

УДК 595.789:574.3:57.084.2

**РАЗМЕЩЕНИЕ И РАССЕЛЕНИЕ ИМАГО В ПОПУЛЯЦИИ
ПЕРЛАМУТРОВКИ *CLOSSIANA FREIJA* (THUNBERG)
(LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE)
В СРЕДНЕТАЕЖНОМ ЛАНДШАФТЕ**

© 2022 г. В. В. Горбач,^{1*} Н. А. Нечепаренко^{2**}

¹Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910 Россия

*e-mail: gorbach@psu.karelia.ru

²Новосибирский государственный университет
ул. Пирогова, 2, Новосибирск, 630090 Россия

**e-mail: n.necheparenko@g.nsu.ru

Поступила в редакцию 11.10.2021 г.

После доработки 12.09.2022 г.

Принята к публикации 12.09.2022 г.

Популяцию *Clossiana freija* изучали в заповеднике «Кивач» (Республика Карелия), где вид населяет несколько сфагновых болот, предпочитая участки с хорошо развитыми кочками, покрытыми разреженной порослью кустарничков и трав. Наблюдениями над мечеными особями установлено, что бабочки достаточно подвижны, – средний размер области оседлости биотопической группировки по экспоненциальной модели локальных перемещений составил около 0.4 км в диаметре, среднее расстояние между точками отловов самцов оценено в 0.145, самок – в 0.084 км. Перекрывание областей, очерченных для топографически разобнесенных выделов, позволило объединить ряд группировок, – в итоге выделены три локальные популяции (субпопуляции), составляющие основу пространственной структурированности изучаемого населения. Половая дифференциация при расселении проявляется в преобладании среди мигрантов самцов в отношении 3.5 : 1. Средняя дистанция миграционных перемещений составила 0.714 км при максимуме в 2.8 км. Согласно экспоненциальной модели, миграционные перемещения бабочек достигают 3 км, такая дальность разлета обеспечивает интегрированность всех субпопуляций на исследованной территории и возможность расселения вида за ее пределы.

Ключевые слова: чешуекрылые, пространственная организованность популяции, метапопуляция, субпопуляция, подвижность имаго, область оседлости, локальная и миграционная активность.

DOI: 10.31857/S0367144522030030, EDN: HNURFW

Перламутровка *Clossiana freija* (Thunberg, 1791) – типичный обитатель кустарничковых тундр и лесотундр Голарктики. Южнее вид представлен реликтовыми популяциями, сохранившимися со времен последнего оледенения в горных тундрах на высотах до 3000 м над ур. м. и на сфагновых болотах лесной зоны (Scott, 1986; Коршунов, 2002; Львовский, Моргун, 2007). На болотах средней тайги Европы бабочки летают

3–4 недели в период с середины мая по конец июня, питаюсь на всех цветущих в это время болотных растениях. Гусеницы встречаются, начиная с последней декады июня, на морозке (*Rubus chamaemorus*) и голубике (*Vaccinium uliginosum*). Достигнув к середине августа – сентябрю четвертого возраста, они перестают питаться и уходят на зимовку в мох. После схода снежного покрова гусеницы заканчивают развитие и окукливаются, обычно в начале мая. Стадия куколки длится до двух недель (Martilla et al., 1991; Татаринов, Долгин, 1999; Eliasson et al., 2005).

Вид указан для всех регионов таежной зоны европейской России (Дубатовов и др., 2019), но распространение известно по немногим локальным популяциям, часть из которых к настоящему времени вымерла вследствие деградации местообитаний (Львовский, Моргун, 2007). Перламутровка *C. freija* внесена в списки охраняемых насекомых Европейского союза (Van Swaay et al., 2010) и ряда регионов Российской Федерации (ООПТ России, 2021), в Белоруссии находится на грани исчезновения (Кулак, Яковлев, 2018). В качестве основной причины вымирания обычно рассматривают антропогенное изменение гидрологического режима болотных массивов. В последние десятилетия опасность усугубляют макроклиматические тренды. По данным мониторинга, частота встреч вида в Финляндии была максимальной в 1990-е годы и в нынешнем столетии постепенно снижается (Saarinen, Jantunen, 2013). Подобную динамику имеют все ледниковые реликты, связанные в местных условиях со сфагновыми болотами. Примечательно, что процессы сокращения встречаемости и численности таких видов происходят на общем фоне экспансии южных форм (Heikkinen et al., 2010). Первостепенной задачей в сложившихся условиях становится оценка жизнеспособности популяций вида.

Тесная связь вида со сфагновыми болотами, которые в лесных ландшафтах характеризуются островным распределением, обуславливает резкую пространственную разобщенность его биотопических группировок (Nekola, Kraft, 2002). Такие группировки особей в отдельных местообитаниях называют локальными популяциями или субпопуляциями, а совокупность субпопуляций, связанных в единую систему потоками расселяющихся особей, метапопуляцией (Гилпин, 1989; Хански, 2010), подчеркивая этим термином описанную особенность пространственной организованности популяции. Успешность воспроизводства, а, следовательно, и устойчивость таких популяций определяются размером и половым составом субпопуляций, особенностями размещения и расселения имаго. Обмен особями повышает жизнеспособность субпопуляций, а в случае исчезновения некоторых из них обеспечивает возможность повторного заселения местообитаний и, тем самым, существование всей популяции в течение длительного времени. Метапопуляционная модель, используемая в генетике, предполагает, что интенсивность потоков не должна быть высокой, – для поддержания приемлемого уровня гетерозиготности вполне достаточно одного эффективного иммигранта (особи, оставившей потомство в новом местообитании) в каждом поколении. Результаты моделирования показывают, что небольшая по численности метапопуляция может сохранять такой же уровень генетического разнообразия, как и полноценная панмиктическая популяция (Хедрик, 2003). Общее богатство генофонда поддерживается автономностью генетических процессов, протекающих в субпопуляциях. Активный обмен особями «стирает» их генетическое своеобразие, понижая уровень общей гетерозиготности.

Объектом изучения стала популяция перламутровки *C. freija* из заповедника «Кивач» (Республика Карелия). Исследовали два ключевых аспекта популяционной экологии вида – пространственное размещение и перемещения имаго – с целью выявить пространственную организованность населения бабочки на данной территории. Мы предположили, что 1) все биотопические группировки перламутровки *C. freija* на исследуемой территории связаны перемещениями особей и составляют единую популяцию, 2) перемещения между отдельными топографически обособленными местообитаниями могут быть настолько частыми, что группировки бабочек в их границах следует рассматривать в качестве единой субпопуляции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в мае и июне 1995–1997 и 2013–2018 гг. в заповеднике «Кивач» (Республика Карелия, Кондопожский р-н). Указанную территорию (рис. 1) обследовали ежегодно. Вид в разное время встречали на 11 сфагновых болотах, каждый год – на четырех из них (Близком, Касандровом, Чудесном и болоте № 10). Общее число встреч имаго в течение сезона обычно не превышало 30. Лишь в 1996 и 2016 гг. плотность населения была достаточной, а погодные условия благоприятными для проведения исследований с мечением особей. Размещение и расселение бабочек изучали методом мечения с повторными отловами по схеме Джолли–Себера (Горбач, 2013). В 1996 г. группировки вида исследовали на болотах Близкое и Осоковое; в течение лета имаго – с 29 мая по 23 июня – провели 21 отлов. В 2016 г. в исследование включили все 11 болот; в период с 23 мая по 3 июня каждое удалось посетить от 9 до 11 раз. Отловленных особей метили индивидуальными номерами и сразу же освобождали. Метки наносили нетоксичным перманентным маркером (Pilot SCA) на нижнюю поверхность заднего правого крыла. В 1996 г. для привязки точек отловов на местности использовали масштабированную карту-схему исследуемого выдела с нанесенной сетью из 223 учетных площадок – квадратов размером 50 × 50 м, каждый из которых был позиционирован в соответствии с имевшимися и установленными на местности ориентирами. В 2016 г. координаты точек определяли с помощью спутникового навигатора Garmin eTrex 20, географическую информацию обрабатывали средствами настольной картографии в средах Google Earth Pro и QGIS 2.4 (Коросов, Зорина, 2016).

