



ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОХОТНИЧЬЕГО ХОЗЯЙСТВА
И ЗАПОВЕДНИКОВ ПРИ СОВЕТЕ МИНИСТРОВ
РСФСР

Т Р У Д Ы
ГОСУДАРСТВЕННОГО
ЗАПОВЕДНИКА
«С Т О Л Б Ы »

КРАСНОЯРСК. 1971

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОХОТНИЧЬЕГО ХОЗЯЙСТВА
И ЗАПОВЕДНИКОВ ПРИ СОВЕТЕ МИНИСТРОВ РСФСР

ТРУДЫ
ГОСУДАРСТВЕННОГО
ЗАПОВЕДНИКА
«СТОЛБЫ»

Выпуск VIII

Ю. П. Коршунов

**БУЛАВОУСЫЕ ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ (LEPIDOPTERA,
DIURNA) МАНСКОГО РАЙОНА
ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ». ЧАСТЬ II.**

В 1969 году в сборнике «Вопросы энтомологии» (Коршунов, 1969 г.) была опубликована первая часть моей работы по изучению булавоусых чешуекрылых Манского района. В основном, в ней приводился обширный список видов *Lepidoptera*, *Diurna*, найденных автором в районе (наблюдений). В предлагаемой статье разбираются некоторые общие вопросы: 1) дается экологическая характеристика фауны булавоусых чешуекрылых 2) положение этой фауны в Сибири, ее связи.

Большинство булавоусых чешуекрылых в районе реки Маны относится к хортофилам — потребителям травянистых растений. Связи с деревьями и кустарниками слабее: среди отмеченных нами видов количество дендрофилов и тамнофилов немногочисленно.

Применительно к чешуекрылым Западной Сибири автором выделены следующие экологические комплексы: 1) эврибионтный, 2) лесной, 3) лугово-степной и 4) тундрово-альпийский.

Дальнейшее изучение бабочек позволило сделать вывод, что эти подразделения характерны для всей Сибири. Свойственны они, за исключением тундрово-альпийского комплекса, и приенисейской части Восточного Саяна.

Эврибионты (обитатели всех или почти всех биотопов) в Манском районе представлены 16 видами.¹

¹ Здесь и далее звездочкой обозначены виды, имеющиеся в Приенисейской части Восточного Саяна, но не найденные в долине р. Маны.

<i>Papilio machaon</i> L.	<i>Nymphalis urticae</i> L.
<i>Pieris rapae</i> L.	<i>Araschnia levana</i> L.
<i>Pieris napi</i> L.	<i>Argynnis ino</i> Rott.
* <i>Pontia daplidice</i> L.	<i>Polyommatus argus</i> L.
<i>Leptidea sinapis</i> L.	<i>Polyommatus argyrognomon</i> Brgstr.
<i>Colias hyale</i> L.	<i>Polyommatus icarus</i> Rott
<i>Vanessa cardui</i> L.	<i>Polyommatus amandus</i> Schn.
<i>Nymphalis io</i> L.	<i>Polyommatus semiargus</i> Rott.

Как следует из приведенного ранее материала, популяции перечисленных видов различны по размеру. Самая многочисленная у *Polyommatus semiargus* Rott. Много и других голубянок, особенно *Polyommatus amandus* Schn. Их обилие обусловлено широким развитием кормовых бобовых растений в разных стадиях. Крестоцветные травы в долине Маны встречаются реже. Видимо, поэтому численность белянок здесь невелика. Из видов, трофически связанных с крапивой, доминировал *Araschnia levana* L. Заросли крапивы развиты, главным образом, в затененных узких долинах притоков Маны, в гумидных условиях под пологом леса. Такие микростанции очень характерны для *Araschnia levana* L. и менее для *Nymphalis io* L. и *N. urticae* L. — обитателей осветленных мест. Эти два вида встречались редко.

Приуроченность *Argynnis ino* Rott к широкому кругу розоцветных растений (кровохлебка, таволга и другие), растущих в самых различных условиях, позволяет ему главенствовать среди других эврибионтов.

Лесной комплекс — самый крупный в Сибири. В отличие от других, кроме хортофилов, он включает дендрофильные и тамнофильные формы чешуекрылых.

