

На правах рукописи



КУЛАКОВА Оксана Ивановна

**ВИДОВОЕ И ВНУТРИВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
БАРХАТНИЦ (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE)
ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ СУБАРКТИКИ**

00.03.09 – энтомология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Санкт-Петербург
2006

Работа выполнена на кафедре зоологии химико-биологического факультета Сыктывкарского государственного университета

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Модест Михайлович Долгин

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Сергей Юрьевич Синёв
доктор биологических наук
Владимир Александрович Лухтанов

Ведущее учреждение: Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Защита диссертации состоится 28 февраля 2006 г. в 14⁰⁰ на заседании диссертационного совета Д.002.223.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Зоологическом институте РАН по адресу:

199096, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

Факс: (812) 7140444

e-mail: chironom@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан 18 января 2006 г.

Ученый секретарь
специализированного совета,
доктор биологических наук



Н. А. Петрова

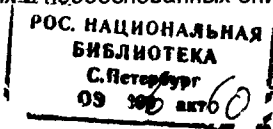
2006 А
1491

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Булавоусые, или дневные чешуекрылые (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) – группа насекомых, характеризующихся весьма высокими адаптивными возможностями в условиях Крайнего Севера. Они широко распространены во всех секторах и ландшафтно-природных зонах Арктики (за исключением полярных пустынь) и представляют собой важнейший компонент тундровых биогеоценозов, как одни из основных опылителей цветковых растений и промежуточное звено в трофических цепях.

По предварительным оценкам (Чернов, Татаринов, 2006), арктическая фауна булавоусых чешуекрылых насчитывает около 100 видов, относящихся к шести семействам. Труднодоступность местности, сильная зависимость успеха сбора материала от климатических и погодных условий являются одними из основных причин того, что многие региональные и конкретные фауны дневных бабочек на Крайнем Севере до настоящего времени изучены весьма слабо. Восточноевропейскую Субарктику в данном отношении можно назвать исключением. В ходе целенаправленных исследований, проводившихся в последние десятилетия (Седых, 1968, 1970, 1974; Горбунов, Ольшанг, 1993; Татаринов, Долгин, 1995, 1999, 2001), удалось достаточно полно выявить видовой состав, особенности экологии видов, описать структуру населения булавоусых чешуекрылых на территории Большеземельской тундры, Полярного и Приполярного Урала. Это создало основу для углубленного изучения видового и внутривидового разнообразия булавоусых чешуекрылых в рассматриваемом регионе в рамках отдельных таксономических групп (семейств и родов). Развитие данного направления способствует успешному исследованию структуры и экологии природных популяций видов, оценке их устойчивости в условиях изменяющейся среды, помогает решать фундаментальные проблемы систематики, экологии, зоогеографии и теории эволюции (Geiger et al., 1978; Brakefield, Noordwik, 1985; Geiger, 1988; Carrol et al., 1994; Brakefield et al., 1996; Monteiro et al., 1997; Захарова, 1998, 2002 и др.).

Особенно интересны в данном отношении бархатницы, или сатириды (сем. Satyridae), которые наряду с нимфалидами занимают лидирующее положение по количеству видов среди булавоусых чешуекрылых субарктической фауны. Относящиеся к ним виды выступают как фоновые практически всех топических группировок дневных бабочек зональных и горных тундр и характеризуются высокой индивидуальной и эколого-географической изменчивостью. Однако детального исследования структуры населения бархатниц Восточноевропейской Субарктики не проводилось. Не известен характер и размах варьирования отдельных фенотипических признаков бабочек, зависимость их изменчивости от внешних факторов среды, нет также и ясного представления о количественных соотношениях внутривидовых форм в природных популяциях. Отсутствие достаточных знаний о видовом и особенно о внутривидовом разнообразии бархатниц является главной причиной частых и необоснованных описаний, переимено-



ваний таксонов, дробления видовых групп, что в свою очередь сильно затрудняет определение состава и эколого-географической специфики семейства в арктической фауне.

Цель и задачи исследования. Цель работы – комплексное изучение видового и внутривидового разнообразия, как основы для анализа проблем внутривидовой систематики бархатниц Восточноевропейской Субарктики.

Достижение поставленной цели исследований осуществлялось через решение следующих задач:

1. Определение видового состава бархатниц конкретных фаун Восточноевропейской Субарктики.
2. Описание и оценка уровня видового разнообразия бархатниц в основных типах биогеоценозов региона.
3. Описание и анализ фенотипической изменчивости бархатниц в природных популяциях.
4. Определение таксономического статуса внутривидовых форм бархатниц региональной фауны.

Теоретическая значимость и научная новизна. Проведена инвентаризация и определена структура фауны, описана структура населения и оценен уровень видового разнообразия бархатниц в природных сообществах Восточноевропейской Субарктики. Подробно проанализирована фенотипическая изменчивость 15 видов бархатниц родов *Erebia*, *Oeneis*, *Coenonympha* региональной фауны. На основе анализа фенотипической изменчивости определена подвидовая принадлежность популяционных группировок бархатниц изучаемого региона.

Практическое значение работы. Результаты исследований используются в учебном процессе на химико-биологическом факультете Сыктывкарского государственного университета в лекционных курсах «Зоология беспозвоночных», «Энтомология», «Биологическое разнообразие и устойчивость экосистем», «Экология и рациональное природопользование», «Зоогеография», при проведении учебных и производственных практик студентов, выполнении курсовых и дипломных работ, а также в научных разработках по экологическому мониторингу таежных и тундровых экосистем и осуществлении природоохранных мероприятий.

Связь работы с научными программами. Работа выполнена в рамках госбюджетных тем кафедры зоологии Сыктывкарского государственного университета «Видовое разнообразие и структура населения животных европейского Северо-Востока России» и лаборатории экологии наземных и почвенных беспозвоночных Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Оценка состояния видового разнообразия наземных и почвенных беспозвоночных Северо-Востока Европы», Федеральных целевых программ «Интеграция высшего образования и фундаментальной науки в области экологии и биологии на 1999–2005 гг.» (грант «Фауна и экология наземных и почвенных беспозвоночных животных лесных и тундровых экосистем европейского Северо-Востока России») и «Университеты России» на 2000–2004 гг.

(грант «Наземные и почвенные беспозвоночные особо охраняемых территорий Республики Коми, включенных ЮНЕСКО в список Всемирного природного наследия»), а также индивидуального гранта администрации г Санкт-Петербурга для молодых ученых (2004 г.).

Апробация работы. Материалы и основные положения диссертации докладывались на студенческих научных конференциях СыктГУ (Сыктывкар, 1999, 2000, 2001), конференциях молодых ученых (Сыктывкар, 1999, 2000, 2001, 2002, 2004; Екатеринбург, 2002), международных конференциях «Разнообразие беспозвоночных животных на Севере» (Сыктывкар, 1999, 2003), на XII съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2002), всероссийской Сибирской зоологической конференции (Новосибирск, 2004), VII всероссийском популяционном семинаре «Методы популяционной биологии» (Сыктывкар, 2004), всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2004), международном контактном форуме по сохранению местобитаний в регионе Баренцевого моря (Сыктывкар, 2005).

Публикации. По материалам диссертации автором опубликовано 15 работ, еще 4 работы находятся в печати.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка цитируемой литературы из 104 наименований, в том числе 26 работ зарубежных авторов. Ее содержание изложено на 150 страницах, включая 72 таблицы и 17 рисунков, 4 цв. фото и 18 приложений на 30 страницах.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю, академику РАН, д.б.н., профессору М.М. Долгину за общее руководство работой, к.б.н. А.Г. Татаринovu за ценные научные советы и помощь, оказанную при сборе материала, а также коллегам, предоставившим для изучения свои сборы чешуекрылых.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1.

