

Пространственно-временная организация населения булавоусых чешуекрылых предгорно-низкогорной части Северо-Восточного Алтая

П. Ю. МАЛКОВ

*Горно-Алтайский государственный университет
659700 Горно-Алтайск, ул. Ленкина, 1*

АННОТАЦИЯ

На основании учетов дневных бабочек, проведенных с 16.05 по 31.08.1998 г. в предгорно-низкогорных ландшафтах Северо-Восточного Алтая, выявлены внутрисезонные аспекты их населения, его пространственно-временная структура и структурообразующие факторы среды. С помощью линейной качественной аппроксимации оценены сила и общность связи и неоднородности населения и среды.

Пространственная неоднородность населения булавоусых чешуекрылых сравнительно хорошо изучена в Юго-Восточном и в меньшей степени в Северном и Центральном Алтае [1, 2]. По Северо-Восточному Алтаю в литературе имеются сведения, касающиеся фауны дневных бабочек, а также данные по численности некоторых видов в прителецкой части провинции [3, 4]. Специальных исследований по изучению сезонной динамики населения дневных бабочек на Алтае не проводилось. В предлагаемой работе рассмотрены основные направления изменений облика населения булавоусых чешуекрылых во времени и пространстве и оценена сила связи неоднородности сообществ с факторами среды.

Республики Алтай). В каждом из основных ландшафтных урочищ за двухнедельный срок с учетом проходили около 5 км. Бабочек подсчитывали на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах, с последующим пересчетом на площадь по средней дальности обнаружения [5, 6]. Всего за лето в 18 местообитаниях пройдено свыше 550 км, при этом отмечено 90 видов дневных бабочек. Математическая обработка данных выполнена с использованием программного обеспечения банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Автор искренне признателен В. В. Дубатову за проверку правильности определения сборов, Л. В. Писаревской, М. А. Грабовскому за помощь в обработке материалов и Ю. С. Равкину за участие в интерпретации результатов анализа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Учеты дневных бабочек проводились с 15 мая по 31 августа 1998 г. в предгорной части провинции в окрестностях сел Нижняя Ненинка и Сайдып Солтонского района Алтайского края и в низкогорной – близ сел Кебезень, Верх-Бийск и Суучаак (Турочакский район

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ НАСЕЛЕНИЯ

Выявление сезонных аспектов населения дневных бабочек на основе показателей обилия сопряжено с рядом трудностей, так как общие изменения состава населения постепенны, но в то

же время продолжительность массового вылета некоторых видов не превышает нескольких дней. Поэтому для поиска границ сезонных аспектов населения использована программа классификации упорядоченных объектов [7]. Объектами классификации являлись двухнедельные варианты населения булавоусых. Сходные расчеты ранее проводились только по населению птиц [8–10]. Суть использованного алгоритма сводится к поиску заданного числа и места прохождения наиболее значимых границ в упорядоченном ряду данных. Границы проводятся в месте наибольших отличий в матрице коэффициентов сходства. При этом граница проводится там только в том случае, если произошедшие изменения не случайны, т. е. отмеченные отличия сохраняются в последующих вариантах сообществ. В качестве меры сходства использован коэффициент Жаккара для количественных признаков в процентах [11]. Проведенная классификация позволила установить границы каждого из трех сезонных аспектов.

Двухнедельная повторность учетов не всегда была достаточной, так как за этот срок в населении дневных бабочек случались значительные изменения. Поэтому учеты, проводившиеся в пограничные отрезки двухнедельного периода, иногда относились к разным аспектам. Эдификатором летнего аспекта на обследованной территории следует считать *Aporia crataegi*, так как начало аспекта совпадает с вылетом этого вида, а конец – с завершением массового лёта. Часть вариантов второй недели июня отнесены при усреднениях к летнему аспекту потому, что в ряде местообитаний *Aporia crataegi* в это время уже встречалась в значительном количестве.

