных областей идёт преимущественно вдоль линейных коммуникаций (автотрасс, железных дорог, ЛЭП, нефте-, газопроводов). Успешной натурализации адвентивных видов способствует техногенная трансформация коренных таёжных лесов в результате промышленных лесозаготовок, значительно расширяющая площади пригодных для булавоусых чешуекрылых местообитаний. Линейные технические и промышленные сооружения в комплексе с речными долинами играют роль квазиприродных коридоров, по которым расселяются адвентивные виды, а вторичные мелколиственные и смешанные лесные насаждения, окружённые сетью опушечно-лесных и луговых стадий, служат своего рода плацдармами, на которых они закрепляются. Выделены группы адвентивных видов согласно натурализационным статусам, определённым по результатам интегральной оценки их биоценотической устойчивости и ландшафтной активности. Сделан вывод, что изменения состава локальных и зональных фаун и пространственно-типологической структуры населения булавоусых чешуекрылых, вызванные проникновением и натурализацией адвентивных видов, на северо-востоке Русской равнины будут только возрастать.

Ключевые слова: булавоусые чешуекрылые, северо-восток Русской равнины, адвентивные виды, натурализация.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-172-187

Введение

Распространение и натурализация адвентивных видов животных и растений на новых территориях – одна из актуальных проблем современной экологии. В условиях тотальной антропогенной трансформации природных сообществ и ландшафтов она напрямую связана с устойчивым управлением лесными, водными ресурсами, эффективным ведением сельского хозяйства и сохранением биологического разнообразия в разных регионах планеты. В энтомологии эта тема также активно обсуждается специалистами, хотя для многих таксономических групп насекомых масштаб, интенсивность и пути расселения видов бывает трудно адекватно оценить из-за краткой истории наблюдений и слабой изученности энтомофаун. Булавоусых чешуекрылых в этом отношении можно считать исключением, так как объём накопленных материалов по их экологии и географии весьма велик, а

открытый образ жизни и тесная связь с ландшафтно-биотопическими условиями позволяют оперативно выявлять в региональных и локальных фаунах недавно появившиеся виды.

Проникновение адвентивных видов булавоусых чешуекрылых на новые территории в подавляющем большинстве случаев не несёт серьёзных угроз сельскому и лесному хозяйству и в краткосрочной перспективе не нарушает функционирование местных экосистем. Однако их постепенная натурализация может вызвать значительные и необратимые изменения в структуре топических группировок и локальных фаун Papilionoidea, что вкупе с подобными явлениями среди других животных и растений и антропогенной трансформацией природных сообществ обязательно отразится на всех уровнях исторически сложившегося в регионах биоразнообразия. Поэтому очень важно внимательно отслеживать подобные

процессы и оценивать их возможное влияние на местные биогеоценозы.

Цель работы – представить обзор адвентивных видов булавоусых чешуекрылых, проникших на северо-восток Русской равнины в последние 30 лет, а также активно расселяющихся представителей региональной лепидоптерофауны, охарактеризовать особенности их натурализации на новых территориях и выделить наиболее значимые факторы окружающей среды в данном процессе.

Материал и методы

В основе данной статьи лежат материалы хорологических исследований булавоусых чешуекрылых, собранных авторами с 1990 по 2021 г. на Русской (Восточно-Европейской) равнине к востоку от 44 меридиана до Уральского хребта и к северу от 59 параллели до побережья Баренцева моря. В административном отношении эта территория включает Республику Коми и Ненецкий автономный округ, восточные районы Архангельской и Вологодской областей и северо-западные районы Кировской обл. Основным типом растительности, определяющим ландшафт большей части региона, являются леса таёжной зоны, которая подразделяется на подзоны южной, средней, северной и крайнесеверной тайги. На Крайнем Севере располагается тундровая зона (Канинско-Тиманская, Малоземельская и Большеземельская тундры) с подзонами типичных (северных) и южных (кустарниковых) тундр. Переходной полосой между тундровой и таёжной зонами является лесотундра.

В общей сложности за указанный период обследовано более 100 географических пунктов (локалитетов), расположенных в различных таёжных и тундровых ландшафтных провинциях региона. Помимо оригинальных материалов, полученных в ходе полевых работ, были проанализированы многочисленные литературные сведения, так или иначе касающиеся темы изменения границ видовых ареалов, сезонных миграций и динамики численности булавоусых чешуекрылых на востоке Европейского субконтинента [Седых, 1974; Шернин, Чарушина, 1974; Львовский,

Моргун, 2007; Kozlov et al., 2014; Каталог..., 2019; и др.].

Ареалогические и ландшафтно-зональные категории булавоусых чешуекрылых региональной фауны были подробно рассмотрены нами ранее [Татаринов, 2016]. Научная номенклатура видов дана по Каталогу чешуекрылых России [2019].

Более или менее устойчивая терминологическая база сформирована и используется специалистами при обсуждении вопросов расселения и натурализации чужеродных растений, а среди зоологов номенклатурного единства в этом вопросе пока нет, поэтому во избежание разночтений представим смысловое содержание основных понятий, которое мы вкладываем в них в данной статье.

Адвентивный вид – вид, который впервые проник на изучаемую территорию в обозначенный период наблюдений. Вообще, адвентивными принято называть виды, случайно или преднамеренно интродуцированные человеком на новую территорию. Однако участие человека в расселении булавоусых чешуекрылых в настоящее время хоть и очень значимо, но в подавляющем большинстве случаев лишь опосредованно через антропогенно трансформированные местообитания и ландшафты, по которым проходит иммиграция видов. В связи с этим к категории адвентивных мы относим все чужеродные в региональной фауне виды Papilionoidea, независимо от путей и способов их распространения. Определение «инвазивный» (инвазионный) в отношении активно расселяющихся видов булавоусых чешуекрылых мы стараемся не употреблять.

Агриобионт – вид, который успешно адаптировался к новым условиям, стал активно заселять естественные местообитания и таким образом интегрировался в местные природные сообщества. Этот процесс со временем может привести к заметным изменениям в сложившейся структуре аборигенных топических группировок видов и в итоге трансформировать её.

Колонибионт – вид, прочно обосновавшийся в определённых местообитаниях на новой территории, но не расселяющийся за их пределы.