Представители этого комплекса преобладают и в Манском районе. К дендрофилам и тампофилам относится 15 видов:

<i>Aporia crataegi</i> L.	<i>Melitaea maturna</i> L.
<i>Gonepteryx rhamni</i> L.	<i>Thccla betulae</i> L.
<i>Limenitis populi</i> L.	<i>Ginsia frivaldzskyi</i> L.
<i>Neptis rivularis</i> Sc.	<i>Strymon pruni</i> L.
<i>Nymphalis xanthomelas</i> Esp.	<i>Strymon prunoides</i> Stgr
<i>Nymphalis antiopa</i> L.	<i>Calophrys rubi</i> L.
<i>Polygonia L-album</i> L.	<i>Celastrina argiolus</i> L.
<i>Polygonia c-album</i> L.	

Среди них выделяется *Aporia crataegi* L. — как массовый вид, развивающийся на черемухе. Довольно обычны *Neptis*

rivularis S. (на спирее) *Limenitis populi* L. (на осине) *Nymphalis xanthomelas* Esp. и *Polygonia c-album* (на ивах). Другие виды попадались реже, что отчасти связано с конкурентными отношениями, например, между *Satsuma frivaldskyi* Ld. и *Neptis rivularis* Sc. (на спирее). Особенностью группы является наличие в ней видов, для которых наряду с развитием на деревьях и кустарниках свойственно и развитие на травах.

Мы уже отмечали выводку *Nymphalis xanthomelas* Esp. на крапиве. Такие аномалии, в общем, исключение. Анцестральные формы чешуекрылых первоначально были связаны с деревьями. Травянистые растения в значительном количестве форм появились во второй половине третичного периода, тогда как отряд чешуекрылых ведет свое начало со второй половины мезозоя (Панфилов, 1967; Некрутенко, 1968). Как известно, ряд нимфалид (*Nymphalis*, *Polygonia*, *Araschnia*) в ларвальной фазе использует березу, осину, иву, крапиву и другие растения. У семейства крапивных (Urticaceae), содержащих до 45 родов и более 700 видов, основной ареал в тропиках, в умеренные зоны заходят только некоторые виды. Это семейство имеет общий корень с березовыми, связи его с ивовыми более дальние (Тахтаджян, 1966). Далекие предки указанных родов нимфалид также ведут начало из тропиков. Приспособившись к травянистым крапивным растениям, предковые формы нимфалид проникли вместе с ними далеко на север, а затем уже перешли к питанию на березовых и ивовых. Именно в этом смысле надо понимать высказанное в первой части работы утверждение, что старые трофические связи вида не потеряны и иногда может происходить возврат к прошлому.

Если крапивные представлены у нас только травами, то другие семейства, например, розоцветные и бобовые, имеют наряду с травянистыми кустарниковые и древесные формы. В таких случаях гусениц, питающихся на кустарниках, мы можем встретить и на травах и наоборот. Гусеницы *Callophrys rubi* L., кроме кустарников, могут жить на клевере, гусеницы *Boloria dia* L., *Argynnis ino* Rott., *A. paphia* L. помимо трав используют малину и т. д. В каждом отдельном случае приходится определять, что преобладает, и в соответствии с этим включать вид в ту или иную группу комплекса. Еще более своеобразна *Melitaea maturna* L., откладывающая яйца на веронику. Гусеницы ее живут на этом растении в паутином гнезде до конца лета, перезимовывают, а затем переходят в Сибири на осину, а в Европе, например, на ясень (Барсов, 1968).

Группа лесных хортофилов в приенисейской части Восточного Саяна насчитывает 63 вида.

