

УДК 595.781

**ФЕНОЛОГИЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЛЁТА  
ДНЕВНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA, DIURNA) НА ЮГЕ  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И В ЗАБАЙКАЛЬЕ**

А. Б. Мартыненко

Дальневосточный государственный университет, г. Владивосток

Проводится сравнительный анализ динамики лёта дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) по месяцам и декадам теплого сезона в 6 основных экосистемах юга Дальнего Востока и Забайкалья (континентальной светлохвойной тайге; переходной субконтинентально-субпацифической преимущественно светлохвойной тайге; пацифической темнохвойной тайге; даурских континентальных степях; приамурских переходных субконтинентально-субпацифических остепненных лесах и лесостепях; пацифических неморальных лесах).

Рассматривается сезонная динамика содержания специфических (таежных, степных, лесостепных и неморальных) и неспецифических видов (полизональных и с размытым гемибореальным оптимумом) в каждом из фаунистических комплексов. Анализируется характер сезонной гетерогенности фауны дневных чешуекрылых на юге Дальнего Востока и в Забайкалье.

На юге Дальнего Востока и в Забайкалье, несмотря на их сравнительно небольшую в масштабах Евразии площадь, выражена вся гамма переходов от типичных таежных экосистем, господствующих на значительных пространствах северной половины континента, к степным и неморальным биоценозам, преобладающим в его центральной и восточной частях. На этой территории, в силу разнообразия циклов развития булавоусых чешуекрылых, в течение всего теплого сезона происходит закономерная смена одних видов другими. При этом меняется не только видовое богатство, но и видовой состав фауны. Особенности сезонной динамики лёта дневных чешуекрылых в Приморском крае и Амурской области в общих чертах уже освещены в печати (Куренцов, 1949;

Стрельцов, 1998; Мартыненко, 1999, 2000; Tashita et al., 1997). Однако на остальной территории рассматриваемого региона такие специальные исследования не проводились, и имеющиеся сведения ограничены данными о сроках лёта разных видов, фигурирующих в аннотированных списках, составленных для отдельных территорий.

Целью настоящей статьи является проведение сравнительного анализа сезонного изменения видового состава и динамики лёта дневных чешуекрылых в 6 основных экосистемах юга Дальнего Востока и Забайкалья, а также выявление динамики соотношения в них специфических и неспецифических элементов.

### **Материал и методика**

Для выяснения разнообразия фенологии и сезонной динамики лёта имаго дневных чешуекрылых были составлены матрицы встречаемости видов по месяцам и декадам для 6 основных экосистем юга Дальнего Востока и Забайкалья: континентальной светлохвойной тайги, переходной субконтинентально-субпацифической преимущественно светлохвойной тайги, пацифической темнохвойной тайги, даурских континентальных степей, приамурских переходных субконтинентально-субпацифических остепненных лесов и лесостепей, пацифических неморальных лесов. При этом использовались как собственные сборы и наблюдения, так и опубликованные в литературе аннотированные списки видов с данными о времени лёта имаго (Стрельцов, 1997, 1999; Дубатов, Костерин, 1999; Asahi et al., 1999). Чтобы исключить влияние высотной поясности на время лёта, в работе использовались данные только по равнинным и низкогорным районам.

Для каждой из фаун по месяцам и декадам проанализировано содержание следующих эколого-фаунистических элементов:

- таежный – виды с оптимумом распространения в пределах эвбореального пояса произвольной секторной приуроченности (в данном случае к ним условно были также отнесены гемиарктические виды);
- гемиарктический – виды с размытым оптимумом в пределах гемиарктического пояса (подтайги, подтаежной лесостепи и пр.), в том числе собственно гемиарктические, эвбореально-гемиарктические и гемиарктически-температные;
- степной – виды с оптимумом в континентальных секторах температурного пояса (условно к этой группе отнесены также неморально-лесостепные виды);
- неморальный – виды с оптимумом в пацифическом секторе температурного пояса (неморальные и субнеморальные леса). Условно к этой группе также были отнесены тропико-субтропические приокеанические виды;
- полизональный – виды, оптимум распространения которых охватывает более двух крупных зональных образований.

Сравнение количественных рядов данных проводилось на основе евклидова расстояния. Дендрограмма построена с использованием метода взвешенного парногруппового среднего, реализованного в программе NTSYS (версия 1.4). Своеобразие оценивалось по соответствующему индексу Смиркина (Пе-

сенко, 1982) относительно всех сравниваемых пространственно-временных выборок. Территориальная гетерогенность определялась на основе поиска среднего дополнения индекса Дайса до единицы.

Определение т.н. территориальной гетерогенности фауны (ее дифференцирующее разнообразие) проводили следующим образом. Сначала рассчитывалась симметричная матрица сходства (на основе коэффициента Дайса), а затем определялось среднее различие, то есть дополнение этой величины до единицы для всех пар фаун ( $ID$ ), по следующей формуле:

$$ID = \frac{2 \sum_{j < k}^n \left( 1 - \frac{2S_{jk}}{S_j + S_k} \right)}{n^2 - n}$$

где  $S_j$  – число видов  $j$ -й фауны,  $S_k$  – число видов  $k$ -й фауны,  $S_{jk}$  – число общих видов для  $j$ -й и  $k$ -й фауны,  $n$  – число фаун ( $j, k=1, \dots, n$ ).

Для определения ее сезонного изменения расчет проводили для каждой декады с начала мая по конец сентября.

### Результаты

*Континентальная светлохвойная тайга* (Верхнечарская котловина). Снег сходит в конце первой–начале второй декады мая. Лёт чешуекрылых длится с момента схода снега до середины сентября. Практически с самого начала лета число видов быстро возрастает, достигая пика во второй декаде июня, после чего наблюдается сравнительно плавное снижение (рис. 1). Своеобразие, возрастающее параллельно с видовым богатством, достигает пика также во второй декаде июня, после чего резко снижается и сходит на нет в третьей декаде июля.