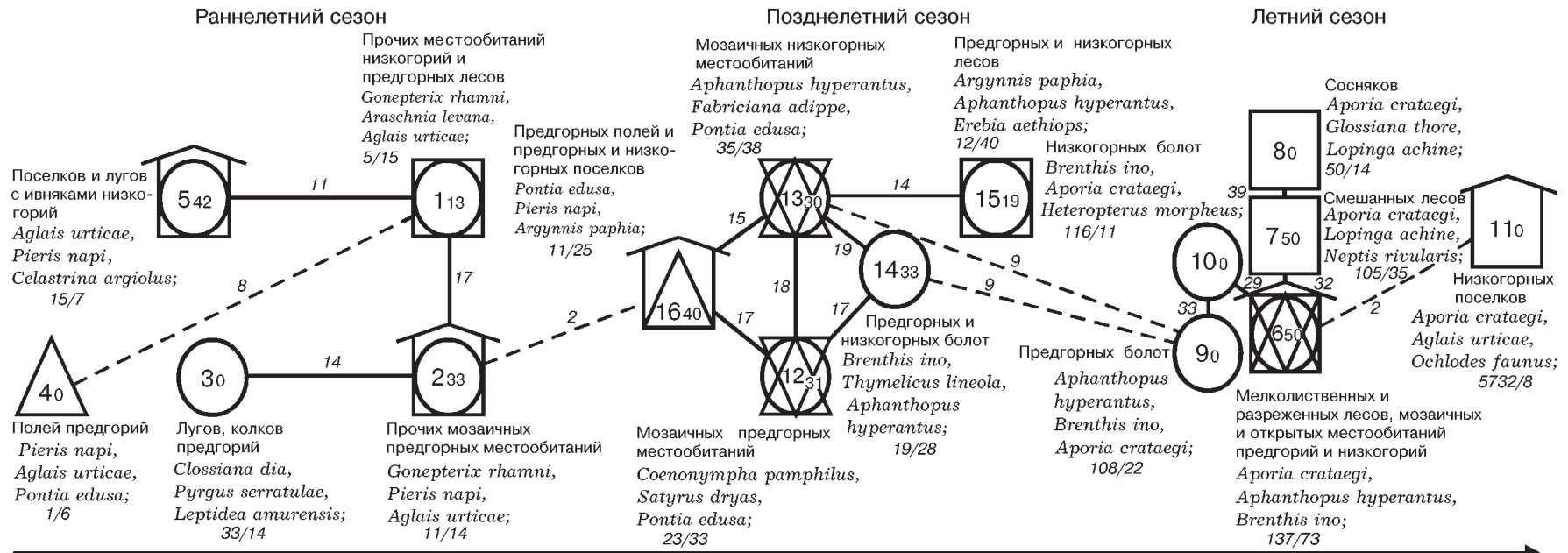
Для первого, раннелетнего, аспекта (вторая половина мая – первая половина июня) наиболее характерны виды, зимующие в стадии имаго (представители трибы Nymphalini и *Gonapteryx rhamni*), а также первая генерация видов, летающих в двух поколениях (роды *Leptidea*, *Pieris*, кроме *P. rapae*, отмеченной только в конце лета; а также *Araschnia levana*, *Clossiana dia* и др.). Всего на обследованной территории в это время отмечено 25 видов дневных бабочек, что составляет 28 % от известного видового состава. Усредненная по всем местообитани-

ям суммарная плотность составляет 9 особей/га.

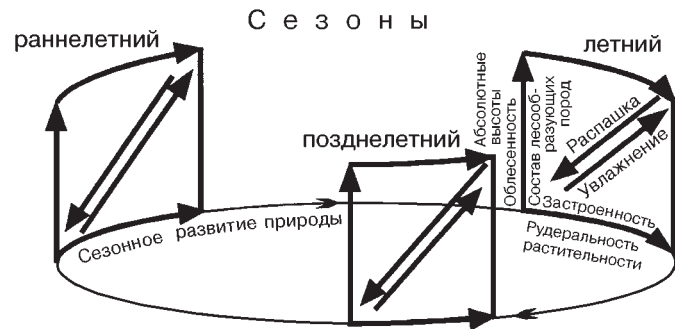
Второй – летний – аспект занимает период со второй половины июня до первой половины июля. Он характеризуется значительным увеличением средней плотности населения (437 особей/га) в первую очередь за счет вылета многочисленной *Aporia crataegi* (392 особей/га). В среднем по всей исследованной территории обычны *Brenthis ino*, *Aphantopus hyperantus*, *Neptis rivularis*, *Lopinga achine*. Видовой состав представлен 79 видами булавоусых (88 % от общего списка).