Среди них имеется 8 толстоголовок:	
<i>Erynnis tages</i> L.	<i>Pamphilida palaemon</i> Pall.
<i>Carcharodus altheae</i> Hb.	<i>Pamphilida silvius</i> Knoch.
<i>Pyrgus malvae</i> L.	<i>Ochlodes sylvanus</i> Esp.
<i>Pyrgus alveus</i> Hb.	<i>Heteropterus morpheus</i> Pall.
4 белянки:	
<i>Anthocharis cardamines</i> L..	<i>Leptidea amurensis</i> Men.
<i>Leptidea morsei</i> Fenton.	<i>Colias palaeno</i> L.
18 шашечниц и перламутровок:	
<i>Melitaea intermedia</i> Men.	* <i>Boloria aphirape</i> Hb.
<i>Melitaea cinxia</i> L.	<i>Boloria angarensis</i> Ersch.
<i>Melitaea phoebe</i> Den. et Schif.	<i>Boloria thore</i> Hb.
<i>Melitaea diamina</i> Lang.	<i>Boloria titania</i> Esp.
<i>Melitaea athalia</i> Rott.	<i>Boloria dia</i> L.
<i>Melitaea britomartis</i> Assm.	<i>Argynnis aglaja</i> L.
<i>Boloria euphrosyne</i> L.	<i>Argynnis niobe</i> L.
<i>Boloria selenia</i> Den. et Schiff.	<i>Argynnis adippe</i> L.
<i>Boloria oscarus</i> Ev.	<i>Argynnis paphia</i> L.
16 сатирид:	
* <i>Erebia ligea</i> L.	<i>Pararge hiera</i> F.
<i>Erebia aethiops</i> Esp.	<i>Pararge deidamia</i> Ev.
<i>Erebia cyclopius</i> Ev.	<i>Pararge achine</i> Sc.
* <i>Erebia jenseiensis</i> Trybom.	<i>Pararge maera</i> L.
<i>Oeneis jutta</i> Hb.	<i>Satyrus dryas</i> Sc.
<i>Aphantopus hyperantus</i> L.	<i>Coenonympha oedipus</i> F.
<i>Epinephele lycaon</i> Rott.	<i>Coenonympha hero</i> L.
<i>Coenonympha iphis</i> Den. et Sch.	<i>Coenonympha tiphon</i> Rott.
14 голубянок:	
* <i>Heodes hippothoe</i> L.	* <i>Maculinea arion</i> L.
<i>Heodes virgaureae</i> L.	<i>Polyommatus optilete</i> Kn.
<i>Heodes amphidamas</i> Esp.	<i>Polyommatus allous strandi</i> Obr.
<i>Cupido minimus</i> Fuessl.	* <i>Polyommatus donzelli</i> Bsd.
<i>Glaucopsyche lycormas</i> Butl.	<i>Polyommatus eumedon</i> Esp.
<i>Maculinea arcas</i> Rott.	<i>Polyommatus eros</i> O.
<i>Maculinea euphemus</i> Hb.	* <i>Polyommatus thersites</i> Gerh.
И чернушка	
<i>Neptis sappho</i> Pall ¹	

¹ Привожу это правильное название вместо *Neptis hylas* L.. а также и вместо *Neptis aceris* Lep. в других моих работах, согласно новой сводке по Neptini (Eliot, 1969, An analysis of the eurasian and australian Neptini. Lep., Nymphalidae, Bull. Brit. Mus. Ent., Suppl. 15, London).

Толстоголовки (Hesperiidae) трофически связаны со злаковыми, розоцветными, бобовыми, истодовыми, губоцветными и подорожниковыми растениями. Наиболее обычны потребители злаков (вейника, пырея, овсяницы, мятлика) — *Pamphilida silvius* Knoch., *Ochlodes sylvanus* Esp., *Heteropterus morpheus* Pall. Виды, использующие другие растения, встречались сравнительно редко или совсем не попались нам, поскольку, как это будет показано ниже, их кормовые растения, особенно розоцветные и бобовые, используются и другими чешуекрылыми лесного комплекса, что обуславливает конкурентные отношения.

Желтушка *Colias palaeno* L. в долине р. Маны так же редка, как и ее кормовые растения — Ericaceae. Белянки *Pieris rapae* L. и *Anthocharis cardamines* L. обычны, они живут на крестоцветных, которые не используются иными гусеницами булавоусых.

Шашечницы и перламутровки предпочитают фиалковые, гречишные, розоцветные, норичниковые, сложноцветные и некоторые другие растения. Довольно многочисленными в районе Маны были *Melitaea diamina* Lang., *M. didyma* Esp., *M. britomartis* Assin., *Boloria thore* Hb., *B. oscarus* Ev., *B. titania* Esp., *Argynnis aglaja* L., *B. euphrosync* L., *B. selene* D. et Sch., *A. adippe* L., *A. paphia* L., гусеницы которых использовали в пищу (первые семь видов) листья гречишных, в основном *Polygonum bistorta*, или (остальные четыре и *Argynnis aglaja* L.) фиалковых растений. Чешуекрылые *Melitaea sinxia* L. и *M. phoebe* D. et Sch. — потребители сложноцветных растений — были одинаково редкими.