Высокий удельный вес специфических (в данном случае таежных) видов наблюдается с конца мая до середины июля (30–60%). Причина сравнительно раннего лёта таежных видов кроется в том, что абсолютное большинство из них имеют двухгодичный цикл развития и зимуют на стадии куколки либо на стадии гусеницы поздних возрастов. Виды, зимующие на стадии куколки, вылетают в этих условиях уже в третьей декаде мая (*Sachaia tenedius* Ev., *Erebica lena* Chr., *Callophrys rubi* L. и др.). В июне к ним присоединяются бабочки, зимующие на поздних личиночных стадиях (*Pyrgus centaureae* Ramb., *Colias viluensis* Mén., *Oeneis chionae*, *Clossiana angarensis* Ersch. и др.).

На июнь также приходится наибольший удельный вес видов с размытым гемибореальным оптимумом, цикл развития которых сходен с таежными (*Colias tyche* Voeber, *Triphysa albovenosa* Ersch., *Inachis jo* L. и др.). Во второй половине лета встречаются преимущественно уновольтинные неспецифические полизональные нимфалиды новой генерации (*Aglais urticae* L., *Nymphalis xanthomelas* Esp., *N. antiopa* L. и др.).

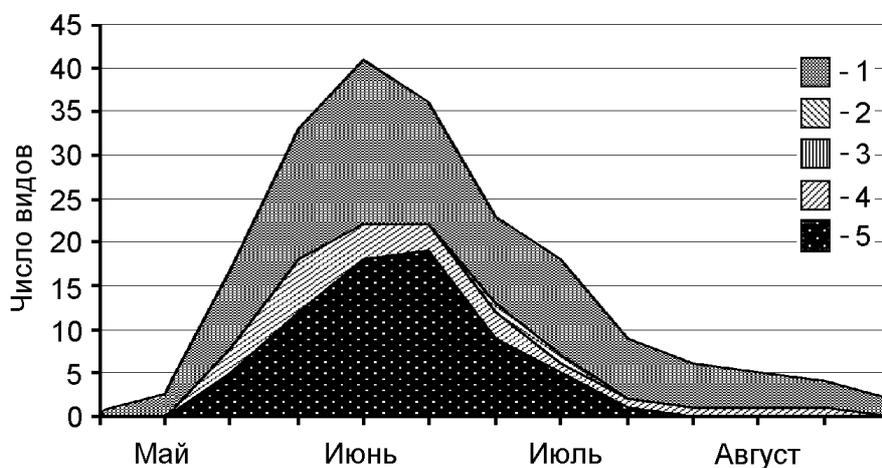


Рис. 1. Сезонная динамика числа видов и состава фауны Diptera в условиях континентальной светлохвойной тайги северного Забайкалья. 1 – полizonальные, 2 – неморальные, 3 – степные, 4 – гемибореальные, 5 – таежные

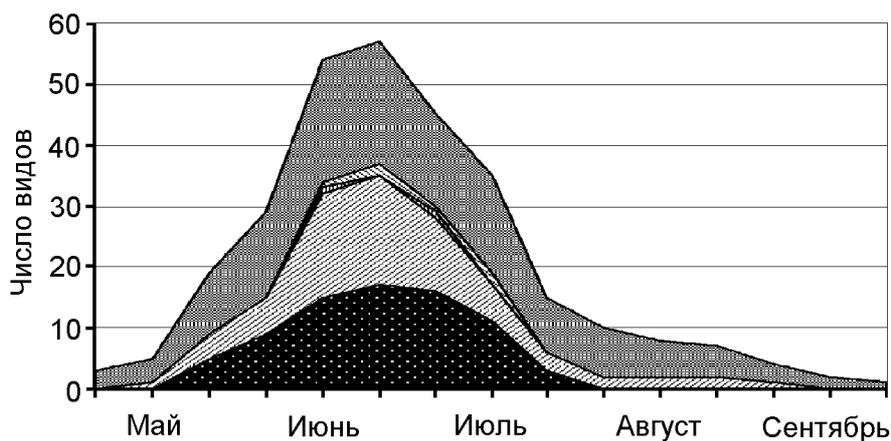


Рис. 2. Сезонная динамика числа видов и состава фауны Diptera в условиях субконтинентальной преимущественно светлохвойной тайги северо-западного Приамурья. Обозначения как на рис. 1

Выражены 3 сезонные ассамблеи имаго: ранневесенне-осенняя, поздневесенняя и летняя. Первая, ранневесенне-осенняя ассамблея образована исключительно зимующими полizonальными нимфалидами; в состав поздневесенней, помимо полizonальных, входят специфичные таежные виды и виды с размытым гемибореальным оптимумом; летняя образована преимущественно специфичными и гемибореальными видами.

*Субконтинентально-субпацифическая преимущественно светлохвойная тайга* (окрестности пос. Тында). Сезонная динамика данной фауны Diptera описана с использованием данных А. Н. Стрельцова (1999). Снег сходит в последней декаде апреля–первой декаде мая, после чего и происходит вылет имаго первых перезимовавших нимфалид. Затем число видов быстро растет и достигает пика в третьей декаде июня. Однако уже с начала июля намечается его поступательное снижение, длящееся до начала августа, после чего до конца сентября встречаются только несколько видов зимующих нимфалид (рис. 2). Своеобразие меняется сходно с видовым богатством, только его снижение в июле происходит более резко.

Удельный вес специфических (таежных) видов в целом ниже, чем в континентальной тайге (максимально до 41%), и также приходится на июнь и первую половину июля. Подобно бореальным ведут себя и виды с размытым гемибореальным оптимумом, число которых во второй половине июня достигает 30%. В конце июня и в июле в качестве незначительной примеси (не более 2–6%) присутствуют имаго неморальных видов, имеющих одногодичный цикл развития (*Ochlodes venatus* Brem. et Grey, *Sinoprinceps xuthus* L., *Pieris dulcinea* Butl., *Ladoga sydyi* Ld., *Melitaea ambigua* Mén. и др.). Параллельно с ними с июля встречаются имаго нового поколения полизональных нимфалид, которые попадают вплоть до конца сентября.