Необионт – адвентивный вид, успешно натурализовавшийся на новой территории. В проблематике чужеродных видов растений широко используются термины «неофит» и «супернеофит». Первым обозначают виды, проникшие каким-либо способом на новые территории (главным образом, Старого Света) после XVI в., супернеофиты появились в XX в. [Виноградова и др., 2010]. В зоологических исследованиях иногда употребляют аналогичные термины «необионт» и «супернеобионт». Однако заметим, что в отношении большинства видов насекомых использовать их в первоначальном, «флористическом» значении весьма затруднительно. Активное накопление материалов по региональным энтомофаунам началось лишь в последние два столетия и определить, проник ли тот или иной вид насекомого на территорию в обозримый период времени или же его «отсутствие» было связано с недостатком фаунистических данных, зачастую бывает просто невозможно.

Эпекобионт – вид, расселение которого тесно связано с антропогенными местообитаниями. В процессе натурализации на новых местах он, как правило, не распространяется за пределы трансформированных или созданных человеком биотопов.

Эфемеробионт – вид, периодически исчезающий из состава топических группировок и локальных фаун.

Для оценки биоценологических особенностей и степени устойчивости в локальных фаунах адвентивные и активно расселяющиеся виды булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины разделены на следующие категории:

I – вид, приводимый для региональной фауны на основании разовых или спорадических находок единичных особей с неясным иммиграционным маршрутом.

II – регулярный мигрант, способный размножаться в местных условиях, нередко образующий псевдопопуляции и временные 1–3-летние популяционные группировки. Представители этой категории проникают в регион с прилегающих (в основном с юга) или близлежащих территорий, которые

входят в зоны их прерывистого распространения или периодического вымирания, а также высоковагильные виды, для которых дальние миграции являются частью жизненного цикла. Среди них весьма обычны периодические и аperiodические вспышки численности, дающие толчок к широкомасштабному и быстрому расселению на новые территории.

III – вид, находящийся в процессе активного расселения по региону, однако в локальных фаунах представленный немногочисленными особями с неясным статусом обитания или сформировавший временные популяционные группировки. Он периодически исчезает из состава локальных фаун (обычно вымерзает в зимний период), а потом вновь заселяет прежние локалитеты и местообитания за счёт установившегося иммиграционного потока. Типичный эфемеробионт, приуроченный к определённым, как правило, антропогенным местообитаниям.

IV – вид, находящийся в процессе активного расселения по региону, сформировавший на новых территориях устойчивые, но подверженные заметным колебаниям численности популяционные группировки. В локальных фаунах тесно связан с антропогенными местообитаниями. Типичный эпекобионт.

V – вид, в процессе натурализации начавший активно заселять естественные местообитания и встраиваться в структуру аборигенных природных сообществ. Типичный агриобионт.

Для интегральной оценки численности и встречаемости в локальных фаунах адвентивных и активно расселяющихся видов были использованы балльные показатели их ландшафтной активности (табл. 1). В комплексе с представленными выше категориями биоценологической устойчивости они позволяют по формальным критериям оценить успешность адаптации видов к новым условиям и их натурализационный статус. Подобная оценка в работе представлена для 33 видов в 12 локалитетах, расположенных в разных ландшафтных зонах и подзонах северо-востока Русской равнины (рис. 1).

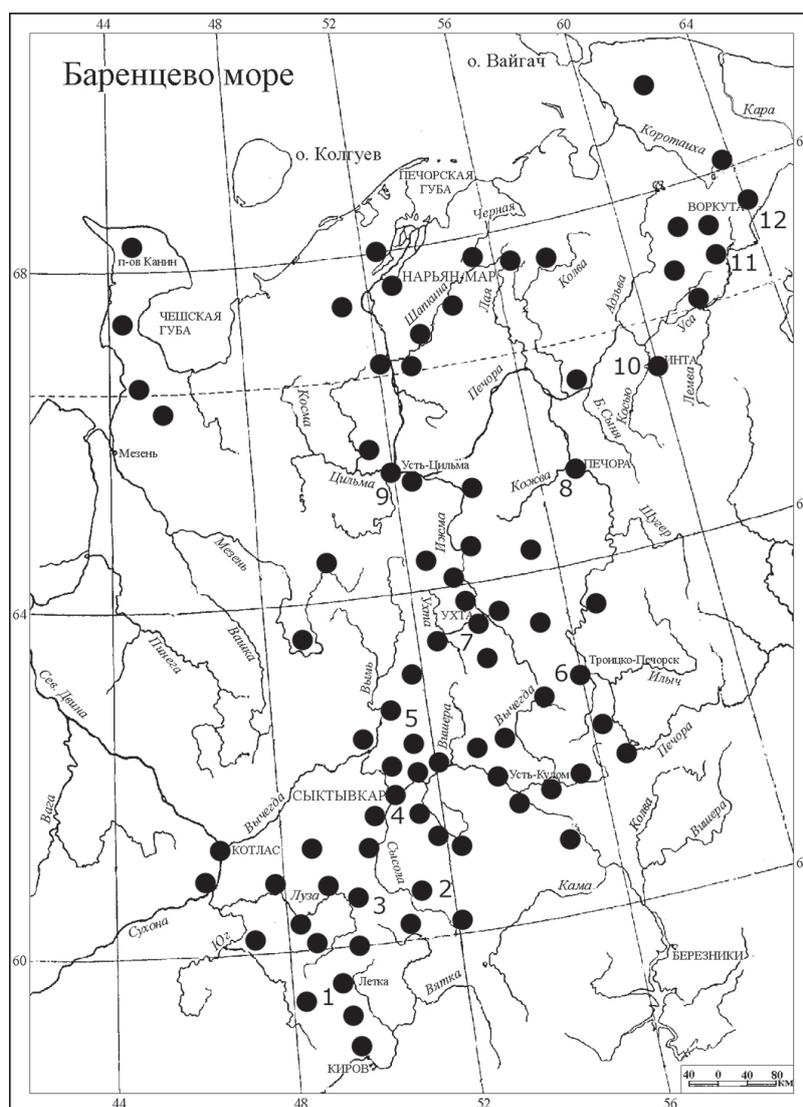


Рис. 1. Места полевых исследований на северо-востоке Русской равнины. Цифрами обозначены локалитеты, в которых проводилась оценка натурализационного статуса адвентивных видов булавоусых чешуекрылых: 1 – Летка, 2 – Койгородок, 3 – Обьячево, 4 – Сыктывкар, 5 – Емва, 6 – Троицко-Печорск, 7 – Ухта, 8 – Печора, 9 – Усть-Цильма, 10 – Инта, 11 – Сейда, 12 – Воркута.

