

Зоологические исследования

УДК 595.789

Д.А. Адаховский

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДНЕВНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA: HESPERIOIDEA, PAPILIONOIDEA) УДМУРТИИ. ТРОФИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Проведён анализ трофических связей видов дневных бабочек Удмуртии. Установлено, что по широте трофического спектра выражено преобладают олигофаги, количество которых составляет 87 видов (71,31 %). В целом же доля видов – специалистов, к которым нами отнесены моно и олигофаги, а также виды с различными формами сужения фактического трофического спектра составляет 116 видов или 90,08 % от состава региональной фауны. Объём установленных к настоящему времени кормовых растений булавоусых чешуекрылых республики охватывает представителей 31 семейства. Сделан вывод о выраженной специализации данной группы фитофагов.

Ключевые слова: дневные чешуекрылые, Удмуртия, трофические связи.

Изучение и установление трофических связей фитофагов, к которым относятся в том числе и дневные чешуекрылые, является важной составляющей эколого-фаунистических и прикладных исследований, позволяющих существенно расширить представления об экологических связях видов в конкретных местообитаниях и на уровне региона, получить более полное представление об их биотопических особенностях и широте экологической преференции.

Общие представления об особенностях трофических спектров фитофагов по отношению к таксонам их ресурсных растений в настоящее время достаточно разработаны [1; 2]. В качестве основного типологического подхода рассматривается совокупность тех или иных категории в диапазоне крайних трофических стратегий видов, а именно специализации и генерализации. Наиболее часто производится подразделение видов по широте трофического спектра на группы полифагов, олигофагов, монофагов и ряд других категорий. При этом подходы, которые используются для выделения трофических групп, как совокупностей видов со сходной широтой консорциальных связей порой довольно различны [2-6]. Так под монофагами могут пониматься как виды, связанные с растениями одного рода, так и только одного конкретного вида. То же касается различий во взглядах на подразделение олигофагов на широких и узких. Наиболее часто трактуется, что широкие олигофаги, это виды, связанные со многими родами одного крупного семейства или близких семейств (в пределах одного порядка), а узкие – со многими видами в пределах одного или близких родов. В общем случае, как справедливо отмечается Ю. Н. Баранчиковым [3], типология трофических отношений фитофагов и их кормовых растений должна отражать результат их взаимоотношений в конкретных регионально-ландшафтных условиях, в связи с чем она может по мере необходимости усложняться и конкретизироваться.

Материалы и методика исследований

В данной работе обобщаются материалы по трофическим связям булавоусых чешуекрылых на территории Удмуртии, полученные автором за всё время их многолетнего изучения, охватывающее более чем 20-летний период региональных эколого-фаунистических работ, а также данные по трофике предимагинальных стадий дневных бабочек, предоставленные энтомологом-любителем из г. Глазова С. К. Селезнёвым. При установлении трофических связей использовался метод визуального наблюдения за откладкой яиц чешуекрылыми на растения, а также обнаружение и идентификация гусениц. Для части видов, в первую очередь представителей семейства бархатниц (Satyridae) и части толстоголовок (Hesperiidae), трофические связи устанавливались на основании специфики биоценологических связей видов, поведения имаго и данных литературы. Для установления общего спектра трофических взаимосвязей видов в пределах их ареалов были проанализированы важнейшие литературные источники и Интернет-сайты [7-9].

В работе была использована следующая схема типизации трофических связей преимагинальных стадий булавоусых чешуекрылых:

1. Монофаги – виды, развивающиеся на одном, конкретном виде растений.

1.1. Истинные монофаги – виды, демонстрирующие связь с конкретным видом растений на всём протяжении своего ареала.

1.2. Условные или региональные монофаги – виды, проявляющие связь с конкретным видом растений лишь на уровне изучаемого региона, в пределах же всего ареала их трофический спектр шире и охватывает других представителей в рамках рода или семейства.

1.3. Суженные или ландшафтно-биотопические монофаги – виды, которые на уровне региона связаны с различными растениями в пределах одного семейства или различных семейств растений, то есть формально являются либо олигофагами, либо даже полифагами, однако в пределах конкретных ландшафтно-биотопических условий проявляют выраженную монофагию, обусловленную связью с конкретным видом растений из их регионального трофического спектра.

1.4. Преимущественные монофаги – виды, в пределах региона связанные с несколькими видами растений, обычно в пределах одного рода или различных родов в пределах семейства. Чаще всего проявляют выраженные предпочтения к какому-то одному конкретному виду кормовых растений.