Выражены 4 сезонные ассамблеи: ранневесенне-позднеосенняя, средне-весенне-осенняя, поздне-весенняя и летняя. Ранневесенне-позднеосенняя ассамблея образована исключительно зимующими полизональными нимфалидами, в состав средне-весенне-осенней входят как полизональные нимфалиды, так и виды с размытым гемибореальным оптимумом. Поздне-весенняя сезонная ассамблея, помимо полизональных и гемибореальных, включает и специфические таежные виды, удельный вес которых, однако, невысок. Летняя ассамблея сформирована приблизительно в равной пропорции специфическими таежными, гемибореальными и неспецифическими полизональными видами.

*Эвпацифическая темнохвойная тайга* (окрестности г. Поронайск). Сезонная динамика местной фауны Diptera описана по данным современной сводки о бабочках о. Сахалин (Asahi et al., 1999). Снег сходит во второй декаде апреля, после чего появляются первые зимующие бабочки. Число видов сначала плавно растет до середины июля, а затем также плавно снижается до начала октября (рис. 3). Соответственно этому меняется своеобразие.

В течение лета фауна претерпевает своеобразную трансформацию. Удельный вес неспецифических полизональных видов максимален весной и осенью (более 50%), сходным образом ведет себя и часть видов с размытым гемибореальным оптимумом. Специфические для экосистем рассматриваемого типа таежные виды наиболее многочисленны в начале и середине лета (в среднем около 20%), что объясняется медленным повышением температурного фона весной и в начале лета, не позволяющим быстро закончить развитие зимовавшим гусеницам этих видов (*Colias palaeno* L., *Lasiommata petropolitana* L., *Erebia edda* Mén., *Oeneis magna* Graes., *Boloria banghaasi* Seitz, *Vacciniina optilete* Knoch и др.). Середина и вторая половина лета характеризуются очень вы-

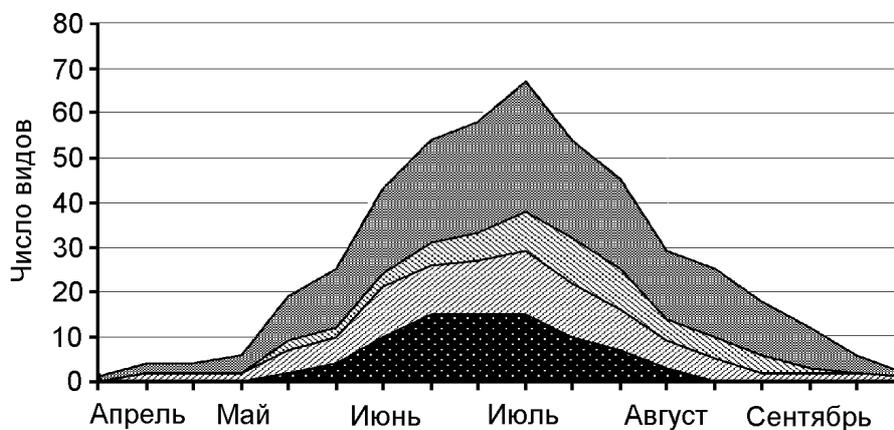


Рис. 3. Сезонная динамика числа видов и состава фауны Diurna в условиях эвпацифической темнохвойной тайги среднего Сахалина. Обозначения как на рис. 1

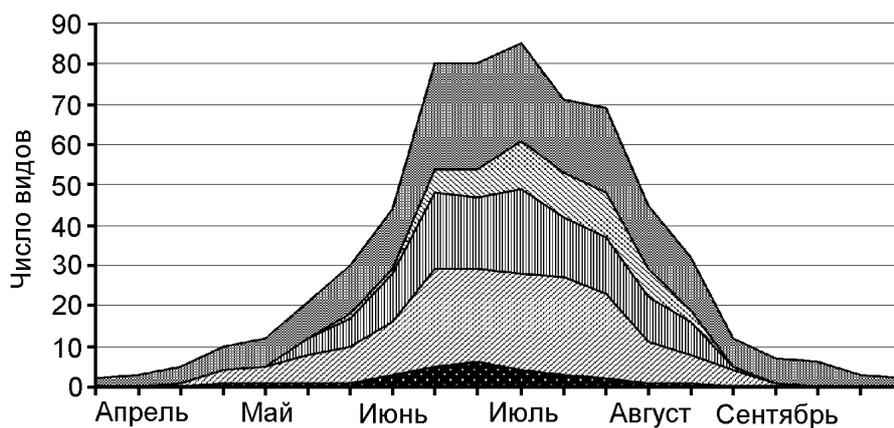


Рис. 4. Сезонная динамика числа видов и состава фауны Diurna в условиях континентальных степей южного Забайкалья. Обозначения как на рис. 1

соким удельным весом видов неморального комплекса (в среднем 15–20%), успевающим завершить развитие за первую половину лета (*Ochlodes venatus* Brem. et Grey, *Sinoprinceps xuthus* L., *Achillides bianor* Cram., *Pieris dulcinea* Butl., *Neope nipponica* Butl., *Melitaea ambigua* Mén., *Neozephyrus japonicus* Murr. и др.). Основными причинами, делающими возможным обитание в тайге неморальным видов, по нашему мнению, являются сравнительно высокие зимние температуры (приближающиеся к таковым в континентальных районах температурного пояса) и территориальная близость подтаежных неморально-травных лесов, что делает возможной постоянную реколонизацию тайги южными видами.

Выражены 5 сезонных ассамблей: ранневесенне-позднеосенняя, средневесенняя, осенняя, поздневесенне-среднелетняя (летняя), позднелетняя. Ранневесенне-позднеосенняя ассамблея образована, как и в других случаях, исключительно зимующими полизональными нимфалидами, в состав средневесенней входят как полизональные нимфалиды, так и виды с размытым гемибореальным оптимумом; поздневесенне-среднелетняя ассамблея образована примерно равным соотношением специфичных таежных, гемибореальных и неспецифичных полизональных видов, с включением неморальных. В отличие от последней, позднелетняя группа отличается существенно меньшим весом таежных видов; для осенней ассамблеи характерно наличие неморальных видов.