Таблица 1. Показатели ландшафтной активности видов булавоусых чешуекрылых [Татаринев, Кулакова, 2020]

Балл, категории и критерии оценки		
5	Особо активный	Повсеместно и ежегодно доминирующий (безусловно лидирующий) по численности и встречаемости вид. Относительное обилие в топических группировках не менее 20%.
4	Высокоактивный	Многочисленный (относительное обилие выше 15%) или среднеобильный (10–15%) вид, регулярно входящий в состав «фоновое ядро» топических группировок в большинстве (не менее 75%) свойственных ему местообитаний.
3	Среднеактивный	Немногочисленный (относительное обилие в топических группировках 5–10%) вид, заселяющий 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%).
2	Низкоактивный	Малочисленный (относительное обилие в топических группировках до 5%) вид, заселяющий менее 10% свойственных ему местообитаний.
1	Неактивный	Находки единичных особей вида за весь период исследований, на основе которых невозможно определить его популяционную структуру и характер территориального размещения в данном географическом пункте.

Результаты и обсуждение

Фауна булавоусых чешуекрылых северо-востока Русской равнины за последние 30 лет пополнилась 22 новыми видами (17% состава), ещё около десятка видов заметно расширили своё распространение в северном направлении (табл. 2). Адвентивные виды зафиксированы во всех шести семействах, но больше всего их среди Nymphalidae, Lycaenidae и Satyridae. Преимущественно, это представители суббореальных (лесных, интрастензональных) ландшафтно-зональных групп, которые проникли в регион с юга. Северный тренд чётко выражен и у активно расселяющихся коренных видов.

Влияние климатических и погодных изменений на границы ареалов и динамику численности видов – тема традиционно популярная среди зоологов разных специальностей. В отношении булавоусых чешуекрылых она ранее затрагивалась, например, в исследованиях фауны Урала [Ольшванг, 1992; Бархатов, Ольшванг, 1997] и северо-запада Русской равнины [Болотов, 2004]. Не подвергая сомнению существование связи параметров климата с видовым богатством локальных и региональных фаун и динамикой численности видов, мы всё же не склонны преувеличивать её значение в процессе расселения и натурализации булавоусых чешуекрылых на новых территориях.

Климатические и погодные флуктуации, вероятно, входят в комплекс факторов, способствующих вспышкам численности с последующей кратковременной (1–3 года) экспансией в северные регионы таких видов, как нимфалиды *Vanessa cardui*, *V. atalanta*, *Nymphalis xanthomelas*, что отмечают и другие исследователи [Болотов, 2004; Bolotov et al., 2021]. Два первых вида широко известны своими регулярными дальними миграциями, в том числе через морские и океанические акватории на другие континенты. На северо-востоке Русской равнины у *V. cardui* за последние 30 лет было зафиксировано пять случаев массового размножения. Самая масштабная вспышка, охватившая всю таёжную зону и полосу лесотундры, наблюдалась в 2009 г. В 2018 г. взрывной рост численности *V. atalanta* наблюдался на огромной территории

Таблица 2. Адвентивные и активно расселяющиеся виды булавоусых чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины (наблюдения 1990–2021 гг.)

Название вида	Год первых находок/категория биogeографической устойчивости и ландшафтная активность видов										Н		
	ют	ст	срт			кст		лтн	ютн				
<i>Iphicitudes podalirius</i> (L.)	1993 IV-2	2000 IV-2	2005 IV-2	1998 III-2	1999 II-1	2021 I-1	7	8	9	10	11	12	3
<i>Pontia edusa</i> (F.)									2003 I-1	2019 I-1			3
<i>Colias croceus</i> (Geoffr.)	2020 I-1		2013 I-1	2010 I-1									0
<i>C. hyale</i> (L.)								1993 I-1	1997 I-1		2008 I-1	2007 I-1	1
<i>C. myrmidone</i> (Esp.)			2021 I-1	2010 I-1									0
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)								2006 III-2	2004 IV-2	2019 II-1	2017 I-1	2018 I-1	5

прежний «доинвазионный» уровень. Достоверно установлено (натурные наблюдения авторов и д.б.н. Е.А. Богачевой), что в условиях восточноевропейской Гипоарктики этот вид размножается и успешно проходит преимагинальные стадии развития, но вероятность зимовки имаго сомнительна. Вероятно, в летний период здесь встречаются мигранты из таёжных районов Урала и их потомство, которое к осени откочевывает на юг. Именно с этими позднелетними миграциями мы связываем спорадическое появление немногочисленных бабочек на северных рубежах таёжной зоны. Высокая вагильность бабочек подтверждается их регулярными находками на севере п-ова Канин, на побережье Корвинской губы, в типичных тундрах Пай-Хоя и Югорского п-ова, а также вспышками численности и массовыми миграциями вида на крайний север Сибири в 2019–2020 гг. [Татаринов, 2016; Bolotov et al., 2021]. В августе 2020 г. одна особь *N. xanthomelas* была обнаружена на севере Новой Земли [Bolotov et al., 2021]. Авторы последней публикации выдвинули гипотезу, что эта бабочка могла залететь на мыс Желания с материка через Карское море в потоке тёплых воздушных масс. Но логичнее предположить, опираясь на методологический принцип «бритвы Оккама», что её маршрут большей частью проходил по суше со стороны Югорского п-ова, через уз-

кие проливы, отделяющие о-ва Вайгач, Южный, и далее вдоль западного или восточного побережья о. Северный, где зоны абляции чередуются с участками суши, свободными от льда в летний период. Также вполне вероятно, что подобные спорадические «прорывы» бабочек в высокую Арктику случались и раньше, но из-за недостатка натуральных энтомологических исследований просто не были зафиксированы. Особенно не хватает подробных сведений о ландшафтно-биотопическом распределении и характере встречаемости этого вида на о-вах Вайгач и Южный, которые потенциально могут служить исходными плацдармами для подобных миграций.