Размещение особей изучали по картам-схемам с нанесенными точками отловов. Пространственные отношения в пределах одного местообитания рассматривали на примере сообщающихся болот Близкое и Осоковое, которые вместе образуют наиболее крупный и неоднородный в биоценотическом отношении выдел. Основой для анализа послужило распределение точек по 223 учетным площадкам. В качестве меры агрегированности использовали коэффициент вариации S^2 / M , где S^2 – дисперсия и M – среднее число отловов на площадке. Значение индекса $S^2 / M \approx 1$ ($0.8 \div 1.2$), адекватное распределению Пуассона, указывает на случайное размещение особей; $S^2 / M < 1$ интерпретируют как равномерное, а $S^2 / M > 1$ – как групповое размещение. Половую и сезонную изменчивость в размещении особей изучали методом главных компонент. По результатам анализа выделены участки, определяющие пространственную конфигурацию населения в этих местообитаниях.

Подвижность бабочек оценивали по дистанциям между точками отловов особи (d) и числу дней между этими отловами (T). Если меченую особь отлавливали несколько раз в течение дня, то в выборку включали лишь одно, наибольшее значение d . Расстояния в 1996 г. измеряли линейкой по карте-схеме с нанесенными точками отловов, в 2016 г. – с помощью инструмента, встроенного в среду QGIS. Диапазон варьирования переменных определяли простым непараметрическим бутстрепом. Доверительные интервалы устанавливали методом процентилей с числом итераций ($B = 1000$), достаточным для уровня вероятности $P = 0.95$ (Шитиков, Розенберг, 2013). Отличия статистических показателей оценивали методом рандомизации (MCR – Monte Carlo Randomization) с тем же числом испытаний B . Значимость отличий p при таком подходе представляет собой скорректированную долю нуль-модельных комбинаций (эмпири-

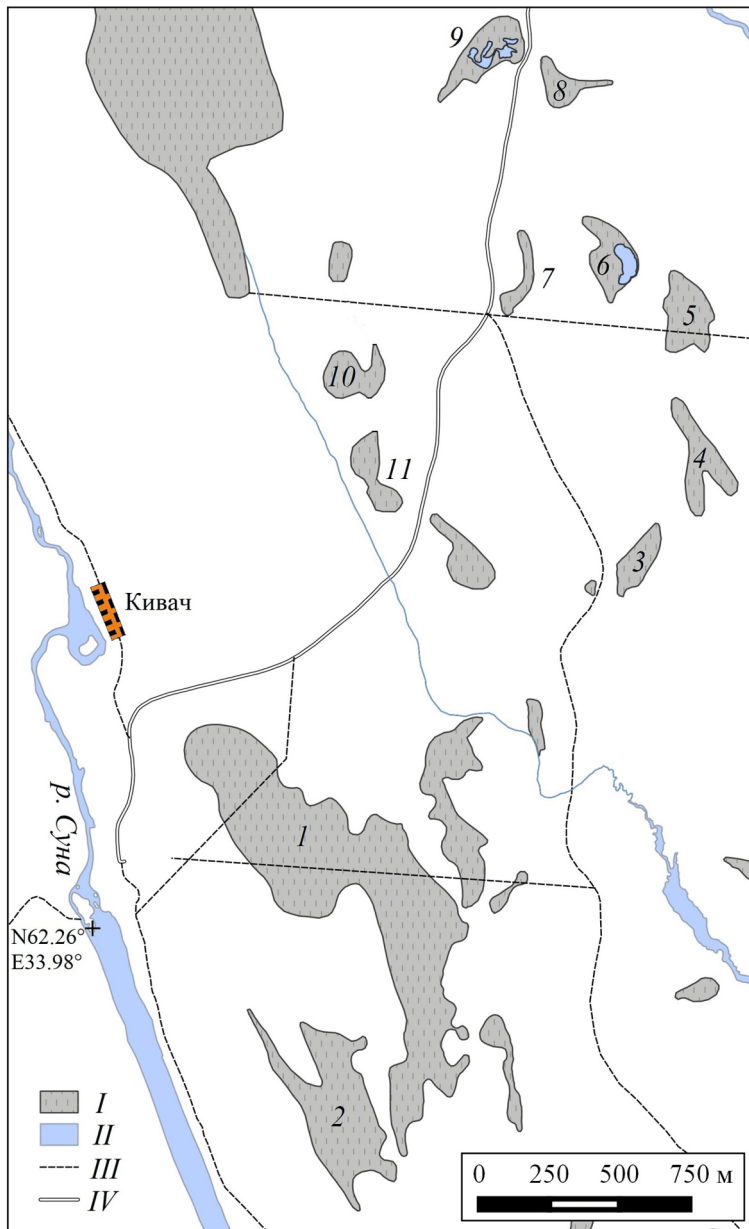


Рис. 1. Территория исследования и места находок имаго *Clossiana freija* (Thunberg) (арабские цифры) в заповеднике «Кивач».

I – болота; *II* – водоемы; *III* – грунтовые дороги, тропы, квартальные просеки и линии ЛЭП; *IV* – шоссейная дорога «Водопад Кивач – Сопоха».

Болота *1* – Близкое (77 га), *2* – Осоковое (22 га), *3* – № 3 (3 га), *4* – Голубичное (6 га), *5* – Касандровое (6 га), *6* – Чудесное (4 га), *7* – Придорожное (2 га), *8* – Пограничное (3 га), *9* – Сухая ламба (6 га), *10* – № 10 (4 га), *11* – № 11 (5 га).

ческая разность не больше рандомизированной, $|D_{\text{obs}}| \leq |D_{\text{ran}}|$) от общего числа испытаний B . Критической величиной для p принято стандартное значение $\alpha = 0.05$. Предположение о росте расстояния d со временем между отловами T проверяли, используя формулу корреляции Пирсона, значимость полученных коэффициентов r устанавливали методом MCR с нуль-моделью $r_{\text{obs}} \leq r_{\text{ran}}$.

Распределение дистанций d сравнивали с помощью критерия Пирсона (χ^2). Обобщенные частоты проверяли на соответствие экспоненциальному распределению. Локальные перемещения имаго изучали на примере болота Близкое, выделяя их из общей выборки путем пошагового исключения частотных классов с наибольшими значениями d . Максимальный размах таких перемещений (d_{max}) определяли по наименьшей значимости отличий между эмпирическим и теоретическим распределениями (Горбач, Кабанен, 2009). Выбор этого местообитания в качестве модельного обусловлен двумя обстоятельствами – объемом имеющейся выборки и его наибольшей площадью, обеспечившей возможность фиксации максимальных для данных условий дистанций локальных перемещений особей и, следовательно, оценок d_{max} . Все варианты, значения которых больше, чем d_{max} , относили к миграционным перемещениям, рассматривали как расселение имаго и анализировали отдельно, используя обобщенные данные по всем этим дистанциям на исследуемой территории. Зависимость частоты перемещений от расстояния описывали уравнением $A = b \exp(-a d)$, в котором коэффициент a связан с единственным параметром экспоненциального распределения λ , отношением $a = \lambda = 1 / M$, где M – средняя дистанция d . Модели для локальных и миграционных перемещений настраивали по полученным теоретическим распределениям, используя процедуру подгонки коэффициентов, их адекватность эмпирическим данным оценивали с помощью дисперсионного анализа линейной регрессии.

Данные обрабатывали в среде MS Excel и R 4.1.0 (R Core Team, 2020) с использованием базовых функций и функций пакета boot (Canty, Ripley, 2021, Davison, Hinkley, 1997).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе исследований, проведенных в 1996 и 2016 гг., отловили и поместили 341 бабочку, 151 из них после мечения попадалась от одного до пяти раз. Между первым и последним отловом особи проходило от 1 до 8 дней (табл. 1). В 2016 г. имаго встречались во всех известных местообитаниях, кроме болота Осоковое. Общее число особей, отловленных на всей исследуемой территории, было меньше, чем их число на болотах Близкое и Осоковое в 1996 г. Частоты отловов в целом были пропорциональны многолетним оценкам обилия вида в исследованных местообитаниях. Исключение составило лишь болото Чудесное, где число встреч в 2016 г. оказалось необычно низким.