Третий, позднелетний, аспект (вторая половина июля–август) беднее видами (56 видов; 62 % от известного состава). Усредненное суммарное обилие – 18 особей/га. Преобладают *Pontia edusa*, *Argynnis paphia*, *Brenthis ino*, *Aphantopus hyperantus* и *Thymelicus lineola*. Видовой состав булавоусых в этот период имеет много общего с таковым в раннелетний сезон за счет видов, дающих два поколения в год, однако их численность в это время, как правило, невысока. Так, у *Pieris napi* в конце лета обилие почти в 2 раза меньше, чем в начале. По мнению В. В. Дубатолова (личное сообщение), достаточно большие отличия в численности первой и второй генераций этого вида могут быть связаны с переходом части куколок из летней эстивации в зимнюю диапаузу.

Таким образом, на всей обследованной территории в населении булавоусых чешуекрылых четко прослеживается сезонная аспективность. При этом динамика населения имеет пикообразный характер, т. е. увеличение плотности и видового богатства идет от начала лета к середине, с последующим спадом к концу летнего периода. Кроме того, вполне вероятно, что вылет широко распространенных видов на всей исследованной территории наступает почти одновременно. В качестве косвенного доказательства можно привести следующие данные: первая встреча *Aporia crataegi* отмечена 5 июня в предгорных мелколиственных лесах, обилие этого вида составляло 9 особей/га. Через день в низкогорных сосняках *Aporia crataegi* насчитывалось 7 особей/га, еще через день в тех же сосняках ее плотность составляла уже 32 особи/га.



Фенологические отличия



ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ

Под пространственно-типологической структурой животного населения понимается общий характер его территориальных изменений, выявленный по морфологическому сходству сообществ, независимо от их сопряженности на местности [12]. Методы анализа неоднократно описаны в литературе [12–14]. Для выявления структуры населения булавоусых чешуекрылых применена программа факторной классификации. В качестве меры сходства использован тот же коэффициент, что и при выявлении [15]. Перед расчетом исходные двухнедельные данные усреднены по сезонным аспектам.

В результате классификации выделено 17 классов населения. В один из них вошли все варианты летнего населения за исключением обитателей низкогорных поселков и предгорных болот. Значительное сходство сообществ в этот период связано с высокой и относительно равномерной численностью *Aporia crataegi*. Этот крупный класс разбит на подклассы. Необходимо отметить, что в связи с некоторым дефектом небольшой части данных, связанных с неоптимальными температурами воздуха во время учета, объединялись явно чуждые варианты населения. Такие объединения трудно объяснить, и в соответствии со сформированной концепцией эти варианты на основании физиономической близости местообитаний включены в хорошо интерпретируемые группы. Затем по пересчитанной матрице межклассовых связей методом корреляционных плеяд [15] построен граф пространственно-временной структуры сообществ булавоусых чешуекрылых обследованной территории. Судя по классификации, основные изменения облика населения дневных бабочек связаны с сезонным развитием природы. В связи с этим на графе четко прослеживаются сгущения, совпадающие с сезонными аспектами населения (см. рисунок).

Первое из них, при пороге значимости 10 единиц (процентов) сходства, состоит из 5 классов, образованных вариантами населения раннелетнего сезона. Неоднородность сообществ в этот период в значительной мере определяется влиянием различий в теплообеспеченности из-за перепада абсолютных высот (вертикальный ряд графа). Кроме того, в связи

с экранизирующим влиянием крон и, как следствие, с недостатком освещенности население предгорных лесов нормальной полноты объединяется с сообществами низкогорных ландшафтов (класс 1). В целом этот класс характеризуется низкой плотностью населения (5 особей/га). Сообщества предгорных ландшафтов, кроме лесных, делятся на три класса. Класс 2 представлен сообществами болот и долинных лугов, где отмечено наибольшее обилие широко распространенных *Gonepteryx rhamni* и *Pieris napi*. В лугах, чередующихся с колками, формируются наиболее благоприятные условия, видовое богатство и плотность населения здесь максимальны (класс 3). В полях зерновые еще не взошли, и здесь встречаются лишь транзитно летящие бабочки (класс 4). В низкогорье за счет высокой численности видов, связанных с рудеральной растительностью (*Aglais urticae*, *Pieris napi*), выделяется население поселков и пойменных ивняков, чередующихся с лугами (класс 5).