*Континентальная даурская степь* (Даурский заповедник). Сезонная динамика местной фауны Diptera описана по данным В. В. Дубатолова и О. Э. Костерина (1999). Снег сходит в первой–второй декадах апреля, когда, очевидно, и вылетают первые перезимовавшие нимфалиды. Видовое богатство чешуекрылых экспоненциально возрастает до последней декады июня, после чего оно существенно не меняется до первой декады августа. За это время наблюдаются три почти слившихся пика, главный из которых приходится на середину июля. Со второй декады августа вплоть до глубокой осени происходит постепенное снижение числа видов (рис. 4). Наблюдается два пика своеобразия: основной – с третьей декады июня по вторую декаду июля и второстепенный – во второй декаде августа.

Наибольшим удельным весом характеризуется полизональная группировка (не менее 30%, а весной и осенью еще больше). Хотя специфические для данных мест степные виды отмечаются в течение всего лета (до 20–30%), их удельный вес на 5–10% уступает видам с размытым гемибореальным оптимумом. Растянность лета группы степных видов объясняется наличием среди них видов с различными циклами развития: с зимовкой в фазе яйца или на стадии гусеницы ранних возрастов (*Muschampia protheon* Ramb., *Hipparchia autonoe* Esp., *Melitaea romanovi* Gr.-Gr., *Neolycaena davidi* Ov. и др.), на стадии гусеницы поздних возрастов (*Parnassius nomion* Fisch., *Boeberia parmenio* Boeber, *Melitaea cinxia* L. и др.) и на стадии куколки (*Erynnis popovianus* Nordm., *Carterocephalus argyrostigma* Ev., *Oeneis lederi* Alph. и др.). Часть степных видов являются бивольтинными (*Pontia chloridice* Hbn., *Colias chrysotheme* Esp., *Melitaea didymoides* Ev., *Umpria chinensis* Murt. и др.). В начале и середине лета в небольшом количестве (до 5–8%) встречаются бореальные виды, в частности *Colias palaeno* L., *Melitaea arcesia* Brem., *Callophrys rubi* L. и *Agriades glandon* De Prunner, а в середине и во второй половине лета – неморальные (10–20%), в частности *Sinopriniceps xuthus* L., *Achillides maackii* Mén., *Kirinia epimenides* Mén., *Apatura ilia* Den. et Schiff., *Neptis tshetverikovi* Kurentz., *Fixsenia herzi* Fix. и *Niphanda fusca* Brem. et Grey. Одной из главных причин размытости и трехвершинности пика лета, по-видимому, является высокий удельный (25%) вес бивольтинных видов.

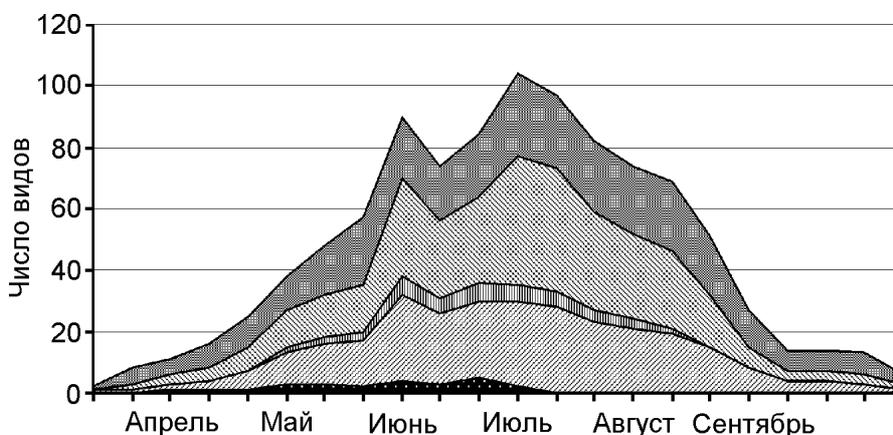


Рис. 5. Сезонная динамика числа видов и состава фауны Diptera в условиях субконтинентальных остепненных неморальных лесов и лесостепей западного Приамурья. Обозначения как на рис. 1

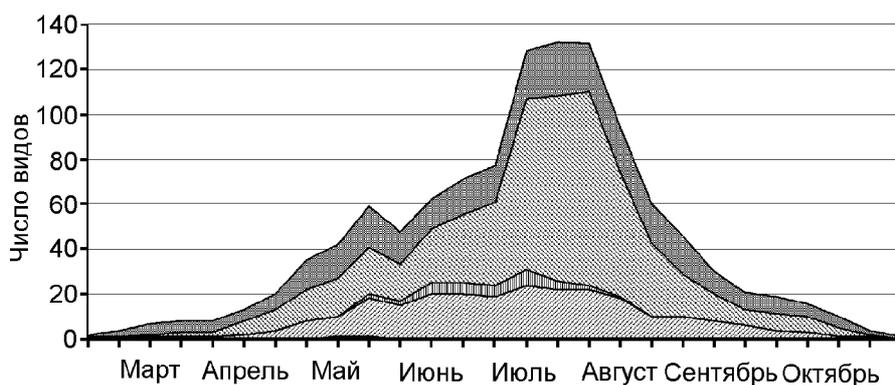


Рис. 6. Сезонная динамика числа видов и состава фауны Diptera в условиях эвпацифических неморальных лесов южного Приморья. Обозначения как на рис. 1

Выражены 4 сезонные ассамблеи: ранневесенне-позднеосенняя, весенне-осенняя, поздневесенне-раннелетняя и среднелетне-позднелетняя. Ранневесенне-позднеосенняя ассамблея, как обычно, образована исключительно зимующими полизональными нимфалидами; в состав весенне-осенней в дополнение к полизональным входят виды с размытым гемибореальным оптимумом; в состав поздневесенне-раннелетней ассамблеи существенный вклад вносят степные виды при незначительном участии бореальных; в состав среднелетне-позднелетней значительный вклад вносят виды неморального комплекса.