Особи в наиболее крупном выделе, включающем болота Близкое и Осоковое, отловлены менее чем на четверти учетных площадок (табл. 2). Число бабочек, зарегистрированных на одной площадке, в 1996 г. достигало 28, в 2016 г. – 12. Частоты отловов самцов и самок в обоих случаях резко отличаются от распределения Пуассона ($\chi^2 > 127.13$, $df = 2$, $p < 0.001$). На высокую степень агрегированности населения указывают значения индекса S^2 / M , существенно превышающие единицу, половые и сезонные различия случайны (MCR-тест: $p > 0.152$). Компонентный анализ выявил две значимые главные компоненты, которые учли более 90 % общей изменчивости (см. табл. 2). По первой компоненте все признаки получили сходные факторные нагрузки, что указывает на сильную половую и сезонную сопряженность в размещении особей. 37 учетных площадок, имеющих положительные значения этой компоненты, обобщены в три кластера (рис. 2: А, В и С), которые определены нами в качестве ключевых участков по их роли в формировании пространственной структуры населения рассматриваемого выдела. На долю этих участков, занимающих менее 17 % площади

Таблица 1. Частота отловов и подвижность имаго *Clossiana freija* (Thunberg)

Показатель	1996 г.		2016 г.		
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
n_m	109	74	93	65	
n_r	48	32	40	31	
n_i	60	35	65	47	
d	x_{max}	1.00	0.55	1.49	2.78
	M	0.21 (0.16÷0.27)	0.11 (0.07÷0.16)	0.22 (0.16÷0.28)	0.19 (0.10÷0.33)
	S	0.23 (0.16÷0.29)	0.13 (0.06÷0.17)	0.24 (0.15÷0.34)	0.42 (0.11÷0.69)
	Me	0.12 (0.09÷0.14)	0.07 (0.05÷0.09)	0.13 (0.08÷0.22)	0.07 (0.05÷0.09)
T	x_{max}	7	8	5	6
	M	2.8 (2.3÷3.2)	2.9 (2.2÷3.6)	1.8 (1.5÷2.1)	1.7 (1.4÷2.1)
	S	1.8 (1.6÷2.0)	2.0 (1.5÷2.4)	1.1 (0.9÷1.2)	1.1 (0.7÷1.5)
	Me	2 (2÷3)	2 (2÷3)	1 (1÷2)	1 (1÷2)

Примечание. n_m – число меченых особей, n_r – число повторно отловленных особей, n_i – число повторных отловов, d – расстояние между точками отловов особи, T – время между отловами, x_{max} – максимальные значения, M – средние арифметические, S – стандартные отклонения, Me – медианы. В скобках указаны доверительные интервалы показателей, полученные методом бутстрепа.

Таблица 2. Агрегированность и сходство в распределении самцов и самок *Clossiana freija* (Thunberg) по учетным площадкам на болотах Близкое и Осоковое в 1996 и 2016 гг.

Год	Пол	n_m	n_i	P	S^2 / M	<i>ГК-1</i>	<i>ГК-2</i>
1996	Самцы	109	60	0.22	4.64 (2.62÷5.63)	0.526	0.430
	Самки	74	35	0.16	4.99 (3.40÷5.82)	0.463	0.578
2016	Самцы	45	37	0.17	2.18 (1.78÷2.42)	0.515	-0.464
	Самки	33	20	0.13	2.94 (2.19÷3.34)	0.494	-0.516
Дисперсия						2.47	1.14
Доля общей дисперсии, %						61.8	28.5

Примечание. n_m – число меченых особей; n_i – число повторных отловов; P – доля учетных площадок, на которых попадались бабочки; S^2 / M – индексы агрегированности и их доверительные интервалы, полученные методом бутстрепа, *ГК-1* и *ГК-2* – первая и вторая главные компоненты, указаны факторные нагрузки (выделены жирным шрифтом) и их дисперсии.

выдела, пришлось около 90 % всех отловов бабочек. Относительно высокая плотность точек отловов с суммарной их долей 75 % и значениями компоненты ≥ 1 отмечена для 23 учетных площадок (10 % общей площади), в число которых не попала ни одна площадка участка С. Во второй компоненте нашли отражение межгодовые различия: в 2016 г. по сравнению с 1996 г. частота отловов была меньше в 1.7 раза, сократилось

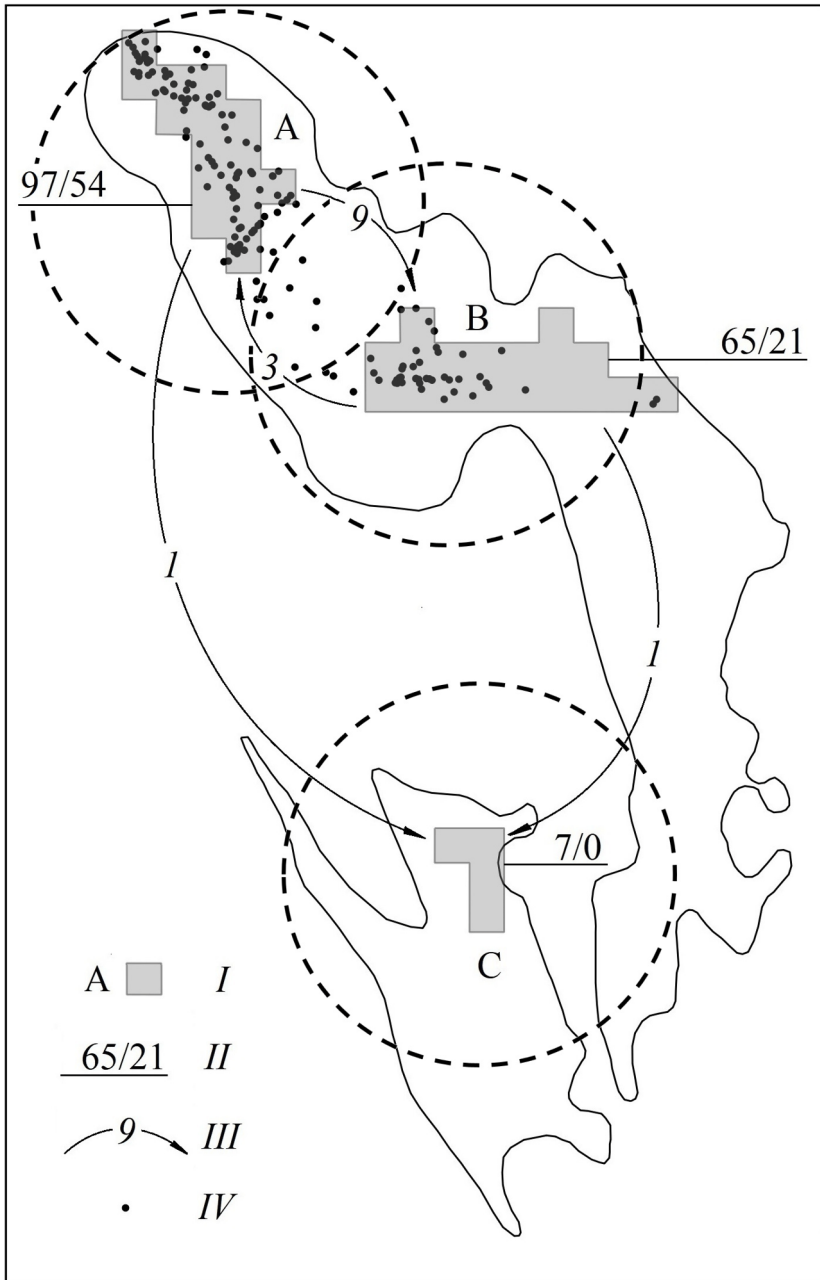


Рис. 2. Размещение и перемещения имаго *Clossiana freija* (Thunberg) *Clossiana freija* (Thunberg) на болотах Близкое и Осоковое.