Вспышки размножения и массовой миграции у некоторых видов булавоусых чешуекрылых могут выглядеть аperiодическими только из-за короткой истории наблюдений. Накопленные за 30 лет материалы по динамике численности белянки *Aporia crataegi* свидетельствуют о том, что флуктуации её численности цикличны, а массовый лёт в таёжной зоне северо-востока Русской равнины наблюдается раз в 10–13 лет, продолжается два летних сезона и, как правило, сопровождается масштабной миграцией бабочек в районы Крайнего Севера. Затем в течение 2–3 лет происходит постепенное снижение численности и встречаемости вида вплоть до его полного исчезновения в локальных фаунах.

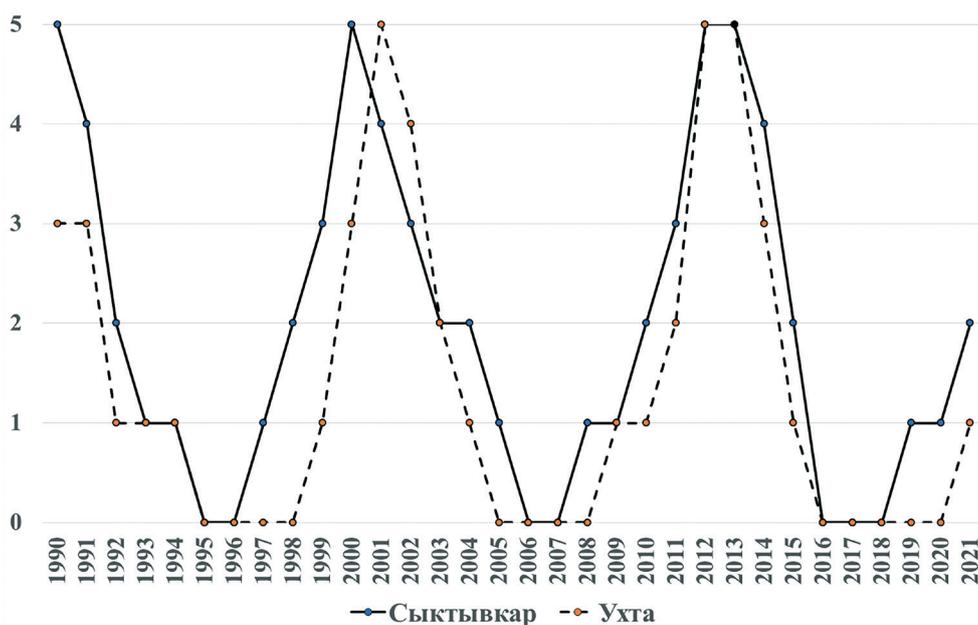


Рис. 2. Динамика ландшафтной активности белянки *Aporia crataegi* в подзоне средней тайги северо-востока Русской равнины в 1990–2021 гг. Ось абсцисс – годы наблюдений, ось ординат – баллы ландшафтной активности.

Следующие 2–3 года депрессии сменяются 4–5-летним периодом подъёма численности за счёт миграционного потока из южных регионов и новой экспансией на север. Пики численности *A. crataegi* в подзоне средней тайги наблюдались в 1990–1991 гг., 2000–2002 гг. и 2012–2014 гг. (рис. 2). В 2016–2018 гг. на изучаемой территории эта белянка не фиксировалась совсем. С 2019 г. её региональная активность начала вновь повышаться, поэтому можно прогнозировать новое массовое размножение в 2023–2024 гг.

Расширение границ ареалов и успех натурализации видов во многом определяют наличием на новых территориях доступных иммиграционных путей и местообитаний, отвечающих экологическим и трофическим предпочтениям потенциальных необионтов. Роль факторов георазнообразия в расселении булавоусых чешуекрылых по северо-востоку Русской равнины, на наш взгляд, гораздо значительнее влияния колебаний климатических параметров. Большинство представителей надсемейства не имеют тесных топических связей с темнохвойными лесными формациями, которые в изучаемом регионе формируют основу зональных сообществ тайги. Почти две трети видов здесь обитают на лугах, которые играют очень скромную ландшафтообразующую роль, занимая менее 1% территории [Татаринов, Долгин, 2001]. Среди лесных насаждений луговые местообитания выделяются узкими полосками, тяготеющими к долинам и поймам рек и ручьёв, поэтому для пространственного распределения видов и путей расселения булавоусых чешуекрылых большое значение имеет густота речной сети, в итоге определяющая площади доступных местообитаний, а также направленность магистральных водотоков. Известный советский ботаник А.П. Шенников [1935, 1940] анонсировал «коридорное» значение речных долин для расселения растений. В полной мере это относится и к представителям Papilionoidea, которые осваивают таёжные и тундровые пространства, в основном, за счёт пойменных местообитаний.

До 1990-х гг. распространение на север некоторых видов булавоусых чешуекрылых с экологическим оптимумом в суббореальном

подпоясе ограничивалось широтным отрезком р. Вычегды (~ 62° с. ш.). Данный рубеж был выражен в ареалах хвостаток *Thecla betulae*, *Fixsenia pruni*, ленточника *Limenitis populi*, сатирид *Coenonympha glycerion*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperantus*, толстоголовок *Pyrgus serratulae*, *Thymelicus lineola* [Седых, 1974; Татаринов, Долгин, 1999]. Несомненно, в таёжную зону северо-востока Русской равнины в исторической перспективе они проникли по долинам таких рек, как Сысола, Юг и Сухона, но долгое время оставались в пойменных местообитаниях «запертыми» водоразделами между Печорой и Вычегдой, покрытыми трудно преодолимыми для них массивами темнохвойных лесов. Усиление иммиграционного потока и расширение северных границ ареалов этих видов в последние десятилетия свидетельствуют о том, что значение данного барьера заметно снизилось. Мы объясняем это, прежде всего, интенсивным развитием комплекса линейных транспортных и промышленных сооружений. Регион почти в меридиональном направлении пересекают железнодорожная магистраль Котлас – Воркута, нефте- и газопроводы, ЛЭП, автомобильные трассы. Кроме того, практически вся территория в настоящее время изрезана просёлочными и второстепенными грунтовыми дорогами, вездеходными летними проходами и зимниками. Подобные технические коммуникации обязательно сопровождаются на местности цепочкой открытых местообитаний опушечно-лесного, лугового и рудерального облика, в зоне тундры – травянистыми ивняками и лугоподобными ассоциациями интразонального типа. Вместе с речными долинами они выполняют функцию квазиприродных коридоров, по которым и расселяются виды Papilionoidea в северном направлении.