Таким образом, для раннелетнего сезона в пространственно-типологической структуре населения дневных бабочек основной тренд связан с абсолютными высотами местности. При этом с увеличением высот суммарная плотность населения уменьшается. Отклонения от основного тренда определяются влиянием облесенности, наличием рудеральной растительности, мозаичностью местообитаний и особенно распашкой.

В середине лета население булавоусых чешуекрылых группируется в 6 классов. Для выявления трендов, из-за высокого сходства населения в этот период, выбран более высокий порог значимости (26 единиц). На схеме, как и в раннелетний период, вертикальный ряд достаточно четко иллюстрирует изменения в населении дневных бабочек, связанные с абсолютными высотами местности. Внутри этого ряда отдельными классами выделяются сообщества хвойно-лиственных и светлохвойных лесов (классы 7 и 8), мелколиственных лесов, открытых и мозаичных предгорно-низкогорных местообитаний (класс 6), т. е. одновременно отличия сообществ совпадают с изменением состава лесобразующих пород. Причем по мере уменьшения доли хвойных увеличиваются видовое богатство и суммарное обилие дневных бабочек.

Варианты населения открытых и мозаичных местообитаний в этот период сходны с населением мелколиственных лесов и в отдельный класс не выделяются. Население болот за счет высокой численности мезогигрофильных видов (*Brenthis ino*, *Heteropterus morpheus*, *Aphantopus hyperantus*) также образует отдельные классы (9 и 10). Наиболее своеобразен по составу и плотности населения класс 11, включающий низкогорные поселки, что определяется крайне высокой численностью *Aporia crataegi* (5785 особей/га), куда ее привлекает открытость местообитания, а также наличие белковых и минеральных веществ в отходах жизнедеятельности скота.

Итак, в летний, как и в предыдущий, период основные направления изменений населения булавоусых чешуекрылых связаны с абсолютными высотами и застроенностью. Последний тренд проявляется только в низкогорье, что связано с миграциями *Aporia crataegi* из близлежащих лесов. Специфичным в этот период можно считать воздействие различий состава лесобразующих пород и переувлажнения. По сравнению с раннелетним периодом не прослеживается влияние рудеральной растительности.

В конце лета при пороге значимости 11 единиц сходства, варианты населения группируются в 5 классов. При этом на графе прослеживается традиционный тренд, связанный с абсолютными высотами местности. В мозаичных предгорных местообитаниях (класс 12) преобладают преимущественно луговые формы *Coenonympha pamphilus* и *Satyrus dryas*, в мозаичных низкогорных (класс 13) – широко распространенные *Aphantopus hyperantus* и *Fabriciana adippe*. Отклонение от основного тренда связано с переувлажнением, что проявляется в объединении сообществ предгорных и низкогорных болот (класс 14) за счет высокой численности *Brenthis ino* и *Thymelicus lineola*.

Доминирование на болотах этих двух видов, обычных во многих открытых местообитаниях с широким спектром увлажнения, с растительностью от ксерофитной до гигрофитной, может быть связано со значительным уменьшением здесь конкуренции с другими видами, так как только небольшое число видов дневных чешуекрылых может обитать в условиях избыточного увлажнения.

Кроме того, от населения основного ряда отличаются сообщества лесов нормальной полноты (класс 15). Эдификаторами их сходства в этот период являются *Argynnis paphia*, *Aphantopus hyperantus* и *Erebia aethiops*. Население антропогенных ландшафтов за счет высокой численности белянок – *Pontia edusa*, *Pieris napi* – также образует отдельный класс (16).

Таким образом, пространственная неоднородность населения дневных бабочек и в этот период, как и в предыдущие, определяется влиянием абсолютных высот местности, переувлажнением, облесенностью и застроенностью, слабее проявляется влияние распашки, рудеральной растительности и мозаичности.