Физико-географическая характеристика района исследований

Восточноевропейская Субарктика – обширный регион, занимающий крайний северо-восток Русской равнины и северную оконечность Урало-Новоземельской горной страны. С позиции ландшафтного районирования равнинная часть региона относится к двум тундровым провинциям: Канинско-Тиманской и Печорской (Исаченко, 1995). Часть Печорской тундровой провинции, лежащей между меридиональным отрезком нижней Печоры и Уралом, именуется Большеземельской тундрой, ее западная часть – Малоземельской тундрой. Канинской-Тиманскую провинцию также условно подразделяют на Канинскую тундру и Тиманскую тундру. Ураль-

ский хребет в пределах Восточноевропейской Субарктики представлен склонами Приполярного и Полярного Урала (Чижишев, 1968) В регионе выражено несколько подзон растительности – при продвижении с юга на север здесь закономерно сменяют друг друга подзоны лесотундры, южной гипоарктической (кустарниковой) и северной гипоарктической (типичной) тундр. Климат Восточноевропейской Субарктики характеризуется с преобладанием циклонической пасмурной погоды, продолжительной зимой и коротким прохладным летом. Вся территория района исследований лежит в области вечной мерзлоты.

Глава 2. Материал и методика исследований

Научно-исследовательская работа проводилась с 1999 по 2005 гг. на территории Большеземельской тундры, Полярного и Приполярного Урала (рис. 1). Дополнительно были изучены материалы, собранные коллегами из Института биологии Коми научного центра УрО РАН (г. Сыктывкар) и

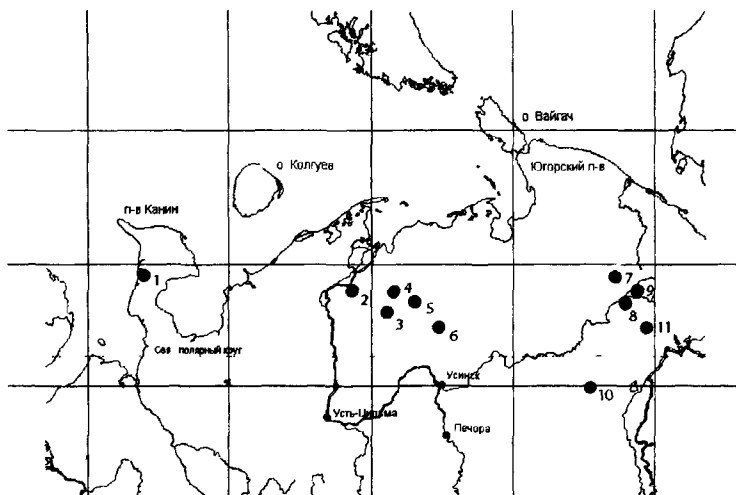
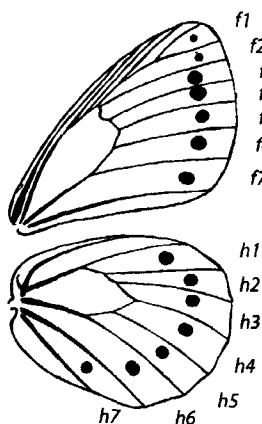


Рис 1. Карта-схема района исследований Цифрами обозначены основные места сбора материала: 1) с. Шойна, Ненецкий АО, подзона южной тундры; 2) г. Нарьян-Мар, Ненецкий АО, подзона южной тундры; 3) буровая № 1, ср. течение р Шапкина, Ненецкий АО, подзона северной лесотундры; 4) буровая № 23, верхн течение р Шапкина, Ненецкий АО, подзона южной тундры; 5) м Янгеч-Мыльк, Ненецкий АО, подзона южной тундры; 6) п Харьягинский, Ненецкий АО, подзона южной тундры; 7) м Пембой, ниж. течение р. Хальмер-Ю, Республика Коми, граница южной и типичной тундры; 8) ст Сейда, Республика Коми, подзона северной лесотундры, 9) г Воркута, Республика Коми; подзона южной тундры, 10) хр Малды-Нырды, Приполярный Урал, Республика Коми, подзона южной лесотундры; 11) хр Рай-Из, Полярный Урал, Ямало-Ненецкий АО, подзона северной лесотундры.

Института проблем экологии Севера УрО РАН (г. Архангельск) в различных географических точках Восточноевропейской Субарктики.

Исследование видового разнообразия бархатниц проводилось, как правило, в стационарных и полустационарных условиях и по возможности в течение всего периода лёта имаго. Количественные учеты видов осуществлялись комплексно, путем последовательного безвыборочного вылова и визуальной фиксации бабочек на учетных площадках размером 1-5 га в зависимости от типа растительного сообщества и плотности видов в природных сообществах. Численность имаго бархатниц в природных сообществах оценивалась с помощью показателя относительного обилия, определяемого как доля отдельного вида в общем числе особей всех видов данной таксономической группы в выборке (Песенко, 1982). Уровень видового разнообразия оценивался с помощью трех показателей: общего числа видов и индексов доминирования Симпсона $D(Sm)$ и Бергера-Паркера $D(B-P)$. Видовой состав конкретных фаун бархатниц сравнивался с помощью показателя сходства Чекановского-Сьеренсена. Общая картина связей этих фаун определялась с помощью кластерного анализа и построения дендрограммы сходства по способу невзвешенного среднего присоединения объектов.

В основу анализа внутривидового разнообразия бархатниц Восточноевропейской Субарктики была положена характеристика изменчивости длины крыла, окраски и структуры глазчатого рисунка на крыльях бабочек (рис. 2). Для математической обработки материала использовались общепринятые методы описательной статистики.



Определялись максимальные и минимальные значения признаков, рассчитывались значения средней арифметической и ее ошибки, коэффициента вариации. Достоверность различий между значениями признаков определялась с помощью коэффициента Фишера (F). По методике Л. А. Животовского (1988) определялась доля каждой внутривидовой формы в выборке.

Рис. 2. Расположение и максимально возможное число глазчатых пятен в крыловом рисунке бархатницы (обобщенная модель). $f(1-7)$, $h(1-7)$ – условные обозначения глазчатых пятен на крыльях (переднем и заднем соответственно), использованные при описании наиболее массовых морф в выборках.

ках, рассчитывались показатель внутривидового разнообразия, доля редких форм в выборке, показатель сходства выборок. В общей сложности на предмет изменчивости указанных фенотипических признаков было исследовано около 2 500 экз. бархатниц, относящихся к 15 видам.

Глава 3. Обзор литературы

3.1. Современные представления о биоразнообразии и его уровнях

В разделе подробно характеризуется современная концепция биологического разнообразия. Дается представление о трех основных его уровнях: внутривидовом (генетическом), видовом и экосистемном (Global Biodiversity Assessment, 1995). Особое внимание уделено описанию теоретической основы и способам оценки внутривидового и видового разнообразия живых организмов (Песенко, 1992; Мэгарран, 1992; Лебедева, Криволюцкий, 2003).

3.2. Общая характеристика чешуекрылых семейства Satyridae

В разделе приведена общая характеристика бархатниц: характеризуется видовое богатство и таксономическая структура Satyridae мировой фауны, подробно описаны основные таксономические признаки семейства, внешняя морфология на разных стадиях развития, особенности экологии и географии видов. При описании внешней морфологии бархатниц особое внимание уделено развитию и структуре крылового рисунка, характеру варьирования его элементов (Кузнецов, 1915; Schwanwitsch, 1924; 1949; Suffert, 1929; Nijhout, 1990, 1991).