В качестве одного из таких коридоров можно рассматривать автотрассу Р-176 «Вятка» из Кировской обл. до Сыктывкара. Практически все случаи фиксации в подзоне средней тайги имаго желтушек *Colias myrmidone*, *C. croceus*, переливниц *Apatura ilia*, *A. iris*, перламутровок *Clossiana dia*, *Argynnis niobe*, сатирид *Melanargia russiae*, *Lopinga achine*, так или иначе связаны с биотопами, распо-

лагающимися вдоль этой магистрали. Этим же маршрутом, очевидно, распространяются нимфалиды *Nymphalis io*, *N. vaualbum* и ряд других сезонных мигрантов и эфемеробионтов. Прилегающие к транспортной артерии агроценозы и разного рода рудеральные станции обусловили здесь закрепление популяционных группировок и переход в категории эпекобионтов и колониобионтов белянки *Pontia edusa*, голубянок *Lycaena dispar*, *Cupido argiades*, *Glaucopsyche alexis*, сатириды *Hyponephele lycaon* и некоторых других.

В середине 1990-х гг. была достроена автотрасса 87Р-001 от Сыктывкара до Ухты, и именно в эти годы был преодолен вышеупомянутый «вычегодский» рубеж хвостаткой *Fixsenia pruni*, сатиридами *Pararge aegeria*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperantus* и *Coenonympha glycerion*, началось широкое освоение таёжной зоны лимонницей *Gonepteryx rhamni*, ленточником *Limenitis populi*, перламутровкой *Argynnis paphia*. Связь этих событий, на наш взгляд, очевидна: автомагистраль, наряду с трассами газо- и нефтепроводов и железнодорожной магистралью, обеспечили проникновение названных видов из бассейна р. Вычегды к основным притокам р. Печоры и далее по речным долинам на север.

Другим важнейшим антропогенным фактором георазнообразия, влияющим на расселение и пространственную организацию фауны булавоусых чешуекрылых на северо-востоке Русской равнины, является масштабная трансформация коренных лесных насаждений в результате промышленных лесозаготовок. Их развитие началось ещё в XVIII в. с приисковых и подневольно-выборочных рубок, на смену которым в первой половине XX в. пришли сплошные рубки, получившие в таёжной зоне региона широкое применение за счёт организации леспрохозов и использования труда заключённых и репрессированных в системе ГУЛАГа. Во второй половине прошлого столетия механизация лесозаготовок, строительство лесовозных автомобильных и узкоколейных железных дорог привели к резко возросшей концентрации площадей рубок, что чрезвычайно усилило и ускорило антропогенную трансформацию таёжных лесов. За короткий

исторический период, менее чем 50 лет, в Республике Коми сплошными и концентрированными рубками было пройдено около 20% площади спелых и перестойных темнохвойных массивов, а в подзонах южной и средней тайги они были уничтожены практически полностью. Лесовосстановление на 50% лесосек происходило стихийно, что привело к замещению коренных лесов на огромных пространствах производными мелколиственными и смешанными насаждениями, образованию на местах рубок гетерогенной мозаики разнородных по экологическим условиям участков [Ларин, 1987, 2000; Паутов, 2000].

Интенсивное техногенное нарушение растительного покрова в таёжной зоне северо-востока Русской равнины на рубеже тысячелетий значительно увеличило площади пригодных для обитания булавоусых чешуекрылых фитоценозов, что в целом положительно сказалось на видовом разнообразии таёжных локальных фаун. Если линейные технические и промышленные сооружения в комплексе с речными долинами играют роль коридоров, по которым расселяются адвентивные виды, то вторичные мелколиственные и смешанные лесные насаждения, окружённые сетью опушечно-лесных и луговых стадий с высокой инсоляцией и, соответственно, с лучшей теплообеспеченностью и подходящим составом растительности служат своего рода плацдармами, на которых они закрепляются. Большие площади местообитаний опушечно-лесного типа с малинниками, подростом рябины и других лиственных древесных и кустарниковых пород на местах бывших делянок способствовали закреплению и увеличению популяций таких видов, как перламутровка *A. paphia* и лимонница *G. rhamni*. С этим же фактором мы связываем и в разы возросшую численность таких коренных таёжных видов, как нимфалида *Nymphalis antiopa*, случаи массового размножения которой в подзоне средней тайги зафиксированы в 1990, 2000 и в 2013 гг., углокрыльница *Polygonia c-album*, буроглазка *Lasiommata petropolitana* и чернушка *Erebia embla*.

Формирование устойчивых популяционных группировок ленточника *L. populi* в подзоне средней тайги стало возможным во

многим благодаря молодым и подрастающим осиновым насаждениям, поднявшимся в последние десятилетия вдоль линейных транспортных коммуникаций, главным образом автомобильных дорог. В подобных станциях, по крайней мере до 63° с. ш., с 2005 г., наблюдается выраженная концентрация вида: плотность имаго в пик лета может достигать 35 экз./га, тогда как по краям массивов спелых и припевающих осинников она обычно не превышает 5–7 экз./га. В 2018 г. во многих локалитетах, расположенных на оси автотрасс Р-176 – 87Р-001, зафиксированы случаи резкого роста численности ленточника (напомним, что это год в регионе отмечен и массовым лётom *V. atalanta*), когда плотность имаго на некоторых участках достигала почти 100 экз./га. Тесная биотопическая связь с шоссейными и грунтовыми дорогами и выраженная тенденция к колонизации новых территорий у *L. populi* была достоверно установлена в Восточной Фенноскандии [Горбач и др., 2010], что свидетельствует об общем характере расселения этого вида на северо-востоке Европы.