Все сатириды (Satyridae), распространенные по Сибири, хорошо приспособлены к питанию злаковыми растениями, обычными в лесной зоне. Только немногие виды обнаруживают связи и с осоками, например, *Pararge achine* Sc., *Coenonympha tiphon* Rott. В районе р. Маны в этом отношении не было исключений. Заметно доминировали над остальными *Erebia aethiops* Esp., *E. cyclopius* Ev., *Satyrus dryas* Sc., *Pararge achine* Sc., *Aphantopus hyperantus* L., *Coenonympha hero* L., *C. iphis* Den. et Schiff.

Голубянки (Lycaenidae), собранные нами, не представляли редкости, что обусловлено широким развитием бобовых и розоцветных — их кормовых растений. Обычен был и *Heodes amphidamas* Esp., гусеницы которого живут на *Polygonum bistorta*.

В целом перечисленные виды лесного комплекса характерны как для горных, так и для равнинных биотопов. Но есть виды, которые теснее связаны именно с горами. В Манском низкогорном районе из таких видов обитают только

Parnassius stubendorfii Men. и *Polyommatus cleobis* Brem. Они достаточно хорошо показаны в первой части работы.

Лугово-степной экологический комплекс булавоусых чешуекрылых в Сибири по количеству видов находится на втором месте. В долине Маны луговые и степные участки (по склонам) по сравнению с лесными занимают небольшую площадь, поэтому и количество чешуекрылых лугово-степного комплекса невелико — обнаружено 14 видов:

<i>Thymelicus lineola</i> O.	<i>Parnassius delius</i> Esp.
<i>Muschampia tessellum</i> Hb.	<i>Colias aurora</i> Esp.
<i>Parnassius nomion</i> Hb.	<i>Colias chrysotheme</i> Esp.
<i>Oeneis urda</i> Ev.	<i>Everes fischeri</i> Ev.
<i>Melitaea didyma</i> Esp.	<i>Aganisthos orion</i> Pali
<i>Everes argiades</i> Pall.	<i>Polyommatus cyane</i> Ev.
<i>Everes coretas</i> O.	<i>Polyommatus damon</i> Den. et Sch.

Их кормовые растения — злаки (для *lineola* и *urda*), губоцветные (для *tessellum* и *didyma*), толстянковые (для *nomion* и *orion*), маковые (для *delius*), бобовые (для голубянок). Наиболее массовым видом из чешуекрылых этого комплекса оказался *Parnassius nomion* Hb., на втором месте стоит *Aganisthos orion* Pall., т. е. булавоусые, имеющие общие кормовые растения, причем эти растения никакие иные гусеницы не использовали. У остальных видов меньший размер популяций, несколько выделялись только *Parnassius delius* Esp и *Polyommatus damon* Den. et Schiff., но эти виды также вне конкуренции по кормовым растениям: в Манском районе на хохлатках и эспарцете гусеницы других булавоусых чешуекрылых не живут.

Выше мы перечислили точно установленные виды лугово-степного комплекса в Манской долине. В целом в приенисейской части Восточного Саяна их больше. Сюда относятся еще девять чешуекрылых, выявленных в окрестностях Красноярска и предполагаемых там по аналогии с прилежащими районами:

<i>Pyrgus serratulae</i> Rbr.	<i>Satyrus autonoe</i> Esp.
<i>Hesperia comma</i> L.	<i>Coenonympha amaryllis</i> L.
<i>Parnassius apollo</i> L.	<i>Cupido sebrus</i> Bsd.
<i>Melanargia suwarovius</i> Hbst.	<i>Polyommatus damone</i> Ev.
<i>Oeneis tarpeia</i> Pall.	

Весь лугово-степной комплекс в Сибири, как и лесной, подразделен нами на равнинно-горную и горную группы. К истинно горным лугово-степным хртофилам в обследованной части Восточного Саяна принадлежат 5 видов: **Par-**

nassius nomion Hb., *P. delius* Esp., *Colias aurora* Esp., *Oeneis urda* Ev., *Polyommatus damone* Ev.

Общее представление о составе экологических комплексов дает табл. 1 для всех 117 видов.

Таблица 1.

Состав экологических комплексов Diurna (по количеству видов)

Названия семейств	Эврибионтный	Лесной			Лугово-степной	
	Хоргофилы	Равнинно-горные	Горные	Завнинно-горные	Горные	
		Дендрофилы и тамнофилы	Хоргофилы	Хоргофилы	Хоргофилы	Хоргофилы
Hesperiidae			8		4	
Papilionidae	1			1	1	2
Pieridae	5	2	4		1	1
Satyridae			16		4	1
Nymphalidae	5	7	19		1	
Lycaenidae	5	6	14	1	7	1
Итого:	16	15	61	2	18	

Соотношения между комплексами по количеству особей представлены в табл. 2.