3.3. Бархатницы в фауне Субарктики

В разделе подробно освещается история изучения и уровень современных знаний о видовом составе бархатниц арктической фауны. Показана ведущая роль бархатниц по видовому богатству в мировой субарктической фауне. Приведена информация о широтно-зональном и долготном распределении 27 видов бархатниц, распространенных в евразийских и американских секторах Субарктики (Чернов, Татаринов, 2006). Приведена ареалогическая классификация видов, указаны особенности их биотопического распределения в равнинных и горных тундровых ландшафтах

Глава 4. Видовое разнообразие бархатниц Восточно-европейской Субарктики

4.1 Видовой состав и структура фауны

По результатам собственных исследований одиннадцати конкретных фаун и анализа имеющихся литературных сведений в состав фауны Восточно-европейской Субарктики включено 16 представителей семейства Satyrinae: *Coenonympha* (1 вид), *Erebia* (10 видов) и *Oeneis* (5 видов).

Наибольшим видовым разнообразием бархатниц характеризуются конкретные фауны Приполярного и Полярного Урала и Предуралья (рис. 2),

Видовой состав бархатниц конкретных фаун
Восточноевропейской Субарктики

Вид	Равнинная тундра					Горный Урал и Предуралье					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Coenonympha tullia</i> (Müll.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Erebia euryale</i> (Esp.)	+	?	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Erebia jeniseiensis</i> Tryb	-	-	+	+	-	-	(+)	-	-	-	-
<i>Erebia ligea</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	-	?	-	+	?
<i>Erebia disa</i> (Bckl.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Erebia embia</i> (Bckl.)	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+	+
<i>Erebia rossii</i> (Curt.)	?	+	+	+	?	+	+	+	+	+	+
<i>Erebia discoidalis</i> (Kirby)	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+	+
<i>Erebia fasciata</i> Butl.	+	+	+	+	?	+	+	+	+	-	+
<i>Erebia dabanensis</i> Ersch.	-	-	-	-	-	-	-	-	?	?	+
<i>Erebia pandrose</i> (Brkh.)	+	?	-	-	-	-	-	-	?	-	?
<i>Oeneis jutta</i> (Hbn.)	+	?	-	-	+	-	-	-	+	+	+
<i>Oeneis magna</i> Grs	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Oeneis melissa</i> (Fabr)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>Oeneis bore</i> (Schn)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Oeneis norma</i> (Bckl.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Цифрами обозначены конкретные фауны (см рис 1) + – достоверные находки; (+) – вид приводится на основании литературных сведений (Седых, 1974); ? – вид не обнаружен, но может встречаться на данной территории.

где распространены специфические горные виды *Erebia dabanensis*, *Oeneis melissa*, а также бореальная *Oeneis magna* и температурная *Erebia ligea*. В равнинных тундрах уменьшение числа видов идет от востока к западу, причем *Erebia jeniseiensis*, *E. discoidalis* проникают лишь до центральной части Большеземельской тундры, а *Erebia rossii* – лишь до Малоземельской тундры. *Erebia pandrose*, наоборот, хорошо представлена на п-ве Канин, известна с востока Малоземельской тундры и о Колгуев, но не зарегистрирована в Большеземельской тундре и на Урале.

Сравнение видового состава бархатниц конкретных фаун Восточноевропейской Субарктики выявило четко выраженный ландшафтно-зональный принцип их группирования (рис. 3). Наиболее сходными между собой оказались фауны Большеземельской тундры, Предуралья и горного Урала. Обособление в отдельный кластер фаун п-ва Канин и южной части Большеземельской тундры (рис 4) объясняется, очевидно, тем, что их основу составляют виды, широко распространенные по всему региону исследований.

Бархатницы Восточноевропейской Субарктики относятся к двум ареалогическим комплексам Преобладают виды арктического распространения, слабо выходящие за пределы тундровой зоны или заходящие в бореальную зону лишь по высокогорьям. Распространение в регионе видов температурного комплекса ограничено южными пределами тундровой зоны и интразональными местообитаниями.

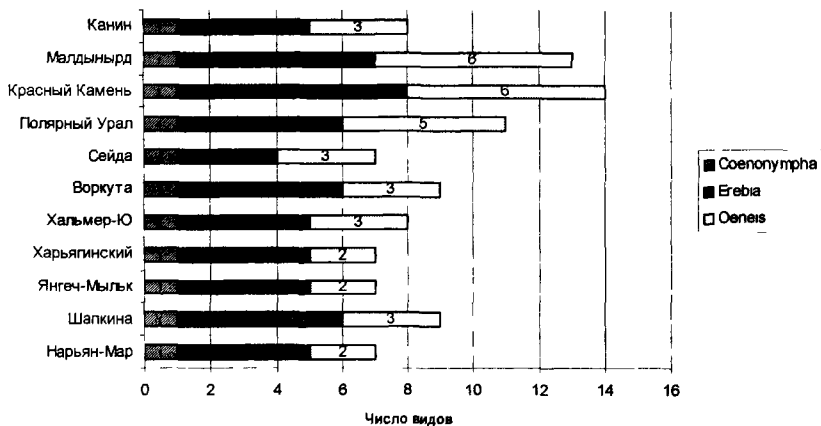


Рис 3 Видовое богатство и таксономическая структура конкретных фаун бархатниц Восточноевропейской Субарктики

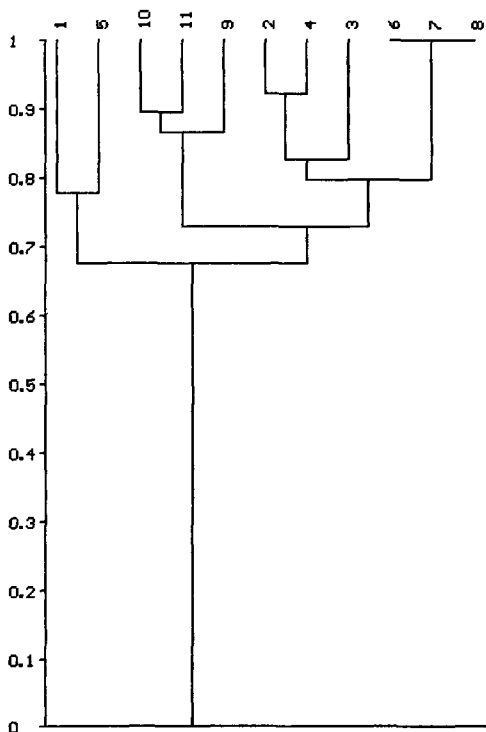


Рис 4. Дендрограмма сходства конкретных фаун бархатниц Восточноевропейской Субарктики. Цифрами обозначены конкретные фауны (см. рис 1)

Таблица 2

Типы ареалов бархатниц фауны Восточноевропейской Субарктики

Тип ареала	Вид
Арктические	
Голарктический гипоаркто-монтанный	<i>Erebia disa</i> , <i>Oeneis bore</i>
Восточноевро-американский гемиарктический	<i>Erebia fasciata</i>
Восточноевро-американский гемиаркто-монтанный	<i>Erebia rossii</i>
Восточноевро-американский гипоаркто-монтанный	<i>Erebia discoidalis</i>
Евразийский гипоаркто-монтанный	<i>Oeneis norma</i>
Урало-алаянский аркто-гольцовый	<i>Erebia dabanensis</i>
Урало-американский аркто-гольцовый	<i>Oeneis melissa</i>
Евразийский аркто-альпийский	<i>Erebia pandrose</i>
Голарктический гипоаркто-бореальный	<i>Coenonympha tullia</i> , <i>Oeneis jutta</i>
Евразийский аркто-бореальный	<i>Erebia embla</i>
Температные	
Евро-уральский борео-монтанный	<i>Erebia euryale</i>
Восточноевропейско-сибирский борео-монтанный	<i>Erebia jeniseiensis</i>
Урало-восточноевразийский борео-монтанный	<i>Oeneis magna</i>
Трансевразийский температурный	<i>Erebia ligea</i>

Арктический комплекс образуют виды четырех широтно-зональных ареологических фракций: гемиарктической, гипоарктической, аркто-бореальной, аркто-альпийской.