В целом, неоднородность населения дневных бабочек предгорий и низкогорий Северо-Восточного Алтая на протяжении всех сезонов совпадает с достаточно ограниченным числом градиентов среды, из них наиболее стабильно проявляется воздействие теплообеспеченности, связанной с абсолютными высотами местности и высотной поясностью, и, в меньшей степени, облесенности. Отклонения от основного тренда, как правило, связаны с влиянием переувлажнения, застройки и распашки. Кроме того, следует отметить, что изменения населения по сезонным аспектам более значимы по сравнению с пространственными отличиями. В результате чего каждый сезонный аспект населения представляет собой комплекс сообществ с нехарактерными для остальных аспектов качественными и количественными характеристиками.

КЛАССИФИКАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

В отличие от структуры классификация представляет собой отражение еще более идеализированной концепции, отражающей общие закономерности изменения населения. Поэтому, когда сообщество в разные сезоны относилось к разным классам, для классификации выбирали более представительный во времени вариант. Кроме того, для выявления иерархии пространственных изменений сравнивались коэффициенты сходства между сообществами одного высотного пояса и сходных по физиономическому облику местообитаний.

Классификация населения булавоусых чешуекрылых предгорно-низкогорной части Северо-Восточного Алтая, 15.05–31.08.1998 г.

Тип, подтип, класс	Сезонный аспект населения (надтип)		
	раннелетний	летний	позднелетний
1. Лесостепной предгорный (мозаичных и открытых суходольных нераспаханных и незастроенных местообитаний)	<i>Clossiana dia</i> – 38* <i>Pyrgus serratulae</i> – 13 <i>Pieris napi</i> – 10 20/16/7 **	<i>Aporia crataegi</i> – 71 <i>Aphantopus hyperantus</i> – 6 <i>Fabriciana adippe</i> – 3 140/46/14	<i>Coenonympha pamphilus</i> – 22 <i>Satyrus dryas</i> – 17 <i>Pontia edusa</i> – 12 23/33/7
2. Лесной предгорно-низкогорный	<i>Aglais urticae</i> – 27 <i>Araschnia levana</i> – 16 <i>Gonepteryx rhamni</i> – 15 7/15/2	<i>Aporia crataegi</i> – 61 <i>Neptis rivularis</i> – 8 <i>Lopinga achine</i> – 6 126/59/10	<i>Aphantopus hyperantus</i> – 12 <i>Argynnis paphia</i> – 11 <i>Pontia edusa</i> – 7 19/47/5
2.1 – лесов нормальной полноты	<i>Gonepteryx rhamni</i> – 20 <i>Aglais urticae</i> – 18 <i>Araschnia levana</i> – 17 8/14/3	<i>Aporia crataegi</i> – 57 <i>Neptis rivularis</i> – 11 <i>Lopinga achine</i> – 9 116/52/9	<i>Argynnis paphia</i> – 19 <i>Aphantopus hyperantus</i> – 13 <i>Erebia aethiops</i> – 8 12/40/2