1.5. Вынужденные монофаги – виды, специализация которых на кормовом растении в регионе обусловлена отсутствием большинства других видов, участвующих в его трофическом спектре в пределах обширного ареала.

2. Олигофаги – виды, трофически связанные с ограниченным спектром растений.

2.1. Узкие олигофаги – виды, связанные с несколькими видами растений в пределах одного рода или близких родов в пределах трибы.

2.2. Широкие олигофаги – виды, связанные с растениями различных родов в пределах обширного семейства или близких семейств в пределах порядка. К этой же подгруппе отнесены и так называемые граминоиды [3], виды чешуекрылых, связанные с представителями злаков и осок.

3. Полифаги – виды, трофически связанные с растениями различных, неродственных семейств из разных порядков.

Результаты и их обсуждение

Собранные к настоящему времени данные по трофическим связям дневных чешуекрылых Удмуртии представлены ниже.

К подгруппе истинных монофагов относятся три вида региональной фауны: *Colias palaeno* L., гусеницы которой развиваются на голубике (*Vaccinium uliginosum* L.) и два вида голубянок – *Phengaris nausithous* Brgstr. и *P. teleius* Brgstr., связанных с кровохлёбкой лекарственной (*Sanguisorba officinalis* L.).

Существенно шире состав условных или региональных монофагов. Общее их количество составляет 21 вид. Трофические связи видов данной подгруппы отражены в табл. 1.

Таблица 1

Трофические связи дневных чешуекрылых подгруппы условных монофагов

| Название видов чешуекрылых | Трофически связанные таксоны растений |
|---|---|
| <i>Carcharodus alceae</i> Esp. | <i>Lavatera thuringiaca</i> : Malvaceae |
| <i>C. flocciferus</i> Zell. | <i>Betonica officinalis</i> : Lamiaceae |
| <i>Syrichthus tessellum</i> Hbn. | <i>Phlomis tuberosa</i> : Lamiaceae |
| <i>Zerynthia polyxena</i> Den. et Schiff. | <i>Aristolochia clematilis</i> : Aristolochiaceae |
| <i>Parnassius apollo</i> L. | <i>Hylotelephium triphyllum</i> : Crassulaceae |
| <i>Driopa mnemosyne</i> L., | <i>Corydalis bulbosa</i> : Fumariaceae |
| <i>Colias myrmidone</i> Esp. | <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> : Fabaceae |
| <i>Limenitis camilla</i> L. | <i>Lonicera xylosteum</i> : Caprifoliaceae |
| <i>Euphydryas maturna</i> L. | <i>Veronica longifolia</i> : Scrophulariaceae |
| <i>Euphydryas intermedia</i> Men. | <i>Lonicera pallasii</i> : Caprifoliaceae |
| <i>Argynnis laodice</i> Pall. | <i>Viola epipsila</i> : Violaceae |

Окончание табл. 1

| | |
|--|--|
| <i>Boloria aquilonaris</i> Stich. | <i>Oxycoccus palustris</i> : Ericaceae |
| <i>Quercusia quercus</i> L., <i>Fixenia ilicis</i> Esp. | <i>Quercus robur</i> : Fagaceae |
| <i>Fixenia pruni</i> L. | <i>Padus avium</i> : Rosaceae |
| <i>Fixenia spini</i> Den. et Schiff. | <i>Rhamnus cartharica</i> : Rhamnaceae |
| <i>Lycaena helle</i> Den. et Schiff. | <i>Polygonum bistorta</i> : Polygonaceae |
| <i>Cupido minimus</i> Fues. | <i>Asragalus cicer</i> : Fabaceae |
| <i>Phengaris alcon</i> Den. et Schiff. | <i>Gentiana cruciata</i> : Gentianaceae |
| <i>Plebejus argyrognomon</i> Brgstr., <i>Polyommatus daphnis</i> Den. et Schiff | <i>Astragalus falcatus</i> : Fabaceae |

На основании того, что в регионе практически не встречаются такие важнейшие в трофике *Plebejus argyrognomon* Brgstr. и *Polyommatus daphnis* Den. et Schiff. виды бобовых, как вязель пёстрый (*Securigera varia*) и эспарцет песчаный (*Onobrychis arenaria*), данные виды могут быть отнесены так же к подгруппе вынужденных монофагов. Это же в определённой степени относится и к *Cupido minimus* Fues., в связи с отсутствием в регионе такого основного в трофике вида представителя бобовых, как *Anthyllis macrocephala*.