По особенностям долготного распределения бархатниц Восточноевропейской Субарктики можно отнести к семи фракциям. Наибольшее наполнение (по 4 вида) имеют голарктические, или циркумполярные, восточноевро-американские и евразийские фракции. Также надо отметить большое число видов (8 из 16), у которых в регионе проходит западная граница ареалов. Это шесть восточноевро-американских и восточноевро-сибирских видов, а также два горных вида (*Erebia dabanensis*, *Oeneis melissa*), распространение которых в регионе ограничено Уральским хребтом.

Высотная составляющая ареала наиболее четко выражена у представителей арктического комплекса. В его составе присутствуют три вида бархатниц, распространение которых тесно связано с бореальными и субарктическими высокогорьями – это аркто-гольцовые *Erebia dabanensis*, *Oeneis melissa* и аркто-альпийская *E. pandrose*. Они, как правило, очень слабо осваивают местообитания зональной тундры. Аркто-монтанными видами в фауне Восточноевропейской Субарктики являются *Erebia rossii*, *E. discoidalis*, *E. disa*, *Oeneis bore*, *O. norma*, борео-монтанными – *Erebia euryale*, *E. jeniseiensis*, *Oeneis magna*.

Комбинация широтной, долготной и высотной составляющих ареала (Городков, 1984, 1992) позволяют отнести бархатниц Восточноевропейской Субарктики к 14-ти ареологическим группам (табл. 2).

4.2. Структура населения бархатниц в природных сообществах

По характеру биотопического распределения большинство бархатниц Восточноевропейской Субарктики относится к эвритопным видам, заселяющим все основные типы плакорных природных сообществ лесотундры и

тундровой зоны. Исключение составляют лишь представители температурного ареалогического комплекса, которые в условиях Крайнего Севера встречаются локально и исключительно в интразональных сообществах – в пойменном разнотравье и в ивняках.

В равнинных условиях Большеземельской тундры наибольший уровень видового разнообразия бархатниц наблюдается в пойменных разнотравных ассоциациях (табл. 3). Здесь обнаружено девять видов бархатниц, наиболее обильными среди которых являются *Erebia disa*, *E. jeniseiensis*, *Coenonympha tullia*. Однако надо заметить, что пойменное разнотравье для всех арктических видов служит лишь кормовыми участками имаго – сюда, как и в разнотравные ивняки бабочки прилетают временно кормиться на цветущих растениях. Из плакорных местообитаний наиболее разнообразны бархатницами ерниковые сообщества. Наименьший уровень видового разнообразия бархатниц наблюдается в мохово-осоковых сообществах, где доминируют два вида: *Erebia fasciata*, *E. rossii*.

На Полярном и Приполярном Урале наибольший уровень разнообразия бархатниц наблюдается в ерниковых тундрах и лиственничных редколесьях (табл. 4). Наименее разнообразны бархатницы в высокогорных ка-

Таблица 3
Видовое разнообразие бархатниц в основных типах природных сообществ Большеземельской тундры

Тип сообщества	Число видов	Доминанты	Показатели разнообразия	
			D(Sm)	D(B-P)
Ерниковая тундра	8	<i>Erebia disa</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i>	0 074	0 129
Мохово-кустарничковая тундра	6	<i>Erebia disa</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i>	0 081	0 174
Мохово-осоковая тундра	4	<i>Erebia fasciata</i> , <i>E. rossii</i>	0 102	0 212
Ивняк разнотравный	5	<i>Erebia jeniseiensis</i> , <i>Coenonympha tullia</i>	0 062	0 115
Елово-березовое криволесье	3	<i>Erebia euryale</i> , <i>E. disa</i> , <i>E. embla</i>	0 178	0 247
Разнотравье пойменное	9	<i>Erebia disa</i> , <i>E. jeniseiensis</i> , <i>Coenonympha tullia</i>	0 043	0 087

Таблица 4
Видовое разнообразие бархатниц в основных типах природных сообществ Полярного и Приполярного Урала

Тип сообщества	Число видов	Доминанты	Показатели разнообразия	
			D(Sm)	D(B-P)
Ерниковая тундра	9	<i>Erebia disa</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>Oeneis bore</i>	0,066	0 119
Мохово-кустарничковая тундра	8	<i>Erebia disa</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i>	0 088	0 153
Лишайниковая каменистая тундра	5	<i>Oeneis melissa</i> , <i>Erebia dabanensis</i> , <i>E. rossii</i>	0 156	0 322
Луговинная тундра	6	<i>Erebia disa</i> , <i>E. fasciata</i> , <i>E. rossii</i>	0 085	0 150
Елово-березовое криволесье	8	<i>Erebia disa</i> , <i>E. discoidalis</i> , <i>Oeneis jutta</i>	0 081	0 142
Лиственничное сфагновое редколесье	9	<i>Oeneis jutta</i> , <i>Erebia disa</i> , <i>E. embla</i>	0 076	0 132
Лиственничное травянистое редколесье	11	<i>Oeneis magna</i> , <i>Erebia euryale</i>	0,054	0,098

менистых лишайниковых тундрах, где преобладают специфические аркто-гольцовые виды *Oeneis melissa*, *Erebia dabanensis*.

В целом уровень видового разнообразия и состав доминирующих по численности видов в равнинной тундре и на Урале в однотипных природных сообществах оказался весьма сходным, что наблюдается и в других таксономических группировках чешуекрылых.

Глава 5. Внутривидовое разнообразие бархатниц Восточноевропейской Субарктики

Природные популяции бархатниц Восточноевропейской Субарктики характеризуются достаточно высокой степенью фенотипической изменчивости, выражающейся, прежде всего, в варьировании размеров бабочек и элементов структуры глазчатого рисунка на их крыльях (табл. 5). В ходе

Таблица 5
Показатели фенотипической изменчивости бархатниц Восточноевропейской Субарктики (верхняя строка – самцы, нижняя строка – самки)

Название вида	Длина крыла, мм		Число глазков на крыльях			
	min	max	Переднее		Заднее	
			min	max	min	max
<i>Coeononympha tullia</i>	<u>13</u>	<u>17</u>	<u>0</u>	<u>2</u>	<u>0</u>	<u>2</u>
	15	17	0	2	0	2
<i>Erebia euryale</i>	<u>14</u>	<u>23</u>	<u>0</u>	<u>4</u>	<u>0</u>	<u>4</u>
	13	24	0	3	0	3
<i>E. jeniseiensis</i>	<u>14</u>	<u>23</u>	<u>0</u>	<u>3</u>	<u>0</u>	<u>3</u>
	13	24	0	4	0	3
<i>E. rossii</i>	<u>17</u>	<u>25</u>	<u>2</u>	<u>5</u>	<u>0</u>	<u>4</u>
	20	24	2	5	0	3
<i>E. disa</i>	<u>19</u>	<u>25</u>	<u>2</u>	<u>6</u>	-	-
	20	24	4	5	-	-
<i>E. embla</i>	<u>20</u>	<u>26</u>	<u>2</u>	<u>6</u>	<u>3</u>	<u>5</u>
	22	27	0	5	0	5
<i>E. fasciata</i>	<u>20</u>	<u>27</u>	-	-	-	-
	23	26	-	-	-	-
<i>E. discoidalis</i>	<u>20</u>	<u>25</u>	-	-	-	-
	20	25	-	-	-	-
<i>E. dabanensis</i>	<u>17</u>	<u>22</u>	<u>2</u>	<u>4</u>	<u>0</u>	<u>5</u>
	17	21	0	4	0	5
<i>E. pandrose</i>	<u>17</u>	<u>23</u>	<u>2</u>	<u>4</u>	<u>0</u>	<u>4</u>
	21	24	2	4	0	4
<i>Oeneis jutta</i>	<u>20</u>	<u>30</u>	<u>2</u>	<u>5</u>	<u>1</u>	<u>4</u>
	24	27	3	5	3	4
<i>O. magna</i>	<u>25</u>	<u>27</u>	<u>0</u>	<u>2</u>	<u>0</u>	<u>2</u>
	27	29	3	5	0	3
<i>O. melissa</i>	<u>22</u>	<u>26</u>	<u>0</u>	<u>1</u>	<u>0</u>	<u>1</u>
	20	26	0	2	0	2
<i>O. bore</i>	<u>18</u>	<u>23</u>	<u>0</u>	<u>1</u>	<u>0</u>	<u>1</u>
	22	25	0	2	0	2
<i>O. norma</i>	<u>21</u>	<u>23</u>	<u>1</u>	<u>3</u>	<u>0</u>	<u>1</u>
	21	28	1	4	0	2