2.1.1 – светлохвойных	<i>Aglais urticae</i> – 42 <i>Inachis io</i> – 26 <i>Araschnia levana</i> – 21 2/4/0	<i>Aporia crataegi</i> – 54 <i>Clossiana thore</i> – 18 <i>Lopinga achine</i> – 16 50/14/4	<i>Argynnis paphia</i> – 17 <i>Heodes virgaureae</i> – 14 <i>Pontia edusa</i> – 12 9/17/5
2.1.2 – хвойно-лиственных	<i>Celastrina argiolus</i> – 20 <i>Aglais urticae</i> – 19 <i>Gonepteryx rhamni</i> – 15 9/12/5	<i>Aporia crataegi</i> – 45 <i>Neptis rivularis</i> – 16 <i>Lopinga achine</i> – 16 105/35/9	<i>Argynnis paphia</i> – 29 <i>Aphantopus hyperantus</i> – 13 <i>Neptis rivularis</i> – 11 11/27/3
2.1.3 – мелколиственных	<i>Araschnia levana</i> – 24 <i>Gonepteryx rhamni</i> – 23 <i>Aglais urticae</i> – 14 8/9/4	<i>Aporia crataegi</i> – 69 <i>Neptis rivularis</i> – 8 <i>Brenthis ino</i> – 6 151/46/9	<i>Erebia aethiops</i> – 14 <i>Aphantopus hyperantus</i> – 14 <i>Pontia edusa</i> – 11 14/31/5
2.2 – разреженных низкогорных лесов, лесных пойм, лугов-залежей в сочетании с перелесками	<i>Aglais urticae</i> – 54 <i>Araschnia levana</i> – 13 <i>Celastrina argiolus</i> – 13 5/8/1	<i>Aporia crataegi</i> – 67 <i>Heteropterus morpheus</i> – 5 <i>Brenthis ino</i> – 5 153/39/13	<i>Aphantopus hyperantus</i> – 11 <i>Heodes virgaureae</i> – 10 <i>Fabriciana adippe</i> – 9 35/38/14
3. Болотный предгорный	<i>Gonepteryx rhamni</i> – 24 <i>Lycæna helle</i> – 18 <i>Pieris napi</i> – 10 12/10/6	<i>Brenthis ino</i> – 34 <i>Aphantopus hyperantus</i> – 28 <i>Aporia crataegi</i> – 15 108/22/11	<i>Thymelicus lineola</i> – 32 <i>Aphantopus hyperantus</i> – 13 <i>Brenthis ino</i> – 9 17/21/3
4. Болотный низкогорный	<i>Pieris napi</i> – 100 2/1/1	<i>Brenthis ino</i> – 51 <i>Aporia crataegi</i> – 40 <i>Heteropterus morpheus</i> – 6 116/11/3	<i>Brenthis ino</i> – 48 <i>Thymelicus lineola</i> – 28 <i>Aphantopus hyperantus</i> – 9 22/15/3
5. Полевой предгорный	<i>Pieris napi</i> – 35 <i>Aglais urticae</i> – 25 <i>Pontia edusa</i> – 15 1/6/0	<i>Aporia crataegi</i> – 98 <i>Aphantopus hyperantus</i> – 0,6 <i>Fabriciana adippe</i> – 0,4 114/9/1	<i>Pontia edusa</i> – 77 <i>Thymelicus lineola</i> – 10 <i>Polyommatus icarus</i> – 5 9/9/1
6. Селитебный предгорный	<i>Pieris napi</i> – 27 <i>Aglais urticae</i> – 26 <i>Gonepteryx rhamni</i> – 18 13/8/5	<i>Aporia crataegi</i> – 96 <i>Aglais urticae</i> – 0,9 <i>Plebejus argus</i> – 0,7 69/9/1	<i>Pontia edusa</i> – 36 <i>Pieris napi</i> – 12 <i>Araschnia levana</i> – 10 14/16/5