Таблица 2

Относительная численность особей в экологических комплексах

Названия семейств	Эврибионтный	Лесной	Лугово-степной
Hesperiidae		95	28
Papilionidae	4	99	537
Pieridae	66	137	15
Satyridae		741	5
Nymphalidae	213	802	30
Lycaenidae	420	559	155
Итого:	703	2433	770

Она составлена на основании собранных нами материалов в долине р. Маны. По каждому семейству приведено количество пойманных особей.

Таким образом, как по числу видов, так и по количеству особей заметно выделяется лесной комплекс, что вполне согласуется с широким развитием лесных формаций в районе р. Маны.

Рассматривая комплексы, мы постоянно говорили о трофических связях гусениц как об основе для всяких экологических выводов. Наряду с этим немалое значение в жизни чешуекрылых имеет дополнительное питание взрослых насекомых. Без этого практически невозможно воспроизводительных поколений. В первой части работы мы уделили достаточно внимания кормовым растениям имаго для каждого вида, указывая эти растения конкретно. Ясно, что наиболее полные сведения получены для видов с крупными популяциями. Представляется интересным, насколько позволяют эти данные, сравнить трофическую привязанность гусениц и имаго. В табл. 3 указано количество видов чешуекрылых — потребителей различных растений Манского района. Четко прослеживается наиболее тесная связь бабочек и гусениц с розоцветными, бобовыми, губоцветными, а затем с гречишными и сложноцветными растениями. Оказывается, что бабочки явно предпочитают цветы тех растений, где кормятся гусеницы, хотя могут использовать растения и других семейств. Это положение достаточно весомо, если учесть, что под наблюдением у нас было почти 4000 экземпляров бабочек. Но окончательные выводы требуют многих новых фактов. По крайней мере, небрежные или кратковременные сборы и наблюдения дают в этом отношении очень мало. Нельзя, поймав бабочку на каком-то цветке, считать это растение кормовым для гусениц и наоборот.

Отлов чешуекрылых и наблюдения за ними производились ежедневно. В результате установлено, что наибольшее количество видов в фазе имаго пришлось на две первых декады июля. Мы уже отмечали, что даже для *Aporia crataegi* L. июль был главным месяцем, когда происходило интенсивное спаривание и откладка яиц. Подобным образом вели себя и другие виды, что, в общем, обусловлено сезонным развитием природы в долине р. Маны (Крутовская, Буторина, 1958). Сроки «полного лета» для заповедника «Столбы» — с 26/VI (8/VII) по 14/VIII, что вполне подтверждается и на примере булавоусых бабочек (табл. 4).

Таковы основные моменты экологической характеристики фауны — крайнего форпоста ангарских видов в Восточном Саяне.

Ранее было указано, что фауна приенисейской части Восточного Саяна включает 117 видов. Это указание имеет реальную основу, что подтверждается небольшими новыми сборами. В 1969 г., 13/VII, С. Ф. Петровым на Столбинском на-

Трофические связи гусениц и бабочек с растениями в долине Маны

Семейства растений	Количество видов		Hesperiidae		Papilionidae		Pieridae		Satyridae		Nymphalidae		Lycaenidae	
	larva	imago	larva	imago	larva	imago	larva	imago	larva	imago	larva	imago	larva	imago
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		
Ranunculaceae						1			1			3		
Papaveraceae			2											
Urticaceae									5					
Betulaceae									1		1			
Caryophyllaceae		1				1								
Polygonaceae		1				1			6	7	3	6		
Prumbaginaceae				1				1						
Violaceae									8					
Brassicaceae				1	4	3								
Salicaceae									5					
Ericaceae					1						3			
Primulaceae				1										
Rosaceae	3	2		1	1	2		1	5	3	5	2		
Crassulaceae			2	1							1	1		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Saxifragaceae									1			
Fabaceae	1	1			6	5		5	1	1	16	16
Geraniaceae		1				2				2	2	
Polygalaceae	1											
Apiaceae			1	1				4		2		
Rhamnaceae					1						2	
Rubiaceae												1
Valerianaceae				2					1			
Dipsacaceae				1		1			1	2		
Boraginaceae										1		1
Scrophalariaceae		1							4	4		1
Plantaginaceae	1								4			
Lamiaceae	2	3		1		3			1	3	1	1
Campanulaceae										2		
Asteraceae				1		2		6	5	10		2
Liliaceae				1		1				1		
Iridaceae						1						
Orchidaceae										1		
Cyperaceae								2				
Poaceae	6							21				