Роль лимитирующего фактора в освоении новых территорий булавоусыми чешуекрылыми может играть трофическая специализация видов на личиночной стадии развития. Имаго булавоусых чешуекрылых умеренного пояса Европы строгих пищевых предпочтений, как правило, не имеют. Наличие кормовой базы для гусениц является залогом успеха натурализации на новой территории прежде всего для монофагов и узких олигофагов, специализирующихся на растениях, распространение и фитоценотическая роль которых в природных сообществах региона незначительны. Естественно, что для сатирид (сем. Satyridae), гусеницы которых развиваются на разных злаках и осоках, не будет трофических ограничений в процессе расселения, и в роли лимитирующих будут выступать другие факторы среды. Но, например, для желтушки *Colias myrmidone* узкая трофическая специализация гусениц на ракитниках (род *Cytiscus* s.l.) – главная причина оставаться в подзоне средней тайги неопределенно долго в статусе сезонного мигранта. Самые северные местонахождения ракитников на северо-востоке

Русской равнины известны в южной тайге (~ 59° с. ш.). Ландшафтная активность этой желтушки в южнотаёжных локальных фаунах в последние годы заметно возросла, что позволяет обоснованно предполагать, что здесь начали формироваться постоянные зависящие популяции вида, которые являются основным источником летних миграций имаго на север. Впервые в подзоне средней тайги *C. myrmidone* была зафиксирована в аномально жаркий 2010 г., но отсутствие кормовой базы для гусениц не позволяет прогнозировать здесь её закрепление и натурализацию.

Среди булавоусых чешуекрылых есть виды, которые в процессе расселения по северо-востоку Русской равнины частично или полностью сменили кормовые растения гусениц на систематически близкие и широко представленные в региональной флоре, что обеспечило успех в освоении новых территорий. Самыми яркими примерами являются хвостоносец *Iphiclides podalirius* и лимонница *Gonepteryx rhamni*. Первые находки хвостоносца севернее 60-й параллели датируются 1998 г., а в 2000 г. он пересёк широтный отрезок р. Вычегды в подзоне средней тайги (~ 62° с. ш.) [Татаринov, Долгин, 2001]. Первое десятилетие данный вид рассматривался нами как сезонный мигрант, так как регистрировались только единичные особи вблизи линейных коммуникаций, главным образом автотрасс, и в населённых пунктах. Однако в 2007 г. на крайнем юге Республики Коми (д. Прокопьевка Прилузского р-на, подзона южной тайги, 59.28° с. ш., 49.67° в. д.) авторами работы было достоверно установлено успешное питание гусениц на черёмухе и рябине. Развитие преимагинальных стадий вида было подтверждено здесь также в 2017 г., а в Сыктывкаре – в 2010 и 2013 гг. В заброшенной д. Кобра Койгородского р-на (подзона южной тайги, 60.04° с. ш., 50.79° в. д.) в 2016 г. была зафиксирована кладка яиц на черёмуху, а по численности имаго этот вид тогда даже преобладал над хвостоносцем *Papilio machaon*. В последнее десятилетие ландшафтная активность *I. podalirius* в локальных фаунах заметно выросла, что позволяет предполагать, что на юге таёжной зоны, по крайней мере до 62° с. ш., у него сформировались устойчивые по-

пуляционные группировки. Вид продолжает расселяться по таёжной зоне, и в 2021 г. была обнаружена одна бабочка на границе средней и северной тайги (окрестности г. Ухты, 63.6° с. ш., 53.61° в. д.).

Самым северным местонахождением лимонницы *G. rhamni* на северо-востоке Русской равнины в 1950-х гг. был г. Ухта. Для этой локальной фауны она была указана как очень редкий вид [Седых, Седых, 1959]. В региональной фаунистической сводке, вышедшей через 15 лет [Седых, 1974], новых более северных находок вида не приводится. Наши наблюдения с 1982 г. также подтверждают крайнюю редкость и не ежегодную встречаемость этого вида в окрестностях г. Ухты до середины 1990-х гг. С начала нового тысячелетия в окрестностях г. Сыктывкара плотность имаго возросла почти в 1.2 раза, в Ухте – в 2 раза. К 2016 г. вид широко расселился в подзоне северной тайги до 65° с. ш., а по долинам крупных рек (Печора, Ижма, Большая Сыня) проник в подзону крайнесеверной тайги. Численность и встречаемость вида в позднелетний период, вылет перезимовавших бабочек ранней весной позволяют уверенно утверждать, что в таёжной зоне у него сформировались устойчивые популяционные группировки. Встречи в последние годы единичных особей-мигрантов на п-ове Канин, в Большеземельской тундре и на Полярном Урале косвенно подтверждают это [Болотов, 2011; Татарин, 2016]. Отметим, что расширение ареала *G. rhamni* на север наблюдается и на северо-западе Русской равнины. Так, в окрестностях г. Архангельска в 1960–1970-х гг. этот вид не регистрировался [Зеленова, 1972], но на рубеже столетий он уже обитал здесь в статусе эфемеробионта [Болотов, 2004]. Судя по последней фаунистической сводке [Kozlov et al., 2014], в Архангельской обл. лимонница уже пересекла 64-ю параллель. Совершенно очевидно, что расселение и натурализация *G. rhamni* на севере таёжной зоны идёт более или менее равномерно по всей Русской равнине от Онеги до Приуралья.

Одним из внешних факторов, сдерживавших распространение *G. rhamni* на север, была ограниченность трофических связей вида на личиночной стадии развития.

В качестве основных кормовых растений гусениц в литературе [Henriksen, Kreutzer, 1982; Gorbunov, Kosterin, 2003; Львовский, Моргун, 2007; Tshikolovets, 2011; и др.] указывается жостер (род *Rhamnus*) и крушина (род *Frangula*), в качестве дополнительного – тёрн (*Prunus spinosa* L.). В таёжной зоне северо-востока Русской равнины жостер слабительный (*Rh. cathartica* L.) и тёрн встречаются только в культуре [Флора..., 1976] и какой-либо значимой роли в качестве кормовых пород для местных популяций вида играть не могут. Крушина ольховидная (*F. alnus* Mill.) более или менее заметна лишь в лесных фитоценозах на юге таёжной зоны до широтного отрезка р. Вычегды. Северная граница её распространения проходит по широте г. Ухты [Флора..., 1976], что до конца XX в. чётко коррелировало с границей ареала *G. rhamni*. Относительно быстрое расселение лимонницы на север в районы, где крушина не произрастает, свидетельствует о том, что лимитирующее значение трофического фактора в последние десятилетия снизилось. В 2002 г. на биостанции СыктГУ (61.79° с. ш., 51.82° в. д.) в пойменных местообитаниях средней Вычегды нами неоднократно отмечалась кладка яиц самками на черёмуху (*Padus avium* Mill.). В качестве кормового растения черёмуха указывалась и для башкирских популяций *G. rhamni* [Мигранов, 1991]. В садках гусеницы успешно выкармливаются на листьях не только черёмухи, но и рябины (*Sorbus aucuparia* L.), которая потенциально может служить кормовой породой и в естественных фитоценозах. Очевидно, что в условиях расширения площадей мелколиственных насаждений, опушечно-лесных стадий и на фоне климатических изменений в регионе произошёл частичный переход гусениц на новые кормовые растения, в частности на черёмуху. Трофическая адаптация заняла какое-то время, но в итоге способствовала процессу натурализации этого вида на севере таёжной зоны.