I – участки сосредоточения бабочек, выделенные по результатам компонентного анализа всех точек отлова;
II – число меченых особей и число повторных отловов в 1996 г.; *III* – направление и число перемещений бабочек между скоплениями в 1996 г.; *IV* – точки отлова имаго в 2016 г. Пунктирными линиями показаны области оседлости соответствующих группировок.

число занятых участков и произошло перераспределение частот между учетными площадками (см. рис. 2).

Повторные отловы меченых особей указывают на доминирование в поведении локальной активности, – до 90 % от общего числа наблюдений в 2016 г. составили перемещения бабочек в пределах одного болотного массива. Даже между пространственно разобщенными участками местообитания большой площади, каким является болото Близкое, потоки особей весьма ограничены, – в условиях высокой численности 1996 г. более 85 % бабочек оставались на тех же участках, где были помечены (рис. 2: участки А и В). Связанность этих участков оказалась такой же, как и для разделенных лесным массивом болот Касандровое и Чудесное (рис. 3). Перемещения из одного местообитания в другое случались довольно редко – лишь 18 раз. Среди расселяющихся особей преобладали самцы в отношении 3.5 : 1. Самое дальнее путешествие – на 2.8 км, между болотами Близкое и Сухая ламба, отмечено для самки. Многократное увеличение исследуемой территории в 2016 г. привело к смещению показателей подвижности в область более высоких значений, но сезонные и половые различия остались незначимыми (см. табл. 1, MCR-тест: $p \geq 0.074$). Таким образом, все данные по подвижности особей могут быть обобщены следующим образом: среднее расстояние разлета имаго, $M = 0.19$ ($0.15 \div 0.23$); стандартное отклонение, $S = 0.28$ ($0.17 \div 0.38$); медианная дистанция, $Me = 0.10$ ($0.07 \div 0.12$) км.

Результаты анализа распределения дистанций d в отдельно взятом местообитании – на болоте Близкое (рис. 4) – поддерживают вывод об отсутствии сезонных отличий (самцы: $\chi^2 = 4.59$, $df = 4$, $p = 0.332$; самки: $\chi^2 = 2.96$, $df = 4$, $p = 0.564$) и указывают на значимую половую дифференциацию ($\chi^2 = 16.68$, $df = 4$, $p = 0.002$): наблюдаемая активность большинства самок ограничена дистанциями до 0.1 км (75 против 41 % у самцов), тогда как для самцов более частыми были перемещения на расстояния от 0.1 до 0.4 км (47 против 16 % у самок). Анализ убывания частоты перемещений A с расстоянием d показал (рис. 5), что эмпирические распределения наиболее адекватны экспоненциальному закону в диапазоне от 0 до 0.4 км и для самцов ($\chi^2 = 0.61$, $df = 3$, $p = 0.894$), и для самок ($\chi^2 = 5.41$, $df = 3$, $p = 0.144$). Соответственно, значение $d_{max} = 0.4$ км определили в качестве предела локальной активности бабочек. Экспоненциальная модель $A = 84.6 \exp(-6.9 d)$ вполне адекватно описывает мобильность самцов в этом интервале ($F = 156.3$, $df = 1, 8$, $R^2 = 0.95$, $p < 0.001$). Коэффициент $b \approx 85$, определяющий число перемещений, сопоставим с числом повторных отловов $n_i = 97$. Скорость падения частот A с расстоянием, $a = 6.9$ ($5.9 \div 8.1$), предсказывает максимально возможный локальный разлет до 0.7 ($0.6 \div 0.8$) км, – самцы способны охватить своими перемещениями все занимаемые видом участки на болоте Близкое. У самок, согласно функции $A = 114.6 \exp(-11.9 d)$ ($F = 46.3$, $df = 1, 4$, $R^2 = 0.92$, $p = 0.002$), скорость $a = 11.9$ ($9.6 \div 15.1$) также хорошо аппроксимирует максимум наблюдаемой активности бабочек, $d = 0.5$ ($0.3 \div 0.6$) км, но это достигается чрезмерным завышением коэффициента $b \approx 115$. Согласно модели, только на расстояния менее 0.05 км должно приходиться около 60 перемещений, т. е. больше, чем вся исследованная выборка $n_i = 55$. Средние дистанции локальных перемещений, рассчитанные по модели как $1 / a$, составили 0.145 ($0.123 \div 0.169$) км для самцов и 0.084 ($0.066 \div 0.104$) км для самок.

Межполовые различия миграционных перемещений, – свыше 0.4 км, не значимы ($\chi^2 = 3.51$, $df = 5$, $p = 0.621$). Распределение дистанций в обобщенной выборке (рис. 6) не отличается существенно от экспоненциального распределения ($\chi^2 = 8.11$, $df = 5$,

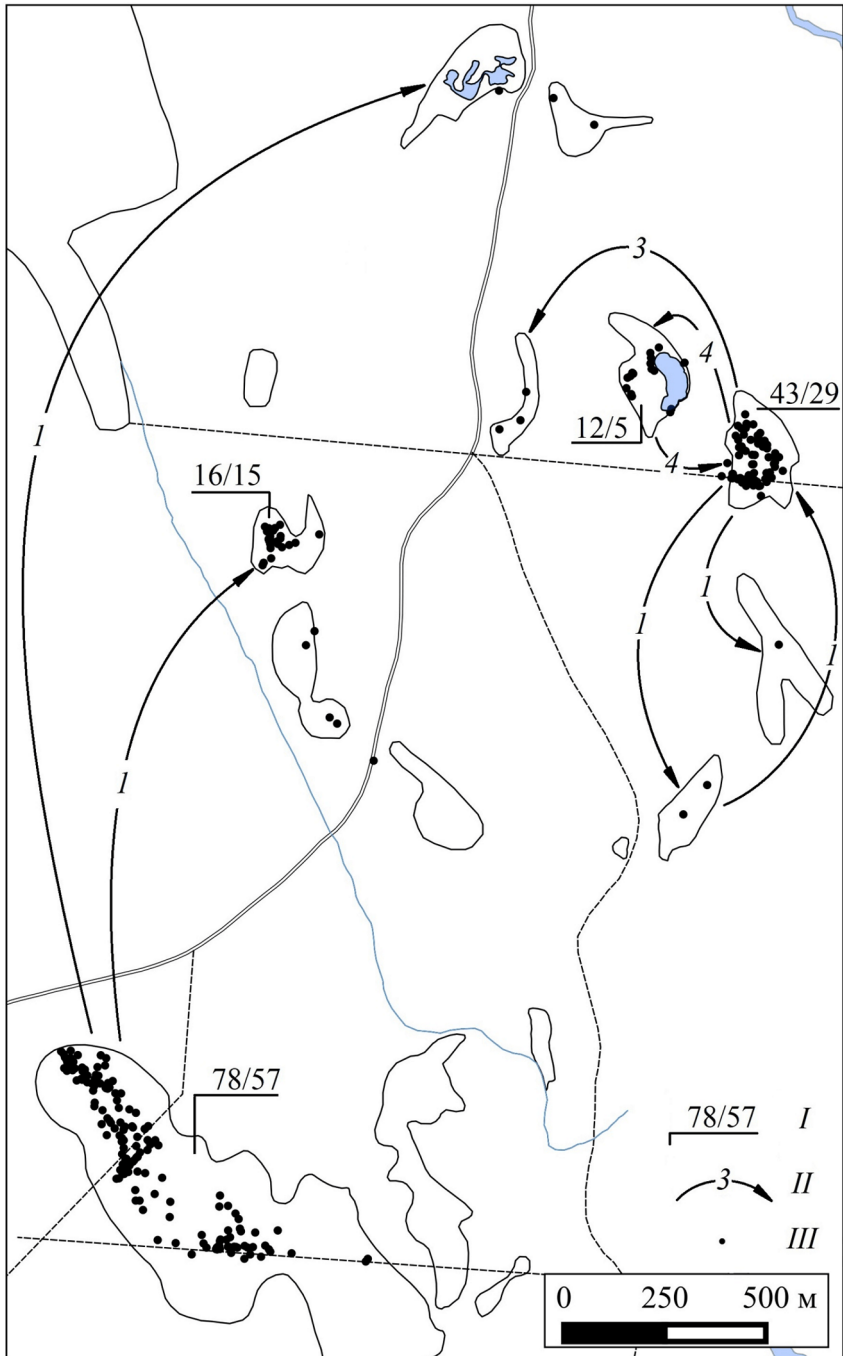


Рис. 3. Размещение и перемещения имаго *Clossiana freija* (Thunberg) в 2016 г.