Сезонная динамика булавоусых бабочек в долине р. Маны

Месяцы	Декады	Количество видов в каждый день декады									
Июнь	II (11-20)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15
	III (21-30)	24	25	25	32	35	35	40	44	44	49
Июль	I (1-10)	49	50	51	53	58	59	61	59	61	62
	II (11-20)	62	59	60	58	57	54	55	55	51	52
	III (21-31)	53	48	47	47	47	45	43	40	41	38
Август	I (1-9)	36	37	37	36	34	32	31	29	19	—

горье были обнаружены: *Pieris napi* L. (2 смц.), *Erebia ligea* L. (2 смк., 4 смц.), *Coenonympha oedippus* F. (2 смц.), *Neptis rivularis* Sc. (1 смц.), *Argynnis ino* Rott. (1 смц.), а С. И. Бобровой 30/VI и 5/VII в долине р. Маны у железной дороги Абакан-Тайшет — *Pamphilida silvius* Кnoch. (1 смц.), *Pieris napi* L. (1 смц.), *Anthocharis cardamines* L. (1 смц.), *Leptidea morsei* Fenton (1 смк., 1 смц.), *Erebia ligea* L. (1 смц.), *O. jenseiensis* Trybom. (1 смц.), *Pararge maera* L. (1 смц.), *Neptis rivularis* Sc. (1 смц.), *Argynnis ino* Roti. (1 смк., 2 смц.), *A. paphia* L. (1 смц.), *Heodes amphidamas* Esp. (1 смк.). Среди перечисленных *Erebia ligea* L. и *E. jenseiensis* Trybom. — как раз те виды, наличие которых мы предполагали и ранее. Нет сомнения, что и другие виды будут здесь найдены.

Восточный Саян — один из миграционных путей ангарских видов на запад. Его отроги за Красноярском через хребет Арга соединяются со Средним Приобьем, через Сслгонский и Батеневский кряжи — с Кузнецким нагорьем, а в северной части — с Енисейским кряжем.

Указав в первой части работы в качестве одной из зоогеографических групп транспалеарктов, мы не остановились специально на элементах, их составляющих. А сделать это необходимо, так как только тогда будет ясна роль ангарского центра для фауны в долине р. Маны и станет понятной положение ее в Сибири и связи с западными районами.

Транспалеаркты широко распространены в Евразии и занимают по преимуществу лесные районы. Начало их истории,

становление тесным образом связаны с тем временем, когда в умеренных широтах происходила замена полтавской флоры тургайкой и анцестральные формы чешуекрылых с востока смогли проникнуть на запад, вытесняя абorigineнов к югу, в район современного Средиземноморья. Труднее был для западных форм путь на восток, поскольку они должны были приспособляться к более неблагоприятным условиям, чем у себя на родине.

Возникновение новых, современных видов (происходило параллельно с дифференциацией растительности под влиянием похолодания. Большинство из них в северной части Евразии имело тургайских (точнее, ангарских) предков. Ледниковый период внес определенные коррективы в распределение чешуекрылых. В результате оледенения была уничтожена флора и фауна на большей части Европы, часть видов чешуекрылых переместилась в горы южной Европы, на Урал и за Урал, где в этот период, особенно в Восточной Сибири, были условия для сохранения фауны чешуекрылых. По окончании похолодания в Европу вновь устремились виды с востока и постепенно сформировалось то положение, которое мы теперь изучаем и наблюдаем. Все это в целом и обусловило большой процент ангарских элементов среди транспалеарктов.

Транспалеарктов в Манском районе обнаружено 64. И из них только *Thymelicus lineola* O., *Ochlodes sylvanus* Esp., *Pieris rapae* L., *P. napi* L., *Anthocharis cardamines* L., *Colias hyale* L., *Gonepteryx rhamni* L., *Strymon pruni* L., *Polyommatus argus* L., *P. icarus* Rott., *Vanessa cardui* L., *Melitaea didyma* Esp., *Argynnis niobe* L., *Pararge maera* L. — европейско-среднеземноморские элементы, другие (49 видов) относятся к ангарцам.