проведенных исследований была подробно проанализирована изменчивость данных признаков 15 видов бархатниц региональной фауны, подробно обсуждены вопросы их подвидовой систематики.

Coenonympha tullia (Müller, 1764). Бабочки данного вида, отловленные в разные годы в разных географических точках Большеземельской тундры, Приполярного и Полярного Урала, оказались довольно схожими по комплексу изучаемых фенотипических признаков. Различия между самками и самцами в выборках по длине переднего крыла невелики и статистически недостоверны. Самки в целом имеют большее число глазков на крыльях, чем самцы, однако и это различие статистически доказано не было. По числу глазков и их расположению в ячейках между жилками на крыльях было выделено 12 морф, среди которых наиболее часто встречается морфа с полным отсутствием глазчатых пятен на крыльях. Бабочки, распространенные на территории Восточноевропейской Субарктики, достоверно мельче и с менее выраженным глазчатым рисунком, чем в таежной зоне (Захарова, Кулакова, Татаринцов, 2006). Однако изменчивость этих признаков носит ярко выраженный клинальный характер – длина крыльев и число глазков у бабочек постепенно уменьшается при продвижении к северу. Поэтому относить тундровые и таежные группировки к разным подвидам является не целесообразным. Все популяционные группировки вида, распространенные на территории Восточноевропейской Субарктики по комплексу изучаемых фенотипических признаков наиболее близки к подвиду *C. tullia viluensis* Menetries, 1859.

Erebia euryale (Tengstrom, 1869). Бабочки, отловленные в разных точках Большеземельской тундры, Приполярного и Полярного Урала и на п-ве Канин, не имеют значимых отличий по длине переднего крыла и числу глазчатых пятен на крыльях. Однако самки во всех исследованных выборках достоверно крупнее самцов и имеют более развитый глазчатый рисунок на крыльях. По числу глазков и их расположению в ячейках между жилками у чернушки *E. euryale* было выделено 64 морф. Представленность обнаруженных морф в разные годы оказалась различной. Однако как у самок, так и самцов лишь три морфы являются массовыми. В разные годы наличие данных морф не одинаковое. Для первой морфы характерно наличие глазков только на нижней стороне передних крыльев, расположенных в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), M_2-M_3 (f4). Ко второй морфе относятся особи с полным отсутствием глазчатых пятен, как на передних, так и на задних крыльях. Для третьей морфы характерны глазки, находящиеся как на передних, так и на нижних крыльях, но только на нижней стороне. На передних крыльях – в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), M_2-M_3 (f4), на задних крыльях – в ячейках между жилками M_2-M_3 (h4) и Cu_1-Cu_2 (h6). У самцов постдискальная перевязь на нижней стороне заднего крыла выражена слабее, чем у самок и, как правило, фрагментирована или редуцирована до точки. Для самок характерна полная перевязь белого или желтого цвета. В популяциях равнинной тундры, как и в равнинной тайге, все без исключения самки с белой перевязью, на Приполярном Урале и в Заполярном Предуралье все самки имеют желтую перевязь. В

некоторых районах Предуралья и Зауралья в популяционных группировках самки имеют как желтую, так и белую перевязь. Четкая дифференциация равнинных и популяционных горных группировок по цвету постдискальной перевязи самок позволяет рассматривать их в ранге разных подвидов. По нашему мнению на севере Русской равнины распространен подвид *E. euryale euryaloides* (Tengstrom, 1869), представленному в тундровой зоне карликовой формой *arctica*, а уральские локальные популяции вида с желтой перевязью у самок должны быть отнесены к *E. euryale flaveoides* Korshunov et Tatarinov, 1996, описанному с Приполярного Урала.

Erebia jeniseiensis (Trybom, 1877). По длине крыла и числу глазчатых пятен достоверных отличий между самками и самцами, а также особями одного пола, собранными в разные годы на территории Большеземельской тундры, у данного вида обнаружено не было. По числу глазков и их расположению в ячейках между жилками у чернушки *E. jeniseiensis* было выделено 27 морф, из которых многочисленными оказались лишь две. Первая морфа: на верхней и на нижней стороне переднего крыла глазки в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3) и M_2-M_3 (f4), Cu_1-Cu_2 (f6). На верхней стороне заднего крыла глазки в ячейках между жилками M_2-M_3 (h4), M_3-Cu_1 (h5) и Cu_1-Cu_2 (h6), на нижней стороне заднего крыла – глазки в ячейках между Cu_1-Cu_2 (h6). Вторая морфа: глазки на верхней и на нижней стороне переднего крыла в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), M_2-M_3 (f4), Cu_1-Cu_2 (f6). На верхней стороне заднего крыла глазки в ячейках между жилками M_2-M_3 (h4), M_3-Cu_1 (h5) и Cu_1-Cu_2 (h6), на нижней стороне глазчатые пятна в ячейках между жилками M_2-M_3 (h4) и Cu_1-Cu_2 (h6). По комплексу рассматриваемых признаков восточноевропейские популяции вида не имеют значимых отличий от сибирских и, очевидно, должны быть отнесены к номинативному подвиду *E. jeniseiensis jeniseiensis*.

Erebia rossii (Curtis, 1834). По длине переднего крыла самцы рассматриваемого вида незначительно, но достоверно мельче самок. Количество глазков на крыльях самцов в целом меньше, чем у самок. По их числу глазков и их положению в ячейках между жилками у чернушки *E. rossii* было выделено 54 морфы. Наиболее часто, и особенно среди самцов, встречаются особи, у которых выражены лишь два постоянных глазка на передних крыльях между жилками M_1-M_2 (f3), M_2-M_3 (f4). Данную морфу можно назвать типичной. Сравнение фенотипического облика бабочек собранных в разных точках региона, и широта их распространения позволяют сделать вывод о том, что на всей территории Восточноевропейской Субарктики распространены популяционные группировки относящиеся к подвиду *E. rossii dzhelindae* Sheljuzhko, 1925 (= *subarctica* Korshunov, 1996).