*Субконтинентально-субпацифические переходные остепненные леса и лесостепи* (окрестности г. Благовещенск). Сезонная динамика местной фауны в

значительной степени была описана А. Н. Стрельцовым (1997). Снег сходит во второй половине марта, после чего отмечаются первые перезимовавшие нимфалиды. С этого момента число видов медленно увеличивается и достигает первого пика во второй декаде июня. После этого наблюдается небольшой спад видового богатства, сменяющийся во второй половине июля вторым, более крупным пиком. С третьей декады июля число видов начинает ощутимо снижаться и уже в третьей декаде сентября составляет не более 14 (рис. 5). Сходным образом меняется и своеобразие: с двумя пиками в середине июня и в середине июля.

Хотя удельный вес наиболее специфичных для данных мест неморальных видов относительно высок в течение всего лета, он особенно возрастает в середине лета и в его второй половине (до 40–43% во второй декаде июля–первой декаде августа), снова снижаясь только осенью. Незначительное присутствие неморальных видов в первой половине лета объясняется тем, что большинство из них, будучи уновольтинными, зимуют на ранних стадиях и завершают свое развитие к концу июня–середине июля (абсолютное большинство *Ladoga Moore*, *Neptis F.*, *Favonius Sibatani et Ito* и другие *Theclinae*). Как степная (*Pyrgus schansiensis* Reverd., *Muschampia crybrellum* Ev., *Carterocephalus argyrostigma* Ev., *Hipparchia autonoe* Esp., *Umpria chinensis* Murr. и др.), так и бореальная (*Euchloe creusa* Dbld. et Hw., *Colias palaeno* L., *Clossiana thore* Hbn., *Callophrys rubi* L., *Vacciniina optilete* Knoch и др.) группировки сравнительно немногочисленны и имеют наибольший удельный вес во второй половине мая и в июне (5–6 и 4–8% соответственно). Полизональные и гемибореальные виды присутствуют в течение всего теплого сезона, а определяющий вклад в фауну вносят весной и осенью. Летом их суммарный удельный вес хотя и высок, но находится в пределах 50–60%.

Выражены 5 сезонных ассамблей: ранневесенне-позднеосенняя, среднеосенняя, средневесенне-позднеосенняя, раннелетняя и среднелетне-позднелетняя. Ранневесенне-позднеосенняя ассамблея образована преимущественно зимующими полизональными нимфалидами. В состав средневесенне-позднеосенней в дополнение к полизональным входят не только гемибореальные и неморальные виды, но также несколько степных и бореальных, в отличие от среднеосенней группы, которая их лишена. Раннелетняя и среднелетне-позднелетняя сезонные ассамблеи богаты, первая отличается присутствием степных видов, а вторая – более высоким удельным весом неморальных видов.

*Эвацифические неморальные леса* (п-ов Муравьев-Амурский). Сезонная динамика местной фауны нами частично рассмотрена ранее (Мартыненко, 1999). Снег сходит в первой половине марта, а вылет первых перезимовавших нимфалид возможен даже незадолго до этого. Лёт чешуекрылых происходит с начала марта (конца февраля) до первой (второй) декады ноября. Наблюдается два пика видового богатства: первый, не столь выраженный, приходится на последнюю декаду мая, когда накладывается лёт весенней и раннелетней фауны, а второй, основной – на последнюю декаду июля, время наиболее активно-

го лёта летних неморальных видов. В это время одновременно можно встретить более 130 видов. В целом увеличение видового богатства весной и в первой половине лета происходит более плавно, нежели его падение во второй половине лета и осенью (рис. 6). Кривая изменения своеобразия также указывает на наличие двух пиков: раннелетний и среднелетний.

Удельный вес наиболее специфичных для данного места неморальных видов распределен по сезону явно неравномерно. Максимум он достигает во второй половине лета, обуславливая основной пик видового богатства (более 60% в третьей декаде июля–второй декаде августа), когда вылетает подавляющее число видов дендрофильной фауны. Ядро рассматриваемой экологической группы образуют Nymphalinae (преимущественно представители родов *Ladoga* Moore и *Neptis* F.) и Theclinae. Подавляющее большинство этих видов зимует на эмбриональной либо ранней личиночной стадии и заканчивает развитие в первой половине лета. Степная группировка малочисленна, ее наибольший удельный вес приходится на июнь и первую половину июля (5 и 8% соответственно). Полизональные виды присутствуют в течение всего теплого сезона, а определяющий вклад в фауну вносят весной и осенью, когда общее видовое богатство минимально. Удельный вес видов с размытым гемибореальным оптимумом меняется в течение года незначительно.

Выражены 5 сезонных ассамблей: ранневесенне-позднеосенняя, весенне-осенняя, поздневесенне-раннелетняя, среднелетняя и среднелетне-поздне-летняя. Ранневесенне-позднеосенняя сезонная ассамблея сформирована почти исключительно зимующими полизональными нимфалидами. Весенне-осенняя ассамблея представляет собой комплексное образование, в состав которого входят преимущественно полизональные и гемибореальные виды, в меньшей степени неморальные. Поздневесенне-раннелетняя ассамблея характеризуется высоким удельным весом специфичных неморальных видов. В ее состав входит первое поколение бивольтинных неморальных видов, а также виды, зимовавшие на поздних личиночных и куколочной стадиях. Среднелетняя ассамблея, наоборот, выделяется некоторым обеднением неморальной составляющей фауны, что компенсируется увеличением удельного веса гемибореальных видов и присутствием некоторого количества степных обитателей. Среднелетне-позднелетняя ассамблея, в противоположность предыдущей, отличается почти полным господством неморальных видов (до 60% и более) и снижением веса всех остальных.

### Обсуждение

Из приведенных выше фактов следует, что характер сезонных ассамблей имаго дневных чешуекрылых в каждой конкретной фауне юга Дальнего Востока и Забайкалья отличается, по сути, только в деталях. В частности, число сменяющих друг друга за сезон ассамблей колеблется от 3 до 5, а продолжительность каждой из них – от двух декад до более чем трех месяцев. В последнем случае речь идет о поздних осенних и первых весенних месяцах, когда встречаются имаго одних и тех же видов, о чем писал еще А.И. Куренцов (1949).