Интегральная оценка биоценотической устойчивости популяционных группировок (I–V) и ландшафтной активности (1–5) адвентивных и активно расселяющихся видов в заселяемых локалитетах позволяют исполь-

зовать эти балльные показатели в качестве критериев для определения их натурализационного статуса в регионе:

0 (I-1) – вид спорадически появляется в регионе (летние миграции единичных особей, случайные залёты имаго), но перспективы адаптации к местным условиям и натурализации отсутствуют из-за существующих трофических, биотопических и климатических ограничений. Изучаемая территория неопределенно долгое время будет оставаться зоной стерильного выселения на периферии видового ареала (дифференциация границ ареала по: [Городков, 1986]). В фауне таёжной зоны северо-востока Русской равнины шесть видов: *Colias croceus*, *C. myrmidone*, *Melanargia russiae*, *Nymphalis vaualbum*, *N. xanthomelas*, *N. polychloros*.

1 (II-1, II-2 до II-5 в годы массового размножения) – вид не способен к оседлому обитанию в природных условиях северо-востока Русской равнины, его участие в региональной фауне определяется регулярными сезонными миграциями имаго. В процессе естественного «оборота видов» [Lynch, Jonson, 1974; Бархатов, Ольшванг, 1997] он способен формировать псевдопопуляции и временные популяции с периодической или аperiodической динамикой численности. Пять видов: *Aporia crataegi*, *Colias hyale*, *Vanessa atalanta*, *V. cardui*, *Nymphalis io*.

2 (III-2) – вид проник в регион в последние 5–10 лет и пытается закрепиться на новых территориях. Образующиеся популяционные группировки пока немногочисленны и неустойчивы, периодически вымирают, но затем вновь формируются за счет постоянного притока мигрантов. Четыре вида: *Apatura iris*, *A. ilia*, *Limenitis camilla*, *Lopinga achine*.

3 (IV-2, IV-3) – вид активно расселяется по региону и весьма успешно адаптируется к местным условиям обитания. Биотопически он связан, преимущественно, с антропогенными местообитаниями, может периодически исчезать из состава локальных фаун и топических группировок, но вероятность натурализации на осваиваемой территории весьма высокая. Семь видов: *Iphiclides podalirius*, *Pontia edusa*, *Lycaena dispar*, *Cupido argiades*, *Argynnis niobe*, *Clossiana dia*, *Hyponephele lycaon*.

4 (V-2, V-3) – вид в процессе расселения по региону полностью адаптировался к местным природным условиям, сформировал здесь устойчивые популяционные группировки, заселил не только антропогенные, но и естественные местообитания, что может свидетельствовать о его успешной натурализации. Необионт, вошедший в число постоянных представителей региональной фауны. Три вида: *Glaucopsyche alexis*, *Pararge aegeria*, *Thymelicus sylvestris*.

5 – коренной вид фауны, заметно расширивший своё распространение в регионе в обозначенный период наблюдений. Семь видов: *Gonepteryx rhamni*, *Fixsenia pruni*, *Limenitis populi*, *Argynnis paphia*, *Coenonympha glycerion*, *Maniola jurtina*, *Aphantopus hyperantus*. Ещё три вида проникли из таёжной зоны и закрепились в антропогенных местообитаниях Крайнего Севера: *Polyommatus icarus*, *P. semiargus*, *Brenthis ino*.

Заключение

Регулярные эколого-географические наблюдения за булавоусыми чешуекрылыми, проводимые авторами на северо-востоке Русской равнины последние 30 лет, позволили установить изменения в составе локальных и зональных фаун, пространственно-типологической структуре населения, вызванные притоком в регион более двух десятков адвентивных видов и расширением ареалов коренных обитателей. Совершенно очевидно, что данный процесс шёл и ранее, однако именно в обозначенный период он интенсифицировался и стал оказывать заметное влияние на облик региональной фауны Papilionoidea.

Успешной натурализации адвентивных видов булавоусых чешуекрылых способствует широкомасштабная трансформация коренных лесных насаждений в таёжной зоне и сеть линейных коммуникаций, выполняющих роль квазиприродных коридоров, по которым распространяются бабочки на северо-востоке Русской равнины. Изменения климатических параметров и погодные флуктуации, происходившие в период наблюдений, играют в этом далеко не главную роль и, на наш взгляд, часто переоцениваются специалистами.

Несмотря на существующие общие тенденции, темпы расселения и закрепления разных видов булавоусых чешуекрылых на новых территориях различаются. Одни относительно быстро, буквально в течение трёх-пяти лет адаптируются к условиям северо-востока Русской равнины и переходят в категорию агриобионтов, для других сохраняется перспектива неопределенно долго оставаться здесь в статусе эфемеробионтов или сезонных мигрантов.

Можно уверенно прогнозировать, что изменения в видовом составе локальных и зональных фаун Papilionoidea, вызванные проникновением и натурализацией адвентивных видов, будут возрастать. В первую очередь надо ожидать трансформации пространственно-типологической структуры населения, выражающейся в изменении состава фоновых видов, возникновении новых типов топических группировок, увеличения разнообразия булавоусых чешуекрылых в антропогенных сообществах. Подобные перестройки затронут таёжную фауну, а в Заполярье это коснется, прежде всего, населения интразональных местообитаний и урбоценозов.