К подгруппе узких олигофагов на территории республики относятся 33 вида дневных чешуекрылых. Её состав и трофические связи бабочек отражены в табл. 2.

Таблица 2

Трофические связи дневных чешуекрылых подгруппы узких олигофагов

| Названия видов чешуекрылых | Кормовые растения |
|--|---|
| <i>Gonepteryx rhamni</i> L. | <i>Frangula alnus</i> , <i>Rhamnus cartharica</i> : Rhamnaceae, Rhamnaceae |
| <i>Apatura iris</i> L., <i>A. ilia</i> Den. et Schiff., <i>Limenitis populi</i> L. | <i>Salix</i> , <i>Populus</i> : Salicaceae, Salicaceae |
| <i>Nymphalis xanthomelas</i> Den. et Schiff. | <i>Salix</i> : Salicaceae |
| <i>Aglais urticae</i> L., <i>Araschnia levana</i> L. | <i>Urtica</i> : Urticaceae |
| <i>Argynnis paphia</i> L., <i>A. niobe</i> L., <i>A. adippe</i> Den. et Schiff., <i>A. aglaja</i> L. | <i>Viola</i> : Violaceae |
| <i>Brenthis ino</i> Rott. | <i>Filipendula</i> : Rosaceae |
| <i>Brenthis daphne</i> Den. et Schiff. | <i>Rubus</i> : Rosaceae |
| <i>Issoria lathonia</i> L., <i>Clossiana selene</i> Den. et Schiff., <i>C. selenis</i> Ev., <i>C. euphrosyne</i> L., <i>C. thore</i> Hbn., <i>C. titania</i> Esp., <i>C. dia</i> L. | <i>Viola</i> : Violaceae |
| <i>Fixenia w-album</i> Knoch | <i>Ulmus</i> : Ulmaceae |
| <i>Lycaena phlaeas</i> L., <i>L. dispar</i> Hw., <i>L. alciphron</i> Rott., <i>L. virgaureae</i> L., <i>L. hippothoe</i> L., <i>L. tityrus</i> Poda, | <i>Rumex</i> : Polygonaceae |
| <i>Phengaris arion</i> L. | <i>Origanum vulgare</i> , <i>Dracocephalum ruyschiana</i> : Menthaeae, Lamiaceae |
| <i>Plebejus idas</i> L. | <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> , <i>Genista tinctoria</i> : Genisteae, Fabaceae |
| <i>Vacciniina optilete</i> Knoch | <i>Vaccinium</i> , <i>Oxycoccus</i> : Vaccinieae, Ericaceae |
| <i>Eumedonia eumedon</i> Esp., <i>Aricia artaxerxes</i> F., <i>A. nicias</i> Meig. | <i>Geranium</i> : Geraniaceae |

Среди узких олигофагов можно выделить виды, проявляющие выраженную склонность или тяготеющие к тем или иным формам монофагии. В частности, к суженным монофагам можно отнести перламутровку таволговую (*Brenthis ino* Rott.), образующую в регионе две биотопические расы – долино-влажно-луговую и долинно-остепенно-луговую [10]. В первом случае вид трофически связан с лабазником вязолистным (*Filipendula ulmaria*), во втором случае – с лабазником обыкновенным (*Filipendula vulgaris*). Подобный характер имеет специфика трофических связей червонца бурого (*Lycaena tityrus* Poda), гусеницы ксерофильной расы которого обитают на щавельке малом (*Rumex asetosella*), а мезофильной расы – на щавеле кислом (*Rumex acetosa*) [10].

К преимущественным монофагам могут быть отнесены такие виды, как *Gonepteryx rhamni* L., *Aglais urticae* L., *Araschnia levana* L., *Clossiana selenis* Ev., *Lycaena alciphron* Rott., *L. hippothoe* L., *Phengaris arion* L. и *Plebejus idas* L. Сужение трофического спектра крушинницы (*Gonepteryx rhamni* L.) и её монофагия на крушине ломкой (*Frangula alnus*) прослежена в значительной доле ландшафтов центральной и северной части республики и определяется ограниченностью ареала другого кормового растения вида – жестера слабительного (*Rhamnus cartharica*), приуроченного в регионе к долинам рек и в целом тяготеющего к южной половине республики [11]. Такие виды, как *Aglais urticae* L. и *Araschnia levana* L., развиваются в основном на широко распространённой крапиве двудомной (*Urtica dioica*). Помимо неё, гусеницы крапивницы и пестрокрыльницы отмечались также в крапивах жгучей (*U. urens*), пикульниколистной (*U. galeopsifolia*) и Сондена (*U. sondenii*).