7. Селитебный низкогорный	<i>Aglais urticae</i> – 89 <i>Pieris napi</i> – 9 <i>Inachis io</i> – 2 17/3/8	<i>Aporia crataegi</i> – 99 <i>Aglais urticae</i> – 0,05 <i>Ochlodes faunus</i> – 0,04 5792 / 8/3	<i>Pontia edusa</i> – 54 <i>Pieris napi</i> – 11 <i>Aglais urticae</i> – 6 11 / 13/2
В среднем	<i>Aglais urticae</i> – 26 <i>Pieris napi</i> – 11 <i>Clossiana dia</i> – 11 9/25/4	<i>Aporia crataegi</i> – 90 <i>Brenthis ino</i> – 2 <i>Aphantopus hyperantus</i> – 2 437 / 79/8	<i>Pontia edusa</i> – 12 <i>Aphantopus hyperantus</i> – 9 <i>Argynnis paphia</i> – 8 18 / 56/5

*Цифры после видовых названий означают долю в населении в процентах.

** Первая цифра соответствует суммарному обилию, вторая – видовому богатству, третья – количеству фоновых видов. Средние рассчитаны без учета соотношения площадей, занимаемых отдельными местообитаниями.

Как отмечалось выше, сезонное развитие природы оказывает наибольшее влияние на население дневных бабочек. Поэтому каждому сезонному аспекту присвоен статус надтипа. Каждая надтиповая группировка, в свою очередь, подразделяется на 6 типов населения. Кроме того, лесной предгорно-низкогорный тип по степени облесенности делится на два подтипа, один из которых по составу лесообразующих пород делится на три класса (табл. 1).

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Под пространственной организацией животного населения понимается общий характер его территориальной неоднородности, т. е. его пространственная структура, а также набор и взаимосвязь факторов среды, которые ее определяют [14].

Для выявления иерархии структурообразующих факторов использован метод качественной линейной аппроксимации – качественный аналог регрессионной модели [14]. При этом выявление иерархии факторов проведено различными способами (табл. 2). Первоначально факторы по каждому сезону задавались отдельно, поэтому значения снятой дисперсии крайне завышены из-за корреляций градиентов среды со спецификой сезонных аспектов. Нужна была нивелировка сезонных отличий с сохранением основных тенденций. Для этой цели отработано четыре варианта счета.

1. Предварительное нормальное логарифмирование показателей обилия.

2. Предварительное нормирование обилия на максимальное значение.

3. Аппроксимация выборки факторами независимо от сезона.

4. Выявление иерархии факторов по каждому сезону отдельно.

Наиболее информативными признаны два последних варианта. Первый из них, на наш взгляд, наиболее объективно отражает влияние сезонности развития природы как фактора и в общих чертах иерархию факторов во все сезоны. Второй позволяет получить информацию о степени влияния каждого градиента среды внутри каждого сезона.

Наиболее значимым по силе воздействия является фактор сезонного развития природы (62 % учтенной дисперсии по всем сезонам). Влияние остальных факторов в разные сезонные аспекты проявляется в разной степени. В раннелетний период первое место занимает фактор состава лесообразующих пород, которым объясняется 24 % дисперсии матрицы. Более общий фактор облесенности, заданный по трем градациям (высокая, средняя, низкая), занимает второе место (12 %). Одинаковы по силе воздействия факторы переувлажнения и мозаичности местообитаний (по 8 %). Влияние остальных факторов существенно меньше (2–5 %). Всеми факторами в этот период учитывается 61 % дисперсии матрицы коэффициентов сходства.

В летний период для населения дневных бабочек возрастает влияние антропогенного воздействия (15 %). Почти столь же значимо переувлажнение (12 %). Третье место занимает фактор мозаичности местообитаний (9 %). Сила воздействия остальных факторов невысока (1–4 %). Влиянием всех факторов в этот период объясняется 45 % неоднородности населения.

Оценка силы и общности связи факторов и неоднородности населения булавоусых чешуекрылых предгорно-низкогорной части Северо-Восточного Алтая, 15.05–31.08.1998 г.

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %						
	Сезонный аспект			В целом за летний период			
	ранне- летний	летний	поздне- летний	без учета сезона	с учетом сезона	после нормального логарифмирования показателей обилия	после нор- мирования
Сезонность	–	–	–	62	62	8	32
Состав лесообразующих пород	24	4	6	1	37	1	1
Облесенность	12	4	20	0,5	65	1,2	2
Увлажнение	8	12	6	0,5	65	0,04	0,2
Антропогенное влияние, в том числе:	5	15	11	0,4	66	2	2
застроенность	0,5	13	9	0,3	66	0,3	0,2
распашка	5	3	2	0,2	64	2	2
Мозаичность	8	9	3	0,4	65	0,4	0,2
Поясность	2	1	1	0,1	63	0,02	0,5
Рудеральность	5	6	10	0,02	64	0,1	0,3
Всего факторы	61	45	50	64	80	11	41
Всего режимы по структуре	26	71	46	78	–	–	–
Всего режимы по классификации	12	16	15	66	–	–	–
В С Е Г О ...	75	79	66	85	–	–	–

В позднелетний сезон на население булавоусых чешуекрылых наибольшее влияние оказывает облесенность (20 %). Сила воздействия антропогенного фактора по сравнению с серединой лета остается почти на том же уровне (11 %). Третье место занимает наличие–отсутствие рудеральной растительности (10 %). Воздействие остальных факторов для дневных бабочек в этот период менее значимо (1–6 %). В позднелетний период действием всех факторов учитывается 50 % дисперсии матрицы сходства.