I – число меченых особей и число повторных отловов, *II* – направление и число перемещений бабочек между скоплениями, *III* – точки отлова имаго.

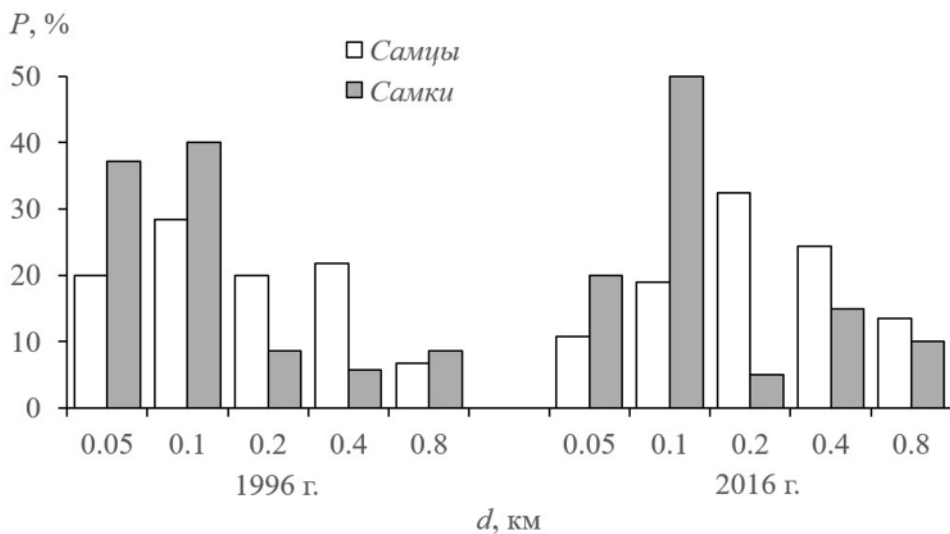


Рис. 4. Распределение дистанций перемещений имаго *Clossiana freija* (Thunberg) на болоте Близкое.

d – расстояние между точками отлова особи (верхняя граница классового интервала),
 P – доля от общего числа повторных отловов.

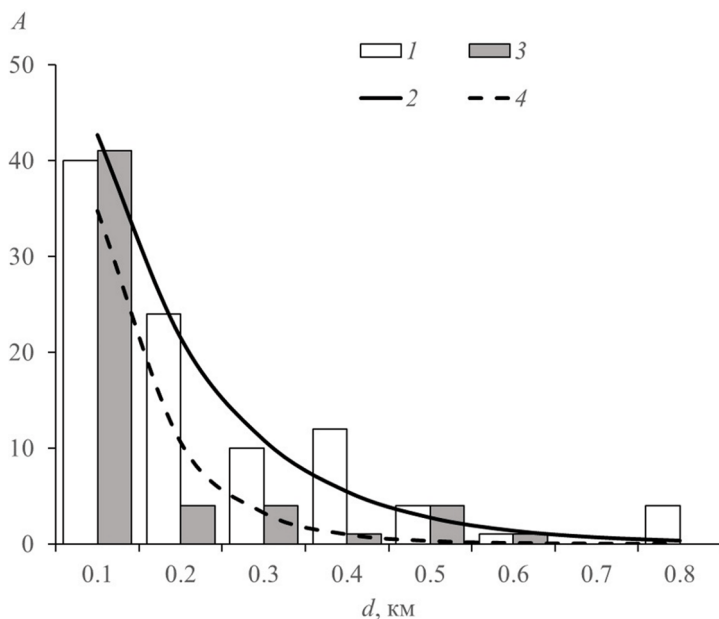


Рис. 5. Локальные перемещения имаго *Clossiana freija* (Thunberg) на болоте Близкое.

1, 2 – наблюдаемое распределение дистанций у самцов и линия тренда экспоненциальной модели, описывающая теоретическое распределение частот; 3, 4 – то же у самок.

A – частота перемещений, остальные обозначения как на рис. 4.

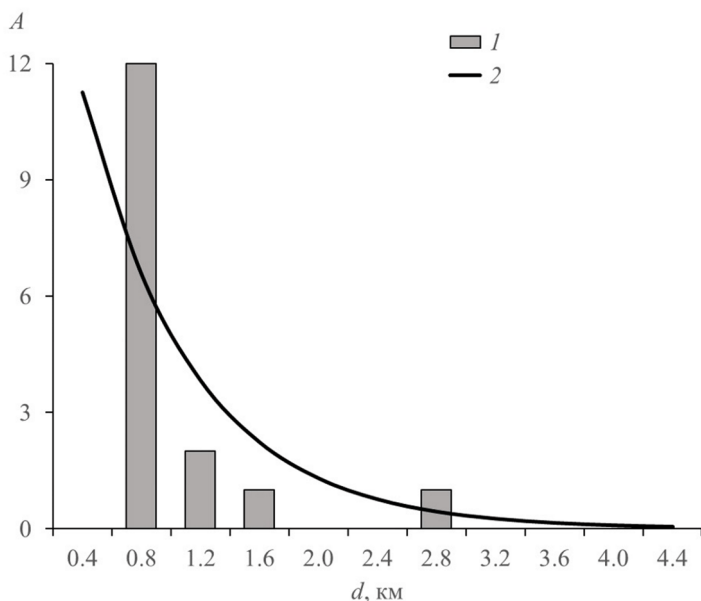


Рис. 6. Миграционные перемещения имаго *Clossiana freija* (Thunberg).

1, 2 – наблюдаемое распределение дистанций перемещения и линия тренда экспоненциальной модели для всех имаго в 2016 г. Остальные обозначения как на рис. 5.

$p = 0.150$). Модель расселения особей, $A = 19.3 \exp(-1.4 d)$, адекватна эмпирическим данным ($F = 17.5$, $df = 1, 5$, $R^2 = 0.78$, $p = 0.009$). Снижение значения коэффициента аппроксимации R^2 по сравнению с рассмотренными выше локальными перемещениями объясняется дискретностью возможных диапазонов разлета бабочек, заданных изначально взаиморасположением исследованных местообитаний. При скорости $a = 1.4$ ($0.9 \div 1.9$) средняя дистанция миграционных перемещений составляет 0.714 ($0.526 \div 1.11$) км, максимальная – около 3 ($2 \div 4$) км.

Корреляционные связи дистанций перемещений d со временем между отловами T в целом выявляются как слабые, и если у самцов наблюдается тенденция к росту локальных перемещений: $r = 0.255$ ($0.063 \div 0.450$), $p = 0.004$, то у самок достоверная связь отсутствует: $r = 0.034$ ($-0.125 \div 0.224$), $p = 0.364$. Дальность миграционных перемещений особей также не обнаруживает значимой зависимости от времени: $r = 0.198$ ($-0.187 \div 0.511$), $p = 0.186$. Диапазон изменчивости самих коэффициентов корреляции слишком широк, это не позволяет с уверенностью говорить о сопряженном варьирования даже в том случае, когда корреляция формально выявляется как значимая.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемая территория – единственное известное из современных источников место обитания вида в Республике Карелия. Ранее перламутровка *C. freija* была отмечена для ряда среднетаежных районов как вид с умеренной численностью (Горбач, 2016). Недостаток знаний объясняется слабой изученностью региона в энтомологиче-

ском отношении (Полевой и др., 2009) и особенностями лёта имаго, – бабочки появляются рано, летают недолго, сроки массового лёта сильно зависят от весенней погоды и поэтому могут смещаться на две недели и более. Подобные виды, как правило, трудно выявляются при эпизодических экспедиционных обследованиях. Фенологическим индикатором может служить хамедафна болотная (*Chamaedaphne calyculata*), с цветением которой совпадает вылет имаго в местных условиях.