В действительности в большинстве фаун отчетливо выделяются два, максимум три типа ассамблей. В состав первого входят ранневесенние и позднеосенние ассамблеи, которые во всех случаях образованы почти исключительно полизональными видами. Ко второму типу принадлежат позднеосенние, летние и раннеосенние ассамблеи, где существенна доля специфических для данных мест видов. К третьему типу, если он отчетливо выражен, относятся средневесенние и среднеосенние ассамблеи с невысоким содержанием специфических видов.

Продолжительность лёта специфичной фауны в целом (с учетом ограниченно специфичной) определенно возрастает с продвижением на юг и на восток. Так, если на северо-западе региона имаго характерных для данных мест видов отмечаются в течение всего двух месяцев, то на юго-востоке этот период длится более семи.

В общей сложности на юге Дальнего Востока и в Забайкалье выделяются три типа кривых сезонного распределения видового богатства дневных чешуекрылых: с одним максимумом, с двумя хорошо выраженными максимумами и с тремя слившимися. Кривые первого типа (с одним максимумом) характерны для экосистем с ограниченной теплообеспеченностью (т.е. экосистем таежного типа), а второго типа (с двумя хорошо выраженными максимумами) – для хорошо тепло- и влагообеспеченных экосистем, каковыми являются эвпацифические неморальные леса и субконтинентальные неморальные редколесья. В этом случае первый, более слабый максимум обусловлен взаимоналожением весенней и летней фаун, а основной максимум – пиком лёта летней фауны. Сходная форма кривых отмечалась и для островов Синдо и Чаволдо вблизи побережья Южной Кореи, где господствуют эвпацифические переходные южнонеморально-субтропические леса (Paek, 1996), и для Японских островов (Tashita et al., 1997).

Кривая третьего типа (с тремя слившимися максимумами) отмечена в условиях даурской степи: первый максимум во многом здесь обусловлен сочетанием среднелетней фауны с летом первого поколения бивольтинных видов, второй (основной) максимум – пиком лёта среднелетней фауны, а третий – наложением на ее лёт второго поколения бивольтинных видов (содержание последних в местной фауне наиболее высоко в регионе и достигает 25%).

В условиях низкой теплообеспеченности и высокой континентальности максимум видового богатства дневных чешуекрылых наблюдается в июне. Причиной этому, очевидно, служит короткий вегетационный период, приводящий к явному преобладанию видов с двухгодичным жизненным циклом над одногодичными. Последнее делает возможным зимовку на поздних стадиях развития и вылет имаго вскоре после установления положительных температур. Смещение максимума в эвпацифической тайге на июль, очевидно, происходит из-за отставания наступления фенофаз. Приуроченность главного максимума видового богатства в неморальных лесах, редколесьях и степях к июлю обусловлена преобладанием в этих местах видов с одногодичным циклом развития. Зимовка при этом чаще всего происходит на ранних стадиях, а вылет имаго во второй половине лета.

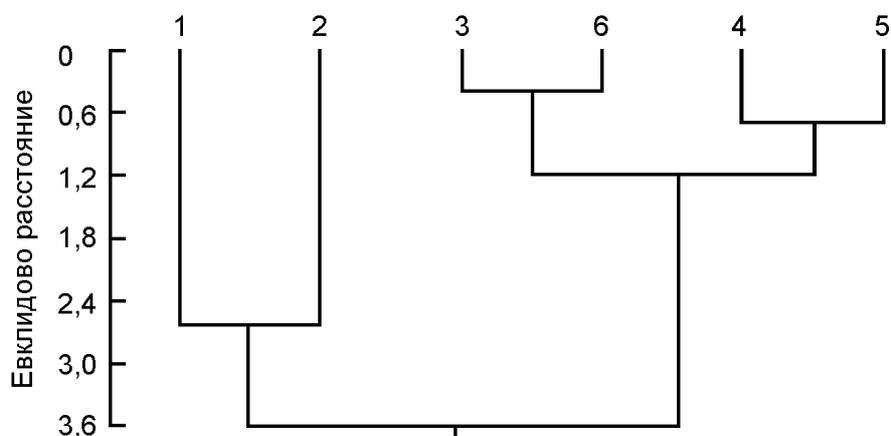


Рис. 7. Соответствие фаун Diptera основных территориальных образований юга

Дальнего Востока и Забайкалья на основе сезонного распределения числа видов.

1 – континентальная светлохвойная тайга, 2 – субконтинентальная преимущественно светлохвойная тайга, 3 – эвпацифическая темнохвойная тайга, 4 – континентальные степи, 5 – субконтинентальные остепненные субнеморальные леса, 6 – эвпацифические неморальные леса

На основе характера сезонного распределения видового богатства бабочек шесть обследованных фаун распределяются по двум группам (рис. 7). Первая группа включает субконтинентальную и континентальную таежные фауны, максимум видового богатства и содержания специфических видов которых приходится на июнь. Вторая группа включает эвпацифическую таежную и все температурные (степная, неморально-лесостепная и неморальная) фауны, где главный максимум видового богатства приходится на июль.

Было обнаружено, что содержание в фауне специфичных видов тесно коррелировано с общим видовым богатством (коэффициент корреляции не менее 0,8). Наибольший удельный вес видов бореального распространения приходится на первую половину лета (вторая половина июня), у степных видов размыт и занимает всю первую половину и середину лета, а неморальных наблюдается во второй половине лета (вторая половина июля–начало августа). Осенью и весной в большинстве мест специфичные виды, если и есть, то немногочисленны, в это время преобладают полизональные и гемибореальные виды. Интересная ситуация в этом отношении складывается на Сахалине, где в условиях пацифической тайги фауна в первой половине теплого сезона, как и следовало ожидать, имеет бореальный облик, а во второй половине лета – неморальный. Некоторые неморальные черты во второй половине лета также приобретает и фауна даурских степей.

Сравнительный анализ комплексов чешуекрылых шести рассмотренных выше территориальных экосистем, проведенный по декадам (с начала мая по конец сентября), показал, что в течение теплого сезона на юге Дальнего Востока и в Забайкалье происходит существенная перестройка территориальной

гетерогенности фауны; кривая, отражающая изменение данного явления, имеет ряд как положительных, так и отрицательных экстремумов. То есть периоды высокой гетерогенности сменяются периодами низкой, и наоборот. Всего выделяется семь таких периодов (рис. 8).