Сходный характер варьирования размеров бабочек, числа и расположения глазчатых пятен на крыльях наблюдается у *Erebia disa* (Becklin, 1791), *E. embla* (Becklin, 1791). По числу глазков и их расположению в ячейках между жилками у чернушки *Erebia disa* выделено 14 морф, три из которых являются массовыми. Первая морфа: на верхней стороне переднего крыла имеются глазки в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), M_2-M_3 (f4), M_3-Cu_1 (f5), Cu_1-Cu_2 (f6), на нижней стороне – в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3),

M_2 - M_3 (f4), M_3 - Cu_1 (f5), Cu_1 - Cu_2 (f6). Вторая морфа: как на верхней, так и на нижней сторонах переднего крыла имеются глазки в ячейках между жилками M_1 - M_2 (f3), M_2 - M_3 (f4), M_3 - Cu_1 (f5), Cu_1 - Cu_2 (f6), Cu_2 -A(f7). Третья морфа: на верхней стороне переднего крыла имеются глазки в ячейках между жилками M_1 - M_2 (f3), M_2 - M_3 (f4), M_3 - Cu_1 (f5), Cu_1 - Cu_2 (f6), на нижней стороне добавляется глазок в ячейке между жилками Cu_2 (f6)-A(f7). По числу глазков и их расположению в ячейках между жилками у *E. embla* было выделено 47 морф. Как у самцов, так и у самок массовыми являются три. У первой морфы на передних крыльях, как на верхней, так и на нижней сторонах глазки расположены между жилками M_1 - M_2 (f3), M_2 - M_3 (f4), M_3 - Cu_1 (f5), Cu_1 - Cu_2 (f6) и между жилками M_3 - Cu_1 (h5), Cu_1 - Cu_2 (h6) – на задних крыльях. Для второй морфы характерны глазки между жилками M_1 - M_2 (f3), M_2 - M_3 (f4), M_3 - Cu_1 (f5), Cu_1 - Cu_2 (f6) на передних крыльях. На верхней стороне задних крыльев глазки в между жилками M_1 - M_2 (h3), M_2 - M_3 (h4), M_3 - Cu_1 (h5), Cu_1 - Cu_2 (h6) и на нижней стороне между жилками M_3 - Cu_1 (h5), Cu_1 - Cu_2 (h6). Для третьей морфы характерны глазки между жилками M_1 - M_2 (f3), M_2 - M_3 (f4), M_3 - Cu_1 (f5), Cu_1 - Cu_2 (f6) на передних крыльях. На верхней стороне задних крыльев глазки между жилками M_2 - M_3 (h4), M_3 - Cu_1 (h5), Cu_1 - Cu_2 (h6) и на нижней стороне между жилками M_3 - Cu_1 (h5), Cu_1 - Cu_2 (h6). Сравнение бабочек по комплексу изучаемых фенотипических признаков, отловленных в разных географических точках, позволяет утверждать, что на территории Восточноевропейской Субарктики *E. disa* и *E. embla* представлены номенативными подвидами.

Однородными по длине переднего крыла бабочек оказались выборки чернушек *Erebia fasciata* (Butler, 1868), *E. discoidalis* (Kirby, 1837), не имеющих глазков на крыльях. В регионе они представлены широко распространенными палеарктическими подвидами *E. fasciata semo* (Grum-Grshimailo, 1899) и *E. discoidalis lena* (Christoph, 1889).

Erebia dabanensis (Erschoff, 1871). По длине крыла и количеству глазчатых пятен достоверных отличий между самцами и самками и представителями одного пола в выборках, собранных в разные годы на Полярном Урале, выявлено не было. По числу глазков и их расположению между жилками выделено 14 морф, количество которых в разные годы оказалось различным. Как у самок, так и у самцов лишь две морфы являются массовыми. Первая морфа: на верхней и на нижней сторонах переднего крыла глазки выражены между жилками M_1 - M_2 (f3), M_2 - M_3 (f4), M_3 - Cu_1 (f5), Cu_1 - Cu_2 (f6). На верхней стороне заднего крыла глазки выражены между жилками M_2 - M_3 (h4), M_3 - Cu_1 (h5), Cu_1 - Cu_2 (h6), на нижней стороне – между M_2 - M_3 (h4), M_3 - Cu_1 (h5), Cu_1 - Cu_2 (h6), Cu_2 -A (h7). Вторая морфа: глазки на верхней и на нижней сторонах переднего крыла выражены между жилками M_1 - M_2 (f3), M_2 - M_3 (f4), M_3 - Cu_1 (f5), Cu_1 - Cu_2 (f6), на задних крыльях на верхней и на нижней сторонах глазчатые пятна выражены между жилками M_2 - M_3 (h4), M_3 - Cu_1 (h5) и Cu_1 - Cu_2 (h6). Уральская популяция *E. dabanensis* является географически изолированной от основной части ареала вида и относится к подвиду *E. dabanensis olshvangi* (Gorbunov, 1995).

Erebia pandrose (Borkhausen, 1788). Достоверных различий по длине крыла и числу глазков между самками и самцами, отловленными в разные годы на п-ве Канин, не обнаружено. По количеству глазков и их расположению в ячейках между жилками было выделено 12 морф. Их представленность в разные годы оказалась различной. Как у самцов, так и у самок характерно наличие двух наиболее массовых. Для первой морфы характерно расположение глазков на передних крыльях на верхней и на нижней сторонах между жилками M_1-M_2 (f3), M_2-M_3 (f4), M_3-Cu_1 (f5), Cu_1-Cu_2 (f6). Для второй морфы характерны глазки на передних крыльях верхней стороны в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), M_2-M_3 (f4), M_3-Cu_1 (f5), Cu_1-Cu_2 (f6). На нижней стороне передних крыльев глазчатые пятна в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), M_2-M_3 (f4). У обеих морф отсутствуют глазчатые пятна на задних крыльях. Локальные популяции с п-ва Канин и о. Колгуев отличаются от бабочек, распространенных в Хибинах, Альпах и на Алтае мелкими размерами и приуроченностью к равнинным условиям обитания. Не исключено, что восточноевропейские популяции вида должны быть отнесены к особой географической расе.

Oeneis jutta (Hubner, 1806). По длине крыла были обнаружены значимые различия между выборками самцов, отловленных на Полярном Урале в 1994 и 1999 гг. Бабочки, летавшие в 1994 г., оказались на 3-5 мм достоверно крупнее бабочек 1999 г. Достоверных отличий по числу глазков между самками и самцами, обнаружено не было. По числу глазков и их расположению в ячейках между жилками на крыльях было выделено 27 морф. Характерны три наиболее массовые морфы. Для первой характерны глазки на передних крыльях между жилками M_1-M_2 (f3), M_3-Cu_1 (f5), Cu_1-Cu_2 (f6), на задних – глазок в ячейке Cu_1-Cu_2 (h6). Вторая морфа: на передних крыльях в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), M_3-Cu_1 (f5), Cu_1-Cu_2 (f6), на задних крыльях на верхней стороне в ячейках между жилками M_3-Cu_1 (h5), Cu_1-Cu_2 (h6), на нижней стороне – глазок в ячейке Cu_1-Cu_2 (h6). Третья морфа: на передних крыльях верхней стороны глазки в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), M_3-Cu_1 (f5), Cu_1-Cu_2 (f6), нижней стороны – в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), Cu_1-Cu_2 (f6). На задних крыльях как на верхней, так и на нижней сторонах присутствует глазок в ячейке Cu_1-Cu_2 (h6). На наш взгляд, уровень различий (размеры особей) между субарктическими, таежными восточноевропейскими и сибирскими популяциями бархатниц не достаточен для их разделения на отдельные подвиды – все они должны быть отнесены к *O. jutta jutta*.