Бабочки регулярно встречались только на четырех болотах рассматриваемой территории, на остальных вид не найден или зарегистрированы единичные экземпляры. Причины такого распределения особей не вполне ясны, поскольку на всех сфагновых болотах в достаточном числе имеются кормовые растения гусениц (чаще и морошка, и голубика) и источники нектара для имаго. Населенные видом болота Близкое, Касандровое, Чудесное и № 10 отличаются от других структурой растительности, и прежде всего наличием хорошо развитых кочек, сложенных сфагновыми мхами, в частности бурым сфагнумом (*Sphagnum fuscum*), и покрытых разреженной порослью кустарничков и трав. Лучше всего кочки выражены в северной части болота Близкое. Высота кочек достигает здесь полуметра, площадь – нескольких квадратных метров. На их поверхности в разных соотношениях присутствуют кормовые растения гусениц (морошка и голубика) и источники нектара для имаго (хамедафне, морошка, подбел *Andromeda polifolia*, и багульник *Ledum palustre*). Морошка и голубика чаще низкорослые, что позволяет гусеницам питаться, не взбираясь высоко по стеблю или прямо с поверхности кочки. Выживанию и успешному завершению жизненного цикла могут способствовать специфические водный и температурный режимы. Весной, по мере схода снежного покрова, кочки первыми освобождаются от снежного покрова и быстро обсыхают, даже при быстром таянии снега, вода скапливается в понижениях между ними, оставляя относительно сухими верхние горизонты. Отсутствие долговременной обводненности снижает риск гибели зимующих гусениц. Темная окраска бурого сфагнума, обеспечивающая дополнительный прогрев и поддержание относительно высоких температур, способствует более раннему возобновлению их активности. Все это делает возможным завершение развития гусениц уже в мае даже на фоне неустойчивой погоды. На других болотах кочки либо слабо развиты, либо чрезмерно затенены древесной растительностью и разросшимися кустарничками.

Анализ распределения точек отловов бабочек по учетным площадкам болот Близкое и Осоковое позволил определить размещение особей как стабильное. Показанные смещения в значительной мере субъективны, – связаны с отличиями способов определения координат точек и обработки географической информации. Более широкий охват площадей в сезон 1996 г. и образование более крупных скоплений, на что указывают индексы агрегированности (см. табл. 2), объясняются высокой численностью бабочек. Сосредоточение большинства особей на участке А (см. рис. 2), по-видимому, является следствием высокого качества среды, которое выражается в совмещении благоприятных условий для жизни гусениц (наличие хорошо развитых кочек с кормовыми растениями) и имаго (достаточное число разнообразных источников нектара). В подобных местах бабочки задерживаются долго, и поэтому вероятность их отлова здесь возрастает. Обратная связь между плотностью населения и расселением показана для ряда видов нимфалид (Горбач, 2011; Konvicka et al., 2012). Эти результаты не отвергают общепринятого взгляда на роль плотности в регуляции популяционных явлений, численность бабочек не бывает настолько высокой, чтобы вызвать массовый исход, плотность выявляется здесь скорее как показатель качества местообитания. На

других участках, в целом подходящих для жизни бабочек, плотность населения может быть относительно низкой, поскольку имаго концентрируются на площадках с лучшими условиями. В ряде исследований показано, что бабочки не задерживаются надолго в субоптимальных местообитаниях (Kuussaari et al., 1996; Menendez et al., 2002; Cozzi et al., 2008; Горбач, Кабанен, 2009).

Более высокая активность самцов, проявившаяся в смещении частотных классов в сторону увеличения дистанций (см. рис. 4) и меньшей, чем у самок, скорости убывания частоты локальных перемещений с расстоянием, есть отражение специфического поведения, – значительную часть жизни самцы проводят в поисках неоплодотворенных самок и поэтому вынуждены постоянно обследовать достаточно большие участки. Основная причина локальной активности самок – потребность в нектаре. Известно, что дополнительное питание у нимфалид важно для поддержания энергетического баланса организма и успешного завершения жизненного цикла. Самки выходят из куколки с вполне сформировавшимися яйцами, готовыми к оплодотворению и откладке, но следующие партии нуждаются в питательных веществах, – опыты с изотопными метками показали, что доля глюкозы и аминокислот, полученных из нектара, возрастает в яйцах к концу жизни имаго (Boggs, Nieminen, 2004; Хански, 2010). Небольшой диапазон перемещений самок в нашем случае объясняется избытком растений – источников нектара. Выбор особями мест с доступными пищевыми ресурсами имеет адаптивное значение, – в условиях, когда распределение кормовых растений для гусениц и имаго совпадают или широко перекрывается, показана тенденция к увеличению плодовитости самок (Turlure et al., 2010).

Половые различия дистанций перемещения у близкородственных, сходных по размеру бабочек, по-видимому, всегда более существенны, чем межвидовые (Frig et al., 2010). Даже когда из-за сосредоточения источника нектара в немногих местах, как в случае с другим видом – перламутровкой *Boloria aquilonaris* (Stichel) на болотах Близкое и Осоковое, – самки вынуждены перемещаться на большие расстояния, мобильность самцов выше (Горбач, 2011). Меньшая индивидуальная активность объясняет и более низкую частоту отловов самок, поскольку для исследователя уменьшается вероятность их визуального обнаружения. Экспоненциальная модель локальных перемещений также предсказывает, что число самок должно быть больше, чем нам удалось отловить и пометить.

Значение коэффициента a в экспоненциальных моделях, описывающих перемещения имаго на болоте Близкое, есть мера оседлости бабочек, пределов их локальной активности, по которой можно судить о степени интегрированности описанных скоплений. Опираясь на результаты анализа распределений частот, можно полагать, что размер области оседлости составляет около 0.4 км в диаметре, при этом локальные перемещения самцов могут достигать 0.8 км, а самок – 0.6 км. Перекрывание областей, очерченных для участков А и В (см. рис. 2), указывает на слабую пространственную дифференциацию их населения. Результаты моделирования поддерживают данные о перемещениях меченых особей между этими участками, позволяя рассматривать соответствующие группировки в качестве единой субпопуляции. Наложение смоделированной для болота Близкое области оседлости бабочек на другие выделы обобщает население болот Касандровое и Чудесное, – местообитания здесь разобщены, по-видимому, лишь топографически. Это вторая субпопуляция, третья субпопуляция занимает болото № 10. Несмотря на то, что в ходе наблюдений удалось зарегистри-

стрировать только одно перемещение между субпопуляциями (см. рис. 2: с болота Близкое на болото № 10), размах миграционных дистанций не оставляет сомнений в том, что все субпопуляции связаны потоками расселяющихся особей. Кроме того, установлено, что болота Придорожное, Голубичное и № 3 связаны потоками особей с Касандровым и Чудесным.

Результаты изучения характера перемещений имаго (Baguette, Van Dyck, 2007; Schtickzelle et al., 2007) указывают на принципиальные различия между локальной и миграционной активностью, – локальные перемещения всегда хаотичны, тогда как расселяющиеся бабочки движутся быстро и направленно. Стабильной зависимости дальности перемещений от времени не выявляется, – повторный отлов меченой особи в том же самом месте может случиться только через несколько дней, а в наиболее удаленной точке – уже при ближайшем обследовании. Способствуют расселению природные коридоры, представленные в нашем случае квартальными просеками и открытыми биотопами, тянущимися узкими полосами вдоль ручья и шоссейной дороги. Важность подобных ландшафтных элементов для бабочек обоснована в ряде работ (Sutcliffe, Thomas, 1996; Haddad, 1999). Существенных половых различий в распределении миграционных дистанций не выявлено, но самцы чаще попадались за пределами исходных выделов. Функциональная значимость их расселения состоит в обеспечении связности существующих субпопуляций. Самки же по выходе из куколок вынуждены вести оседлый образ жизни, становясь более подвижными лишь после того, как отложат часть яиц. Только самки, расселяясь, способны колонизировать новые или освободившиеся в результате локального вымирания вида местообитания. Причины, вынуждающие особей покидать исходные местообитания, могут быть самыми разнообразными, – это и недостаток ресурсов, и слишком высокая или слишком низкая плотность населения, и снижение качества местообитания, и иные (Хански, 2010), но ведущим фактором, по-видимому, является генетически обусловленная склонность имаго к расселению (Niitepõld, Saastamoinen, 2017).