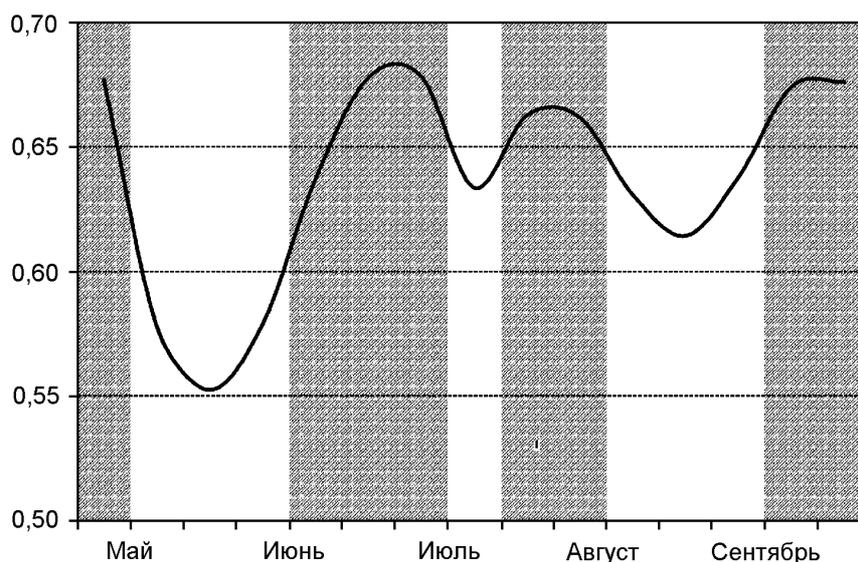


Рис. 8. Сезонное изменение территориальной гетерогенности ( $ID$ ) фауны Diptera юга Дальнего Востока и Забайкалья

Весенний период высокой гетерогенности длится примерно с момента вылета первых дневных бабочек на юге региона (конец февраля–начало марта) до первой декады мая включительно ( $ID_{max}=0,67$ ). В данный период по видовому составу фауны Diptera регион делится на две части: северную (таежную) и южную (неморально-степную). Высокая гетерогенность носит стохастический характер и обусловлена тем, что на севере дневные бабочки еще крайне редки, а повсеместно вылетающие первыми зимующие на имагинальной стадии чешуекрылые в разных частях региона представлены разными видами. Это и создает видимость высокой гетерогенности. На юге в это время, в дополнение к зимующим, уже вылетают специфические виды.

Позднелетне-раннелетний период низкой гетерогенности длится со второй декады мая до первой декады июня включительно ( $ID_{min}=0,55$ ). В данный период по видовому составу чешуекрылых регион делится на две части: юго-восточную неморальную и всю остальную. В это время на севере уже вылетели все зимующие виды, они же еще сохраняются и на юге, в неморальных лесах, лесостепях и степях. Различия обусловлены преимущественно уже существенным удельным весом специфических видов в области господства не-

моральных лесов. Вне этой территории количество специфических видов в экосистемах еще сравнительно невысоко.

Раннелетний (июньский) период высокой гетерогенности длится со второй декады июня до первой декады июля ( $ID_{max}=0,68$ ). В данный период по видовому составу фауны Diurna регион делится на три части: северную (таежную), юго-западную (степную и неморально-лесостепную) и юго-восточную (неморальную). Обусловлен в первую очередь изменениями в таежной и степной частях региона, где происходит пик лёта специфических видов (таежных и степных соответственно), в зоне господства тайги, кроме того, наблюдается наивысший пик общего видового богатства, а в степях Даурии оно близко к максимальному. На юго-востоке региона видовое богатство по сравнению с предыдущим периодом также существенно повысилось, хотя и далеко от максимального.

Среднелетний период сравнительно низкой гетерогенности кратковременен, ее понижение приходится на вторую половину июля ( $ID_{min}=0,63$ ). В данный период, как и в предыдущий, по видовому составу фауны Diurna регион делится на три части: северную (таежную), юго-западную (степную и неморально-лесостепную) и юго-восточную (неморальную). Только степень различий при этом ниже. Указанный период является своего рода рубежом между двумя периодами высокой летней гетерогенности, в основе которых лежат, однако, различные причины (см. ниже). В таежной части региона наблюдается явный спад как общего видового богатства, так и содержания специфических видов. На юге Дальнего Востока содержание малоспецифических видов с размытым гемибореальным оптимумом еще высоко, а лесная дендрофильная фауна вылетела еще далеко не вся.

Среднелетний период высокой гетерогенности приходится на третью декаду июля–первую декаду августа ( $ID_{max}=0,66$ ). В данный период по видовому составу фауны Diurna регион делится на четыре части: северо-западную (субконтинентально-континентальную таежную), северо-восточную (эвпацифическую таежную), юго-западную (степную и неморально-лесостепную) и юго-восточную (неморальную). В отличие от первого периода максимума летней гетерогенности данный обусловлен в первую очередь изменениями на юге и востоке Дальнего Востока. На это время здесь приходится пик лёта специфической дендрофильной фауны. Столь поздний вылет обусловлен их зимовкой на эмбриональной либо ранней личиночной стадиях и как следствие необходимостью завершения преимагинального развития в первой половине лета. В даурских степях видовое богатство еще сравнительно высоко и не лишено специфических степных (реже неморальных) видов. В таежной части, наоборот, видовое богатство низко и сформировано преимущественно полизональными видами.

Позднелетний период низкой гетерогенности длится со второй декады августа до первой декады сентября ( $ID_{min}=0,61$ ). В данный период по видовому составу фауны Diurna регион делится на две части: северо-западную (субконтинентально-континентальную таежную), к другой относятся все остальные

зоны. Период этот обусловлен резким спадом общего видового богатства и содержания специфичных видов на юге региона. Вследствие этого разница между различными частями Дальнего Востока и Забайкалья несколько сглаживается.