Oeneis magna (Graeser, 1888). В целом на Приполярном и Полярном Урале самки незначительно, но достоверно крупнее самцов. Число глазков на переднем и заднем крыльях самцов *O. magna* меньше, чем у самок. Однако отличия между ними по данному признаку в выборках оказались статистически недостоверными. По числу глазков и их расположению в ячейках между жилками у *O. magna* была выделена 21 морфа. Как у самцов, так и у самок характерно наличие трех массовых морф. У первой морфы на передних крыльях, как на верхней, так и на нижней сторонах глазки располагаются в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), M_3-Cu_1 (f5), Cu_1-Cu_2 (f6),

на задних крыльях имеется один глазок в ячейке между жилками Cu_1-Cu_2 (h6). Для второй морфы характерны глазки на передних крыльях, как на верхней, так и на нижней сторонах в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), Cu_1-Cu_2 (f6), на задних крыльях – глазок в ячейке между жилками Cu_1-Cu_2 (h6). Для третьей морфы характерно отсутствие глазков на задних крыльях, на передних – глазки присутствуют в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), Cu_1-Cu_2 (f6). По предварительным данным уральские популяции бархатницы фенотипически близки к таймырскому подвиду *O. pupavkini* Korshunov, 1995, однако для окончательного решения вопроса необходимо провести дополнительные исследования

Oeneis melissa (Fabricius, 1775). Самки по длине переднего крыла в исследованных выборках оказались менее изменчивыми и в целом более крупными, чем самцы. У бабочек из сравниваемых выборок глазки выражены как на передних, так и на задних крыльях с нижней и верхней сторон. По данному признаку достоверных отличий между самками и самцами в разные годы нами не было обнаружено. По числу глазков и их расположению в ячейках между жилками на переднем и заднем крыльях верхней и нижней стороны нами было выделено 15 морф. В исследованных выборках наиболее часто встречается одна морфа – особи с полным отсутствием глазков на крыльях. На Полярном и Приполярном Урале встречаются бабочки различных цветовых вариаций – их окраска варьирует от пепельно-серой до темно-коричневой. Географически изолированные уральские популяции вида принадлежат к подвиду *O. melissa karae* Kusnezov, 1925.

Oeneis bore (Schneider, 1792). Характерными особенностями рассматриваемых бархатниц являются изменчивость окраски крыльев и структуры рисунка на нижней стороне задних крыльев. По данным признакам бабочек можно условно разделить на две группы. Одну составляют особи с темно-коричневым, почти шоколадным, цветом крыльев и ярко выраженной постдискальной перевязью на нижней стороне задних крыльев. Другая группа представлена светлыми, охристо-желтыми бабочками. Постдискальная перевязь на нижней стороне их задних крыльев замаскирована большим числом коротких темных штрихов. Статистически достоверных различий по длине крыла и числу глазков между особями темной и светлой форм выявлено не было, но доказано, что самки имеют более развитый глазчатый рисунок, чем самцы той же формы. Изменчивость окраски крыльев бабочек рассматриваемого вида в регионе носит ярко выраженный адаптивный характер. Отмечено, что бабочки различных цветовых форм характеризуются различной биотопической приуроченностью. Темная форма чаще всего встречается в ерниковых тундрах и на мохово-кустарничковых болотах. Охристая форма, наоборот, обычна в лишайниковых тундрах, на каменистых россыпях и скалах. Репродуктивной изоляции между ними не существует. Очевидно, что и темная, и охристая формы относятся к одному виду *O. bore bore*.

Oeneis noma (Becklin, 1791). Самки по длине крыла и числу глазчатых пятен достоверно отличаются от самцов. Они крупнее и имеют более развитый глазчатый рисунок на крыльях. Нередко глазки на крыльях обоих

полов отсутствуют. По числу глазков и их расположению в ячейках между жилками на крыльях у бархатниц выделена 21 морфа, из которых наиболее часто встречаются две. У первой морфы на передних крыльях глазки выражены в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3), M_3-Cu_1 (f5) и Cu_1-Cu_2 (f6), на задних – между Cu_1-Cu_2 (h6). Бабочки второй морфы имеют глазки на передних крыльях в ячейках между жилками M_1-M_2 (f3) и Cu_1-Cu_2 (f6), а на задних – Cu_1-Cu_2 (h6). Помимо первых двух морф, в выборках с Полярного Урала также характерна морфа с полным отсутствием глазчатых пятен. Отмечено, что внешность бабочек сильно зависит от условий местообитания. В суровых условиях высокогорных тундр особи имеют преимущественно мелкие размеры и редуцированный крыловой рисунок, а в условиях лесотундры, на болотах и в поймах рек обычны крупные яркие особи, с хорошо выраженными глазчатыми пятнами. Все они, несомненно, относятся к номинативному подвиду *O. nota nota*.

ВЫВОДЫ

Таким образом, на основе проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1. Фауна бархатниц Восточноевропейской Субарктики включает 16 видов, относящихся к 3 родам *Coenonympha* (1 вид), *Erebia* (10 видов), *Oeneis* (5 видов).
2. Большинство видов бархатниц региональной фауны принадлежит к арктическому ареалогическому комплексу, объединяющему виды, широко распространенные в зональных и горных тундрах Евразии и Америки.
3. Бархатницы являются фоновыми видами всех типов природных сообществ Субарктики, заселяемыми чешуекрылыми. В тундровых биоценозах повсеместно доминирующими по численности, являются *Erebia disa*, *E. fasciata* и *E. rossii*. В Большеземельской тундре наиболее высокий уровень видового разнообразия бархатниц наблюдается в мохово-кустарничковых и ерниковых тундровых сообществах, а на Приполярном и Полярном Урале – в ерниковых тундрах.
4. Анализ внутривидового разнообразия показал, что в природных популяциях бархатниц Восточноевропейской Субарктики наблюдается высокая степень индивидуальной изменчивости бабочек как по размерам, так и по числу глазчатых пятен и их расположению на крыльях.
5. У некоторых видов (*Oeneis nota*, *O. bore*) наблюдается четкая зависимость фенотипической изменчивости бабочек от условий местообитания. У *O. bore* в локальных популяциях на Полярном Урале наблюдается адаптивный полиморфизм, выражающийся в изменчивости окраски и структуры рисунка крыльев особей, обитающих в ерниковых тундрах и на мохово-кустарничковых болотах с одной стороны, и в лишайниковых тундрах, на каменистых россыпях и скалах – с другой.

- 6 У подавляющего большинства бархатниц географическая изменчивость в пределах Восточноевропейской Субарктики не выражена Их популяции относятся к одному подвиду и только для *Erebia euryale* подтверждено распространение на территории региона двух подвидов – *E. euryale euryaloides* и *E. euryale flaveoides*

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Кулакова О.И. К познанию изменчивости некоторых видов бархатниц рода *Erebia* (Lepidoptera, Satyridae) фауны европейского Северо-Востока России // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тез. докл. 6-й молодежной научн. конф. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 14-17 апреля 1999 г. Сыктывкар, 1999. С. 115-116.
2. Кулакова О.И., Татаринцов А.Г. К познанию изменчивости бархатницы *Erebia ligea* (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России // Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере: Тез. докл. межд. конф. Сыктывкар, 1999. С. 190-191.
3. Кулакова О.И. Изменчивость бархатницы *Erebia ligea* (Lepidoptera, Satyridae) фауны европейского Северо-Востока России // Актуальные проблемы биологии и экологии: тез. докл. 7-й Молодежной научн. конф. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 14-17 апреля 2000 г. Сыктывкар, 2000. С. 116.
4. Кулакова О.И. К характеристике изменчивости крылового рисунка чернушки северной (*Erebia disa*) (Lepidoptera, Satyridae) полярноуральской фауны // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. 8-й Молодежной научн. конф. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 18-20 апреля. 2001 г. Сыктывкар, 2001. С. 82-86.
5. Кулакова О.И. Структура крылового рисунка и его изменчивость бабочек *E. dabanensis* (Lepidoptera, Satyridae) на Полярном Урале // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тез. докл. 9-й Молодежной научн. конф. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 14-17 апреля 2002 г. Сыктывкар, 2002. С. 77-78.
6. Кулакова О.И. Фенотипическая изменчивость бархатницы *Erebia rossii* (Lepidoptera: Satyridae) на европейском Северо-Востоке России // Биота горных территорий: история и современное состояние: Тез. докл. всероссийской молодеж. конф. Екатеринбург, 2002. С. 192-193.
7. Кулакова О.И. Фенотипическая изменчивость крылового рисунка бархатниц рода *Erebia* (Lepidoptera, Satyridae) Полярного Урала // XII съезд Русс. энтомол. об-ва. СПб, 19-24 августа 2002 г.: Тез. докл. СПб, 2002. С. 192-193.
8. Кулакова О.И. К познанию изменчивости бархатницы *Erebia euryale* (Esp.) (Lepidoptera, Satyridae) на Северном Урале // Разнообразие беспозвоночных животных на Севере: Тез. докл. II межд. конф. 17-22 марта 2003 г. – Сыктывкар, 2003. С. 40.
9. Кулакова О.И. Анализ фенотипической изменчивости бархатниц видовой группы *Oeneis bore* (Schn.) (Lepidoptera; Satyridae) на европейском

Северо-Востоке России // VII Всеросс. популяционный семинар «Методы популяционной биологии»: Матер докл 16-21 февраля 2004 г Сыктывкар, 2004. С. 157-160.