Анализ мобильности 32 видов бабочек (Stevens et al., 2010) выявил широкую изменчивость индикаторов расселения. В частности, параметр экспоненциального распределения λ (часто обозначается как $1/\alpha$), рассчитанный по опубликованным данным о средних дистанциях, варьирует от 0.76 до 24.25. Из-за резкой неоднородности условий исследований межвидовых различий показать не удалось, – как известно, динамика активности особей во многом определяется биотопической структурой ландшафта, размером и конфигурацией местообитаний (Dover, Settele, 2009; Хански, 2010). Это важная, но не единственная причина варьирования, – существенный, а может быть, даже решающий вклад в изменчивость оценок вносит изначальная суперпозиция распределений частот в выборках. В простом случае частоты хорошо аппроксимируются единственным распределением, характеризующим локальные перемещения бабочек (Горбач, 2011). Из других выборок извлекаются два распределения, – одно описывает локальные перемещения, другое – расселение (Горбач, Кабанен, 2009). Если населенные участки сильно отличаются по размеру, то можно ожидать и большего числа частотных характеристик локальной активности. Увеличение исследуемой территории более чем на порядок в нашем случае не дало существенного прироста средних дистанций (см. табл. 1). Параметр λ , рассчитанный по этим переменным (4.5÷9.9), более адекватен локальной активности, чем расселению. Для оценки дальности разлета бабочек лучше подошла модель миграционных перемещений, вычлененная посредством декомпозиции общей выборки. Для большинства бабочек, сходных по размеру с изу-

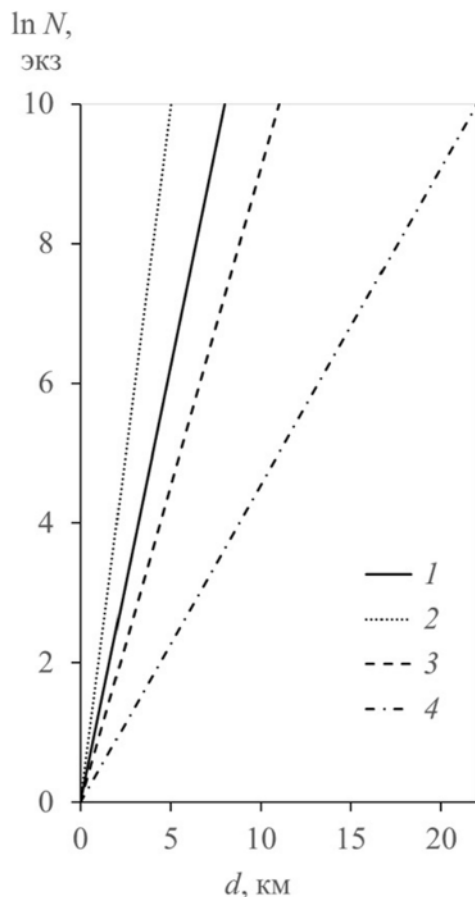


Рис. 7. Модельные показатели максимальной дальности перемещения бабочек *Clossiana freija* (Thunberg) в зависимости от параметра λ и числа расселяющихся имаго (аппроксимация экспоненциальной модели линейными зависимостями).

1 – наблюдаемое расселение перламутровки *C. freija* $\lambda = 1.4$ ($d = 0.8 \cdot \ln N$), далее гипотетические варианты 2 – $\lambda = 2.0$ ($d = 0.5 \cdot \ln N$), 3 – $\lambda = 1$ ($d = 1.1 \cdot \ln N$), 4 – $\lambda = 0.5$ ($d = 2.2 \cdot \ln N$).

чаемым видом, значение λ , по-видимому, заключено в интервале от 1 до 2, предсказывая разлет имаго до нескольких километров (рис. 7). Это наименьшая скорость расселения, значимая лишь для обеспечения интегрированности пространственно разобщенных биотопических группировок вида на уровне ландшафта. Известные оценки почти всегда ограничены размером исследуемой территории, а это значит, что расселяясь, имаго способны преодолевать большие расстояния, – дальность перемещения особи в экспериментах с мечением доходила до полутора десятков километров, а установленная генетическими методами – до сотни километров (Stevens et al., 2010). Крупные виды более подвижны, например, у ленточника *Limenitis populi* (L.) локальные перемещения самцов характеризует параметр λ , близкий к единице (Горбач и др., 2010).

Таким образом, в результате исследования установлено, что биотопические группировки перламутровки *C. freija* на отдельных сфагновых болотах выявляются как более или менее автономные субпопуляции. Размер их областей оседлости определен, исходя из размаха и интенсивности локальных перемещений имаго. Перекрывание таких областей указывает на общность группировок, формирующих единую субпопуляцию в пространственно разобщенных выделах. Локальная активность самцов выше, чем у самок, из-за различий в репродуктивном поведении. Половая дифференциация при расселении заключается лишь в преобладании самцов среди мигрантов, ни по частоте, ни по дальности перемещений значимых отличий не выявлено. Разлет бабочек, предсказанный по экспоненциальной модели, достигает 3 км, – тем самым обеспечивается интегрированность всех субпопуляций на исследованной территории, а принимая во внимание, что это минимальная оценка, близкая к наблюдавшейся максимальной дистанции перемещения меченой особи, можно предположить, что расселяющиеся имаго проникают далеко за ее пределы. Возможен и обратный процесс – проникновение на исследуемую территорию мигрантов из неизвестных мест обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны О. В. Фоминой и Н. Н. Кутенковой за гостеприимство и помощь в организации исследований в заповеднике «Кивач».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гилпин М. 1989. Пространственная структура и жизнеспособность популяции. В кн.: М. М. Сулей (ред.). Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М.: Мир, с. 158–172.
- Горбач В. В. 2011. Пространственная структура популяции и подвижность имаго перламутровки *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae). Экология **4**: 289–296. [Gorbach V. V. 2011. Spatial distribution and mobility of butterflies in a population of the Cranberry Fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae). Russian Journal of Ecology **42** (4): 321–327. <https://doi.org/10.1134/S1067413611040060>].
- Горбач В. В. 2013. Изучение динамики численности методом Джолли–Себера на примере имаго булавоусых чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea). Принципы экологии **2**: 14–28. <http://dx.doi.org/10.15393/j1.art.2013.2601>
- Горбач В. В. 2016. Булавоусые чешуекрылые Карельского региона: II. Аннотированный список Nymphalidae. Ученые записки Петрозаводского государственного университета **6**: 57–62.
- Горбач В. В., Кабанен Д. Н. 2009. Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья. Зоологический журнал **88** (12): 1493–1505. [Gorbach V. V., Kabanen D. N. 2010. Spatial organization of the clouded Apollo population (*Parnassius mnemosyne*) in Onega Lake basin. Entomological Review **90** (1): 11–22. <https://doi.org/10.1134/S0013873810010021>].
- Горбач В. В., Сааринен К., Резниченко Е. С. 2010. К экологии тополевого ленточника *Limenitis populi* (Lepidoptera, Nymphalidae) Восточной Фенноскандии. Зоологический журнал **89** (11): 1340–1349. [Gorbach V. V., Saarinen K., Reznichenko E. S. 2010. On the ecology of the poplar admiral (*Limenitis populi*, Lepidoptera, Nymphalidae) in Eastern Fennoscandia. Entomological Review **90** (8): 989–998. <https://doi.org/10.1134/S0013873810080038>].
- Дубатовол В. В., Львовский А. Л., Стрельцов А. Н. 2019. Nymphalidae. В кн.: С. Ю. Синёв (ред.). Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. СПб.: Зоологический институт РАН, с. 214–223. [URL: https://www.zin.ru/publications/books/Lepidoptera_Russia/Catalogue_of_the_Lepidoptera_of_Russia.pdf] (дата обращения: 23.08.2021).
- Коросов А. В., Зорина А. А. 2016. Экологические приложения Quantum GIS. Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 211 с. [URL: <https://ecopri.ru/files/doppdf/6482.pdf>] (дата обращения: 23.08.2021).
- Коршунов Ю. П. 2002. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 424 с.