Осенний период высокой гетерогенности приходится на вторую–третью декады сентября ( $ID_{max}=0,68$ ). В данный период по видовому составу фауны Diurna регион делится на три части: таежную континентальную, таежную субконтинентальную, к третьей относятся все остальные зоны. Высокая гетерогенность, как и в начале мая, носит явно стохастический характер. Она обусловлена тем, что на севере дневные бабочки уже крайне редки и в разных местах сохраняют свою активность только различные представители комплекса зимующих на имагинальной стадии. Это и создает видимость высокой гетерогенности. На юге в это время, кроме зимующих, еще обычны многие позднелетние и даже среднелетние специфические виды.

### Заключение

В большинстве фаун дневных чешуекрылых юга Дальнего Востока и Забайкалья отчетливо выделяются два, реже три типа сезонных ассамблей имаго: ранневесенние и позднеосенние ассамблеи, образованные почти исключительно полизональными видами; поздневесенние, летние и раннеосенние ассамблеи со значительным участием специфических для данных мест видов. К третьему типу, если он выражен, относятся средневесенние и среднеосенние ассамблеи с невысоким содержанием специфических видов. Продолжительность лёта специфичной фауны в целом возрастает с продвижением на юг и на восток, где она достигает семи месяцев.

В исследованом регионе выделяются три типа кривых сезонного распределения видового богатства дневных чешуекрылых: с одним максимумом (таежный тип), с двумя отдельными пиками (неморальный тип) и с тремя слившимися между собой пиками (степной тип). Таежный тип с максимумом во второй половине июня (или первой половине июля в пацифических районах) обусловлен преобладанием видов с двухгодичным циклом развития, зимующих на поздних стадиях, неморальный тип с главным максимумом во второй половине июля обусловлен преобладанием видов с одногодичным циклом, зимующих на ранних стадиях, а степной тип с размытым максимумом в первой половине июля обусловлен высоким удельным весом бивольтинных видов.

Содержание в фауне специфичных для конкретных мест видов тесно скоррелировано с общим видовым богатством. В тайге это начало лета, в степи – начало и середина лета, а в неморальных лесах – вторая половина лета. Кроме того, даурские степи и сахалинская тайга примечательны преобладанием во второй половине лета неморальных элементов над специфическими для них степными и таежными видами соответственно.

В течение теплого сезона на юге Дальнего Востока и в Забайкалье происходит существенная перестройка территориальной гетерогенности фауны

*Diurna*, причем последняя имеет выраженный периодический характер. Высокая весенняя и осенняя территориальная гетерогенность определяется асинхронностью вылета и окончания лёта видов в различных частях региона. Первый летний пик гетерогенности обусловлен массовым лётом видов таежной фауны, а второй – массовым лётом видов неморальной фауны.

В свете полученных данных можно сделать и один чисто практический вывод. При проведении сравнительно-фаунистических исследований в условиях такой зонально неоднородной территории как наша, необходимо учитывать, что имагинальная активность видов различных эколого-фаунистических комплексов бореальной, степной и неморальной фаун приурочена к различным сезонам. Игнорирование сезонного фактора и использование ограниченных во времени выборок может дать ложное представление об их соответствии, что чревато неверными биогеографическими выводами.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Дубатов В.В., Костерин О.Э.* Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Hesperioidea, Papilionoidea) международного заповедника «Даурия» // Насекомые Даурии и сопредельных территорий. Вып. 2. Новосибирск, 1999. С. 138–194.
- Куренцов А.И.* Дневные бабочки Приморского края. М.: Главн. упр. по заповедникам, 1949. 119 с.
- Мартыненко А.Б.* Периодичность имагинальной активности дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) на полуострове Муравьева-Амурского (Южное Приморье) // Биол. исслед. на Горнотаежной станции. Вып. 5. Владивосток: ДВО РАН, 1999. С. 207–213.
- Мартыненко А.Б.* Полевой определитель дневных бабочек (Lepidoptera, Diurna) Приморского края. Уссурийск: Изд-во УГПИ, 2000. 115 с.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Стрельцов А.Н.* Фауна, фенология имаго и биотопическое распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) г. Благовещенска // Проблемы экологии Верхнего Приамурья. Вып. 3. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 1997. С. 124–138.
- Стрельцов А.Н.* Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) западного Приамурья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1998. 22 с.
- Стрельцов А.Н.* Материалы по булавоусым чешуекрылым (Lepidoptera, Diurna) северо-западного Приамурья // Проблемы экологии Верхнего Приамурья. Вып. 4. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 1999. С. 86–99.
- Asahi J., Kanda S., Kawata M., Kohara Y., Fujoka T.* The Butterflies of Sakhalin in Nature. Tokyo, 1999. 312 p. (In Japanese).
- Paek M.-K.* Studies on local specificity of the butterflies from islands of Kyonggi nay, Korea // J. Lepid. Soc. Korea. 1996. Vol. 9. P. 6–14.
- Tashita M., Tshistjakov Y.A., Ono A.* The diversity of butterfly communities in Southern Primorye // Trans. Lepid. Soc. Japan. 1997. Vol. 48, N 3. P. 171–187.

THE PHENOLOGY AND SEASONAL ACTIVITY OF BUTTERFLIES  
(LEPIDOPTERA, DIURNA) IN THE SOUTH OF FAR EAST AND IN  
TRANSBAIKALIA

A. B. Martynenko

Far East State University, Vladivostok, Russia

The relative analysis of butterfly species (Lepidoptera, Diurna) seasonal allocation in 6 main terrestrial ecosystems of the southern of Far East and Transbaikalia (continental light coniferous taiga; transitive subcontinental-subpacific mainly light coniferous taiga; dark coniferous taiga; Daurian continental steppe; Priamurian transitive subcontinental-subpacific steppe forest and forest-steppe; pacific nemoral forest) is carried out.

The estimation of component structure of examined faunas is given, for what mathematical classification of butterfly on terms of activity its images is carried out. Seasonal dynamics of the specific faunistic elements (taiga, steppe and nemoral), not specific ones (species with diffusive hemiboreal optimum and polyzonal species) is considered. The character of seasonal heterogeneity of butterfly fauna in the southern of Far East and in Transbaikalia is analyzed.