Количественные соотношения между европейско-средиземноморскими, ангарскими и аридными¹ элементами (табл. 5) показывают, насколько характерен именно ангарский элемент для района наших наблюдений.

В таблицу включены 96 видов, по которым имеются точные цифровые данные.

Несколько слов о другом 21 виде из 117. Они распределяются следующим образом: европейско-средиземноморские — *Erynnis tages* L., *Pyrgus serratulae* Rbr., *Pontia daplidice* L., *Glaucopsyche arion* L., *Polyommatus thersites* Gerh., ангарские — *Pyrgus alveus* Hb., *Parnassius apollo* L., *Melitaea intermedia* Men., *Boloria apherape* Hb., *Erebia ligea* L., *E. jeniensis* Trybom., *Coenonympha tiphon* Rott., *Thecla betulae* L., *Heodes hippothoe* L., *Polyommatus donzelli* Bsd., аридные —

¹ Аридный элемент составляют виды степной и пустынной зон Евразии. Это, главным образом, выходцы из Казахстана и Средней Азии.

Количественные соотношения зоогеографических элементов в фауне Манского района

Зоогеографические элементы	Количество видов	Количество особей	Относительная численность
Европейско-средиземноморский	19	373	9,56%
Ангарский	72	3487	89,27%
Аридный	5	46	1,17%
Итого	96	3906	100%

Melanargia suwarovius Hbst., *Oeneis tarpeia* Pall., *Coenonympha amaryllis* Gr., *Cupido sebrus* B., *Polyommatus damone* Ev., *Hesperia comma* L.

Таким образом, в целом фауна приенисейской части Восточного Саяна содержит 83 ангарских элемента.

Продвигаясь на запад, мы встречаем виды ангарского происхождения на Кузнецком нагорье, в Верхнем и Среднем Приобье.

Западная Сибирь имела своеобразную историю. До олигоцена равнину занимало море. В миоцене и плиоцене имелись большие озерные бассейны на юго-западе равнины, на месте современных бассейнов Иртыша и частично Оби, а в северной части равнины, в районе сибирских увалов, простиралась суша и как раз в этом месте прежде всего был открыт путь для ангарцев — видов Восточной Сибири. Большинство из них были тесно связаны с лесными формациями. Особенно это относится к предковым формам из родов *Cartocephalus*, *Heteropterus*, *Nymphalis*, *Melitaea*, *Boloria*, *Heodes*. Наиболее пластичные анцесторы указанных родов смогли приспособиться к новым, равнинным условиям существования, распространились из Западной Сибири в Европу и, как мы уже писали, образовали транспалеарктическую группу видов. У менее пластичных форм из нагорных видов процесс приспособления к равнинным условиям протекал, по-видимому, более длительное время. Вполне вероятно, что их миграция в Западную Сибирь началась, в основном, по окончании эпохи похолодания и происходит сейчас. Об этом косвенно свидетельствует ряд фактов.

Во-первых, небольшой размер популяций на равнине Западной Сибири. Например, *Erebia Cyclopius* Ev., многочисленный в Манском районе и на Кузнецком нагорье, реже встречается в окрестностях Октябрьского, на сибирских увалах и совсем редок в Томской области, куда он проник скорее все го южным путем через хребет Арга.

Во-вторых, район проникновения. Одни виды, как *Pararge deidamia* Ev., *Boloria angarensis* Ersch., достигли Урала, другие как *Parnassius stubbendorfi* Men., *Glaucopsyche lycornis* Butl., дошли до Оби.

Наличие на равнине Западной Сибири указанных видов, а также *Leptidea morsei* Fenton., *L. amurensis* Men., *Boloria oscarus* Ev., *B. aphirape* Hb., *Erebia theano* Taus. и прочих показывает преемственную связь между фаунами приенисейской части Восточного Саяна, Кузнецкого нагорья и Западно-Сибирской равнины. Фауна Восточного Саяна у Енисея и, в частности, в долине р. Маны оказывается резерватом ангарских видов для Западной Сибири. Причем не только для равнинной части, но и для Алтая.