Следует отметить, что иерархия значимости факторов среды, проявляющаяся в пространственной структуре населения, и при оценке с помощью линейной качественной аппроксимации могут не совпадать. Это связано с тем, что при построении графа сходства иногда проявляются более слабые факторы, но связанные с относительно длинными рядами различий (широта проявления фактора), а во втором случае не меньшее значение имеет локальная сила отличий одного или нескольких сообществ от всех остальных вариантов населения.

За весь период исследований всеми выявленными факторами среды объясняется 64 % дисперсии матрицы коэффициентов сходства населения, природными режимами, выделенными по структуре – 78 %, по классификации – 66 %. Информативность всех выявленных факторов и природных режимов вместе составила 85 %.

На основании проведенного исследования можно сделать следующие выводы.

1. Сезонная изменчивость сообществ дневных бабочек предгорно-низкогорной части Северо-Восточного Алтая значительно выше, чем пространственная неоднородность, при этом четко выделяются три сезонных аспекта, образующих три надтипа населения: раннелетний, летний и позднелетний.

2. Внутри этих надтипов выявлено семь типов сообществ – лесостепной предгорный, лесной предгорно-низкогорный, болотный предгорный, болотный низкогорный, полевой предгорный, селитебный предгорный и селитебный низкогорный.

3. Пространственную неоднородность населения дневных бабочек предгорно-низкогор-

ной части Северо-Восточного Алтая определяют состав лесообразующих пород, облесенность, увлажнение, мозаичность, антропогенное влияние (в том числе застроенность и распашка), поясность и рудеральность. Всего этими факторами в зависимости от сезона учитывается от 45 до 61 % дисперсии матрицы сходства населения булавоусых чешуекрылых.

4. Информативность представлений о структурообразующих факторах среды и природно-антропогенных режимах в целом составила 85 %. Таким образом, набор выявленных факторов и режимов можно считать достаточно полным.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. В. Бондаренко, Зоогеографический анализ населения булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalosega) Юго-Восточного Алтая, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 1999.
2. Ю. П. Малков, П. Ю. Малков, *Сиб. экол. журн.*, 1996, **3**: 2, 131–135.
3. П. Ю. Малков, Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов, Томск, 1999, 67.
4. А. В. Бондаренко, Ю. П. Малков, П. Ю. Малков, А. Г. Манеев, Доклады на международном симпозиуме "Модели устойчивого социально-экономического развития Республики Алтай и стран Алтае-Саянского региона", Горно-Алтайск, 1997, 89–93.
5. Ю. П. Малков, Животный мир Алтае-Саянской горной страны, Горно-Алтайск, 1994, 33–36.
6. Ю. П. Малков, П. Ю. Малков, Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов, Томск, 1999, 68.
7. В. Л. Куперштох, В. А. Трофимов, Алгоритм статистической обработки информации, Новосибирск, 1974, 88–89.
8. Е. С. Равкин, В. И. Шадрин, Доклады I конференции молодых ученых ЦНИЛОП НСХ СССР, М., 1977, 32–38 (ВИНИТИ, 1599–78. Деп).
9. С. М. Цыбулин, Птицы диффузного города (на примере Новосибирского академгородка), Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.
10. Н. А. Козлов, Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения), Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1988.
11. Р. Л. Наумов, Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1964.
12. В. А. Трофимов, Ю. С. Равкин, Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 113–115.
13. Ю. С. Равкин, Птицы лесной зоны Приобья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1978.
14. Ю. С. Равкин, Пространственная организация населения птиц лесной зоны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.
15. П. В. Терентьев, *Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол.*, 1959, 9, 137–141.

Spatial-Temporal Organization Rhopalocerous Lepidoptera Population of the Piedmont-Low Mountain Part of the North-East Altai

P. YU. MALKOV

The Gorno-Altai State University

On the basis of censuses of diurnal butterflies carried out from 16.05 to 31.08.1998 in piedmont-low mountain landscapes of the North-East Altai, intraseasonal aspects of their population, its spatial-temporal structure and structure-forming environmental factors were elucidated. With the help of linear qualitative approximation, the strength and commonness of constraint and non-uniformities of the population and the environment were elucidated.