- Кулак А. В., Яковлев Р. В. 2018. Созологический анализ дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea) верховых болот Беларуси. *Ukrainian Journal of Ecology* **8** (1): 174–193.
http://dx.doi.org/10.15421/2018_203
- Львовский А. Л., Моргун Д. В. 2007. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 443 с.
- ООПТ России [Электронный ресурс] 2021. Информационно-аналитическая система «Особо охраняемые природные территории России»: *Boloria freija* (Becklin in Thunberg, 1791). [URL: <http://oopt.aari.ru/bio/57419/>] (дата обращения: 23.08.2021).
- Полевой А. В., Хумала А. Э., Горбач В. В., Узенбаев С. Д. 2009. Изменения и дополнения к списку редких и уязвимых насекомых Карелии. Труды Карельского научного центра РАН **1**: 90–97.
- Татаринов А. Г., Долгин М. М. 1999. Булавоусые чешуекрылые. Фауна европейского Северо-Востока. Т. 7, ч.1. СПб.: Наука, 183 с.
- Хански И. 2010. Ускользающий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М.: Товарищество научных изданий КМК, 340 с.
- Хедрик Ф. 2003. Генетика популяций. М.: Техносфера, 592 с.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С. 2013. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 314 с. [URL: <http://www.ievbras.ru/download/Random.pdf>] (дата обращения: 23.08.2021).
- Baguette M., Van Dyck H. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* **22** (8): 1117–1129.
<https://doi.org/10.1007/s10980-007-9108-4>
- Boggs C., Nieminen M. J. 2004. Checkerspot reproductive biology. In: P. R. Ehrlich, I. Hanski (eds). *On the Wings of Checkerspots: A Model System for Population Biology*. New York: Oxford University Press, p. 92–111.
- Canty A., Ripley B. D. 2021. boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-28. [Пакег R] URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/boot/boot.pdf> (дата обращения: 23.08.2021).
- Cozzi G., Müller C. B., Krauss J. 2008. How do local habitat management and landscape structure at different spatial scales affect fritillary butterfly distribution on fragmented wetlands? *Landscape Ecology* **23** (3): 269–283.
<https://doi.org/10.1007/s10980-007-9178-3>
- Davison A. C., Hinkley D. V. 1997. *Bootstrap Methods and Their Applications*. Cambridge: Cambridge University Press, ISBN 0-521-57391-2, 582 p. [URL: <http://statwww.epfl.ch/davison/BMA/>].
- Dover J., Settele J., 2009. The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation* **3** (1): 3–27.
<https://doi.org/10.1007/s10841-008-9135-8>
- Eliasson C. U., Ryrholm N., Holmer M., Jilg K., Gardenfors U. 2005. Fjarilar: Dagfjarilar. Hesperidae–Nymphalidae. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Uppsala: ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet, 407 p.
- Fric Z., Hula V., Klimova M., Zimmermann K., Konvicka M. 2010. Dispersal of four fritillary butterflies within identical landscape. *Ecological Research* **25** (3): 543–552.
<https://doi.org/10.1007/s11284-009-0684-4>
- Haddad N. M. 1999. Corridor and distance effects on interpatch movements: a landscape experiment with butterflies. *Ecological Applications* **9** (2): 612–622.
- Heikkinen R.K., Luoto M., Leikola N., Pöyry J., Settele J., Kudrna O., Marmion M., Fronzek S., Thuiller W. 2010. Assessing the vulnerability of European butterflies to climate change using multiple criteria. *Biodiversity and Conservation* **19** (3): 695–723.
<https://dx.doi.org/10.1007/s10531-009-9728-x>
- Konvicka M., Zimmermann K., Klimova M., Hula V., Fric Z. 2012. Inverse link between density and dispersal distance in butterflies: field evidence from six co-occurring species. *Population Ecology* **54** (1): 91–101.
<https://doi.org/10.1007/s10144-011-0277-2>
- Kuussaari M., Nieminen M., Hanski I. 1996. An experimental study of migration in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. *Journal of Animal Ecology* **65** (6): 791–801.
- Marttila O., Aarnio H., Haahla T., Ojalainen P. 1991. Suomen päiväperhoset. Toinen, täydennetty pianos. Helsinki: Kirjayhtymä, 362 p.
- Menendez R., Gutierrez D., Thomas C. D. 2002. Migration and Allee effects in the six-spot burnet moth *Zygaena filipendulae*. *Ecological Entomology* **27** (3): 317–325.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00404.x>
- Nekola J. C., Kraft C. E. 2002. Spatial constraint of peatland butterfly occurrences within a heterogeneous landscape. *Oecologia* **130** (1): 53–61.
<https://doi.org/10.1007/s004420100782>
- Niitepõld K., Saastamoinen M. 2017. A candidate gene in an ecological model species: Phosphoglucose isomerase (*Pgi*) in the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*). *Annales Zoologici Fennici* **54** (1–4): 259–273.
<https://doi.org/10.5735/086.054.0122>

- R Core Team [Электронный ресурс]. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R version 4.0.1. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. [URL: <http://www.r-project.org/>] (дата обращения: 2020-06-06).
- Saarinen K., Jantunen J. 2013. Paivaperhoset matkalla pohjoiseen. Tuloksia paivaperhosseuranta 1991–2012 ja ennustuksia tulevasta. Helsinki: Tibiale, 248 p.
- Schtickzelle N., Joiris A., Van Dyck H., Baguette M. 2007. Quantitative analysis of changes in movement behavior within and outside habitat in a specialist butterfly. *BMC Evolutionary Biology* 7 (4): 1–15. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-4>
- Scott J. A. 1986. *The Butterflies of North America: A Natural History and Field Guide*. Stanford: Stanford University Press, 584 p.
- Stevens V. M., Turlure C., Baguette M. 2010. A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews* 85 (3): 625–642. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00119.x>
- Sutcliffe O. L., Thomas C. D. 1996. Open corridors appear to facilitate dispersal by ringlet butterflies (*Aphantopus hyperantus*) between woodland clearings. *Conservation Biology* 10 (5): 1359–1365.
- Turlure C., Schtickzelle N., Baguette M. 2010. Resource grain scales mobility and adult morphology in butterflies. *Landscape Ecology* 25 (1): 95–108. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9403-3>
- Van Swaay C., Cuttelod A., Collins S., Maes D., López Munguira M., Šašić M., Settele J., Verovnik R., Verstraël T., Warren M., Wiemers M., Wynhof I. 2010. *European Red List of Butterflies*. Luxembourg: Publication Office of the European Union, 48 p. [URL: https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/downloads/European_butterflies.pdf] (дата обращения: 23.08.2021).

THE ADULT SPATIAL DISTRIBUTION AND RESETTLEMENT
IN THE POPULATION OF THE FRITILLARY BUTTERFLY
CLOSSIANA FREIJA (THUNBERG) (LEPIDOPTERA,
NYMPHALIDAE) IN THE MIDDLE TAIGA LANDSCAPE

V. V. Gorbach, N. A. Necheparenko

Key words: butterflies, spatial organisation of the population, metapopulation, local populations, adult mobility, settled area, local and migratory activity.

S U M M A R Y

The population of Frejya's fritillary was studied in the Kivach Nature Reserve (Republic of Karelia). The butterfly inhabits few sphagnum mires and prefers sites with well-developed hummocks, which are covered by sparse growth of shrublets and grasses. In the experiment with marked individuals, it was ascertained that butterflies are quite mobile, – the average size of local settled area according to an exponential model was about 0.4 km in diameter, the average distance between the capture points of males and females got estimate 0.145 and 0.084 km, respectively. An overlapping of the areas, which were outlined for topographic insulate sites, allowed integrating some groupings, – eventually three local populations (subpopulations) were identified as a key in the spatial structure of the population. The only sexual differentiation between migrants was that in the prevalence of males among migrants (3.5 : 1). The average migration distance was 0.714 km, the observed maximum being 2.8 km. The model estimates of the dispersal distance of butterflies from the habitats reach 3 km, which ensure the integration of all subpopulations in the studied area and the likelihood of the species spreading beyond its population boundaries.