Исследования в долине р. Маны, в степях Хакасии, на протяжении Абаканского хребта показали, что именно из этой части мигрировали многие восточные виды на Алтай. В предгорьях Алтая и на Мане нами обнаружены *Parnassius nomion* Hb., *Boloria oscarus* Ev., *Erebia cyclopius* Ev., *E. neriene* Bober, и другие восточные формы с популяциями, превосходящими алтайские. Для примера нами сделаны выборки для нескольких наиболее типичных ангарских форм за несколько лет на Алтае и в предгорьях (Кузнецкое нагорье). Отлов производился в сходных условиях, в горных лесах на одинаковых высотах (500-1000 м над ур. моря) — табл. 6. Высокая численность ангарских видов, как видно из первой части работы и приведенных выше таблиц, характерна и для Манского района.

Нельзя не обратить внимания и на то обстоятельство, что на Алтае, как и на Западно-Сибирской равнине, нет эндемиков. Указанные ранее А. Е. Штанделсм (1957) *Erebia kindermanni* Stgr., *E. kefersteinii* Ev., *Oeneis tunga* Stgr. и другие имеют более широкий ареал. Второй из этих видов мы обнаружили в долине р. Тузухсу на Кузнецком нагорье, оба первых вида выловлены С. И. Бобровой вдоль дороги Абакан — Тайшет, имеются они и восточнее. Сходная картина и с другими видами. Иными словами, в настоящее время чисто алтайского эндемизма на уровне видов мы не наблюдаем, за исключением *Glaucopsyche argali* Elw. Но и с этой голубянойкой далеко не все ясно, так как нет достоверных данных об ее отсутствии в Западном и Восточном Саянах.

Фауна булавоусых чешуекрылых Алтая оказывается аллохтонной, сложенной из ангарских, казахских и других элементов. Собственный центр развития фауны на Алтае не сложился. Горное оледенение в прошлом было здесь более значительным, чем восточнее, что обуславливало вымирание анцесторов. А если некоторые из них и выжили, то темп их развития, видимо, не отличался от общего для гор южной

Таблица 6

**Количество отловленных бабочек типичных ангарских видов
(Алтай и Кузнецкое нагорье)**

Названия видов	Алтай (1962-1967 гг.)	Кузнецкое нагорье (1968-1969 гг.)
<i>Boloria oscarus</i> Ev.	9	66
<i>Erebia theano</i> Tausch.	35	248
<i>Erebia cyclopius</i> Ev.	3	125
<i>Erebia neriene</i> Bober.	32	389

Сибири. В период похолодания Шапшальский хребет был одним из главных центров оледенения, т. е. между Алтаем и Саянами имелась значительная преграда. Кузнецкое нагорье было занято льдами в небольшой степени (Кашменская и др., 1969), и на нем сохранялись условия для выживания животных и растений. Благоприятные условия были свойственны и району Красноярска (тут и там сохранилась липа и другие растения). По мере потепления расширялись миграции видов, и на Алтай через Восточный Саян и Кузнецкое нагорье проникали ангарские формы чешуекрылых. И в настоящее время основной южной трассой взаимосвязи служит Абаканский хребет.

Таким образом, фауна приенисейской части Восточного Саяна имеет тесные связи с Западной Сибирью как в равнинной, так и в горной части.

ЛИТЕРАТУРА

Барсов В. А. К фауне дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) окрестностей Днепропетровска. Сб.: «Вопросы степного лесоведения». Тр. комплексн. эксп. Днепропетров. ун-та, вып. I, 1968.

Кашменская О. В., Казакевич Ю. П., Шварева З. Н. Кузнецкое нагорье. В кн.: «Алтае-Саянская горная область». М., «Наука», 1969.

Коршунов Ю. П. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Манского района заповедника «Столбы». Сб.: «Вопросы энтомологии». Тр. гос. заповед. «Столбы», вып. VII. Красноярск, 1969.

Крутовская Е. А. и Т. Н. Буторина. Сезонное развитие природы горной тайги. Тр. гос. заповед. «Столбы», вып. II. Красноярск, 1958.

Некрутенко Ю. П. Филогения и географическое распространение рода Gonerpteryx (Lepidoptera, Pieridae). Киев, «Наукова думка», 1968.

Панфилов Д. В. О роли насекомых в древних и современных континентальных биоценозах. Зоологич. журнал, т. 46, вып. 5. 1967.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.-Л., «Наука», 1966.

Штандель А. Е. Дневные бабочки (Lepidoptera, Rhopalocera) Алтая. «Энтомолог. обзор», 36, I, 1957.