10. Кулакова О.И. Фенотипическая изменчивость и особенности экологии бархатницы *Oeneis melissa* (Lepidoptera, Satyridae) на Полярном и Приполярном Урале // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. 11-й молодежн. науч конф. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2004. С. 151-153.

11. Кулакова О.И. Экология и изменчивость бархатницы *O. magna* (Lepidoptera; Satyridae) на европейском Северо-Востоке России // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. Всеросс. науч. конф 12-17 сентября 2004 г., Йошкар-Ола С. 40-41.

12. Кулакова О.И., Татаринов А.Г. Анализ фенотипической изменчивости в таксономических и эколого-географических исследованиях бархатниц (Lepidoptera, Satyridae) восточноевропейской Субарктики // Тез. Сибирской зоол. конф. 15-22 сентября 2004 г. Новосибирск, 2004 С. 48.

13. Наземные беспозвоночные в системе мониторинга на европейском Севере / Долгин М.М., Зиновьева А.Н., Кулакова О.И., Пестов С.В., Медведев А.А., Панюкова Е.В., Татаринов А.Г. // Международный контактный форум по сохранению местообитаний в Баренц-регионе: Тез. докл. IV совещания. 19-25 сентября 2005 г. Сыктывкар, 2005. С. 52.

14. Кулакова О.И. Фенотипическая изменчивость и распространение форм чернушки *Erebia euryaloides* Tngst. на территории Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Вып. 14. Сыктывкар, 2005. С. 204-205.

15 Татаринов А.Г., Кулакова О.И. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Большеземельской тундры // Евразийский энтомолог. журн. 2005. Т. 4, вып. 4. С. 331-337.

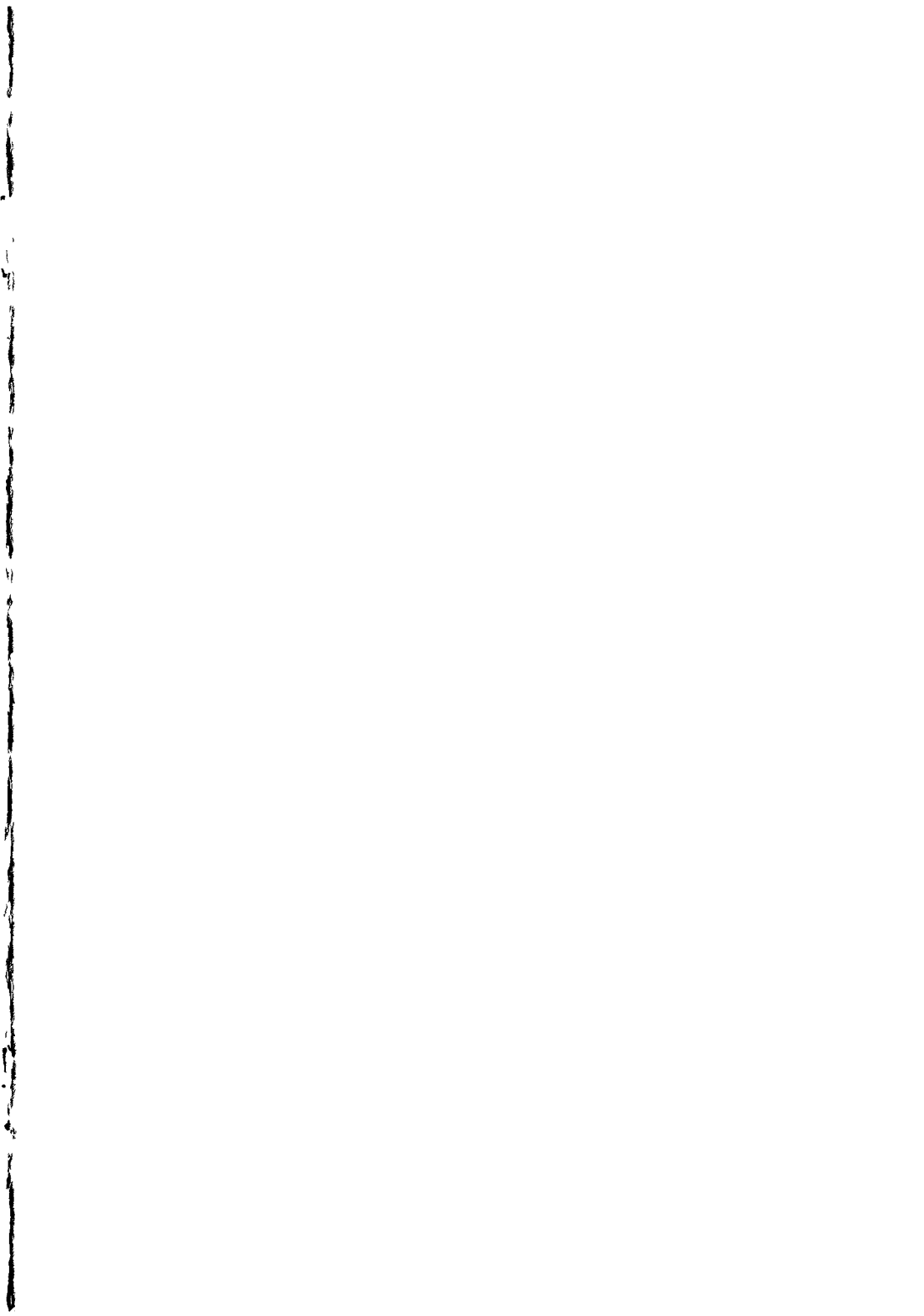
16 Tatarinov A.G., Kulakova O.I. Notes on the ecology and variability of *Oeneis magna* Graeser, 1888 (Nymphalidae: Satyrinae) on the North-East of Europe // *Alexanor* (в печати).

17. Татаринов А.Г., Кулакова О.И. Бархатница *O. jutta* на европейском Северо-Востоке России: экология и изменчивость // Бюлл. МОИП (в печати).

18. Кулакова О.И., Татаринов А.Г. Анализ фенотипической изменчивости чернушки *E. rossii* на Полярном Урале // Вестн. Поморского ун-та, 2006. Сер. Естеств. и точн. науки, Т. 7 № 2 (в печати).

19. Захарова Е.Ю., Кулакова О.И., Татаринов А.Г. Географическая изменчивость глазчатых пятен *Coenonympha tullia* (Müll.) (Lepidoptera: Satyridae) на европейском Северо-Востоке России // Евразийский энтомолог. журн. 2006. Т. 5. (в печати).

Для заметок



2006A
1491

№ - 1491

Тираж 110

Заказ 02(06)

Информационно-издательская группа
Института биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН
167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28