Финансирование работы

Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках государственного задания по теме «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения», гос. рег. № 122040600025-2.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Бархатов В.Г., Ольшванг В.Н. Опыт мониторинга булавоусых чешуекрылых в Челябинской области // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург: УрО РЭО, 1997. С. 122–125.
- Болотов И.Н. Многолетние изменения фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) северной тайги на западе Русской равнины // Экология. 2004. № 2. С. 141–147.
- Болотов И.Н. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) полуострова Каннин и острова Колгуев // Зоол. журнал. 2011. Т. 91, вып. 11. С. 1365–1373.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Горбач В.В., Сааринен К., Резниченко Е.С. К экологии тополёвого ленточника (*Limenitis populi*, Lepidoptera, Nymphalidae) Восточной Фенноскандии // Зоол. журнал. 2010. Т. 89. № 11. С. 1340–1349.
- Городков К.Б. Трёхмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые её свойства. II // Энтомологическое обозрение. 1986. Т. 45, вып. 1. С. 81–95.
- Зеленова Л.Ф. Дендрофильные чешуекрылые (Lepidoptera) Архангельска и его окрестностей // Энтомол. обозрение. 1972. Т. 51. № 4. С. 826–814.
- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России: 2-е изд. / Ред. С.Ю. Синёв. СПб.: Зоологический институт РАН, 2019. 448 с.
- Ларин В.Б. Смена древесных пород на Севере. Сыктывкар, 1987. 16 с.
- Ларин В.Б. Восстановление лесов после рубок главного пользования // Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. М.: Дизайн. картография. Информатика, 2000. С. 95–126.
- Львовский А.Л., Моргун Д.В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 443 с. + 8 цв. вкладок.
- Мигранов М.Г. Булавоусые чешуекрылые Башкирии. Уфа, 1991. 132 с.
- Ольшванг В.Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука, 1992. 104 с.
- Паутов Ю.А. История освоения и изучения лесов // Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. М.: Дизайн. картография. Информатика, 2000. С. 21–47.
- Седых К.Ф. Дневные бабочки // Природа Сыктывкара и его окрестностей. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1972. С. 97–104.
- Седых К.Ф. Животный мир Коми АССР: Беспозвоночные. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1974. 192 с.
- 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.

- Седых К.Ф., Седых Е.Д. Дневные бабочки Ухтинского района Коми АССР // Энтомол. обозрение. 1959. Т. 38, вып. 4. С. 829–832.
- Татаринов А.Г. География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 255 с.
- Татаринов А.Г., Долгин М.М. Булавоусые чешуекрылые. // Фауна европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука, 1999. Т. 7. Ч. 1. 183 с.
- Татаринов А.Г., Долгин М.М. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России. СПб.: Наука, 2001. 244 с.
- Татаринов А.Г., Кулакова О.И. Массовое размножение многоцветницы *Nymphalis xanthomelas* ([Denis et Schiffermüller], 1775) (Lepidoptera: Nymphalidae) на европейском Северо-Востоке России // Эверсманния. 2013. Вып. 36. С. 47–48.
- Татаринов А.Г., Кулакова О.И. Ландшафтная и региональная активность булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) восточноевропейской Гипоарктики // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2020. Сер. Экспериментальная биология и экология. № 3 (43). С. 15–27. DOI: 10.19110/1994-5655-2020-3-15-27.
- Флора северо-востока европейской части СССР Т. 3. Семейства Nymphaeaceae – Hippuridaceae / Под ред. А.И. Толмачёва. Л.: Наука, 1976. 293 с.
- Шенников А.П. Принципы ботанической классификации лугов // Советская ботаника. 1935. Вып. 5. С. 35–49.
- Шенников А.П. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР // Труды Ботанического института АН СССР. 1940. Сер. 3. Вып. 4. С. 35–46.
- Шернин А.И., Чарушина А.Н. Чешуекрылые // Животный мир Кировской области. Киров, 1974. Т. 2. С. 351–477.
- Bolotov I.N., Vlasova A., Mizin I., Aksenova A.V. Long-distance dispersal of migrant butterflies to the Arctic Ocean islands, with a record of *Nymphalis xanthomelas* at the northern edge of Novaya Zemlya (76.95° N) // Nota Lepidopterologica. 2021. Vol. 44. P. 73–90. DOI: 10.3897/nl.44.62249
- Gorbunov P. Kosterin O. The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature. Moscow: Rodina and Fodio; Cheliabinsk: Gallery Fund, 2003. Vol. 1. 392 p.
- Henriksen H.J., Kreutzer I. The Butterflies of Scandinavia in Nature. Odense: Scandinavian Bogförlag, 1982. 215 pp. 102 col. pl.
- Kozlov M.V., Kullberg Ja., Zverev V.E. Lepidoptera of Arkhangelsk oblast of Russia: a regional checklist // Entomol. Fennica. 2014. Vol. 25. P. 113–141.
- Lynch J.F., Jonson N.K. Turnover and equilibria insects and avifaunas, with special reference to the California Islands // Condor. 1974. No. 76. P. 374–384.
- Tshikolovets V.V. Butterflies of Europe and the Mediterranean area. Pardubice: Tshikolovets Publications, 2011. 544 p.

EXPANSION AND NATURALIZATION OF ADVENTIVE BUTTERFLY SPECIES (LEPIDOPTERA: PAPILIONOIDEA) ON THE NORTHEASTERN PART OF THE RUSSIAN PLAIN

© 2023 Tatarinov A.G.*, Kulakova O.I.**

Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the RAS, Syktyvkar, 167982 Russia;
e-mail: *tatarinov.a@ib.komisc.ru, **kulakova@ib.komisc.ru

Data on composition and naturalization patterns of more than twenty adventive butterfly species expanded to the northeastern part of the Russian Plain during the period of 1990–2021 are compiled. It is shown that lines of transport communications such as highways, railways, power lines, gas and oil pipelines serve as main immigration corridors for butterfly species from southern regions. Anthropogenic transformation of indigenous taiga forests through industrial logging operations, largely expanding areas of open habitats, which are more suitable for butterflies, promotes successful naturalization of adventive species. Linear systems of technical and industrial constructions together with river valleys play a role of semi-natural corridors for the expansion of adventive species. Furthermore, secondary small-leaved and mixed forests surrounded by a network of forest edges and meadows represent a kind of staging areas for the establishment of adventive species' populations. Groups of adventive species are delineated based on their naturalization status that was estimated on the basis of an integral assessment of their biocenotic stability and landscape activity. It is drawn a conclusion that ongoing expansion and naturalization of adventive butterfly species on the northeastern part of the Russian Plain will increase changes in the composition of local and zonal faunas and the spatial and typological structure of their populations.

Keywords: butterflies, north-east of the Russian Plain, alien species, naturalization.