Проведённые наблюдения в отношении трофики *Clossiana selenis* Ev. показали, что яйцекладка и развитие гусениц происходит преимущественно на наиболее характерном в биотопах виде-представителе семейства фиалковых (*Violaceae*) фиалке песчаной (*Viola arenaria*) и существенно реже на *V. canina*.

Lycaena alciphron Rott. является консортом щавеля малого (*Rumex acetosella*) в наиболее свойственных виду пустошно-сухолуговых биотопах. Существенно реже отмечается его связь с *Rumex acetosa*, *R. aquaticus* и *R. confertus* в условиях мезофильно-луговых и влажно-луговых местообитаний. Подобная же стратегия характерна и для *Lycaena hippothoe* L., развивающегося преимущественно на *Rumex acetosa* и изредка расширяющего свой трофический спектр также за счёт *R. acetosella*.

Развитие *Plebejus idas* L. в регионе происходит преимущественно на раakitнике русском (*Chamaecytisus ruthenicus*) и гораздо реже на дроке красильном (*Genista tinctoria*). В отношении вида *Phengaris arion* L. установлено, что его развитие в южной части республики происходит исключительно на змееголовнике Рюйша (*Dracocephalum ruyschiana*), даже в присутствии второго регионального кормового растения – душицы обыкновенной (*Origanum vulgare*) [10]. В остепнённо-луговых сообществах с отсутствием змееголовника данный оседлый вид не отмечен. На севере республики, где змееголовник крайне редок, вид развивается на душице.

Общее количество булавоусых чешуекрылых подгруппы широких олигофагов составляет 54 вида. Трофические связи широких олигофагов отражены в табл. 3.

К суженным монофагам в составе широких олигофагов относится пеструшка *Neptis sappho* Pall., кормовым объектом которой в зональных лесных экосистемах республики является чина весенняя (*Lathyrus vernus*), а в борových ландшафтах раakitник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*). Это позволяет выделять соответствующие ландшафтные расы вида [10].

К преимущественным монофагам было отнесено четыре вида. Из парусников это *Iphioides podalirius* L., связанный в регионе с различными видами древесно-кустарниковых розоцветных из родов *Sorbus*, *Padus*, *Prynus*, *Cerasus*, *Crataegus*. При этом на уровне конкретных ландшафтных условий, как правило, прослеживается более узкая трофическая специализация вида. В подзоне южной тайги и в борových экосистемах республики вид в естественных сообществах развивается исключительно на рябине (*Sorbus aucuparia*), в остепнённых ландшафтах южной половины региона часто отмечается связь вида с вишней степной (*Cerasus fruticosa*).

Широкую полифагию боярышница (*Aporia crataegi* L.) проявляет в условиях повышенной численности. При равновесной же плотности вида его основными кормовыми растениями являются черёмуха обыкновенная (*Padus avium*) и рябина (*Sorbus aucuparia*).

Несмотря на выраженную широту трофических связей крестоцветных белянок, установлена определённая избирательность отдельных видов. Так, откладка яиц и развитие гусениц таких миграционно активных лугово-полевых видов, как *Pontia daplidice* L. и *Euchloe ausonia* Hbn., чаще всего происходит на высоких сорно-полевых растениях – свербиге восточной (*Bunais orientalis*) и гулявнике Лёзеля (*Sisymbrium loeselii*).

К преимущественным монофагам относится *Inachis io* L., в силу преимущественного развития гусениц вида на крапиве двудомной (*Urtica dioica*). Кроме того, суженные трофические связи среди бархатниц свойственны отдельным стенотопным видам. К ним могут быть отнесены: сенница болотная (*Coenonympha tullia* Müll.), гусеницы которой развиваются на отдельных представителях семейства Осоковые (*Cyperaceae*) (*Eriophorum vaginatum*, *Carex*); *Erebia euryale* Esp., связанная преимущественно с такими наиболее характерными злаками в местах своего обитания, как *Calamagrostis obtusata* и *C. langsdorffii* и *Erebia aethiops* Esp., тяготеющая к опушечным местообитаниям с доминированием ко-

ротконожки перистой (*Brachypodium pinnatum*). Суженный кормовой спектр очевидно свойственен и буроглазке малой (*Lasiommata petropolitana* F.), реализующей в регионе два типа ландшафтно-биотопических стратегий – боровую опушечно-лугово-лесную и олиготрофно-лесо-болотную [12]. В первом случае вид связан с вейниками (*Calamagrostis*), в лесо-болотных же популяциях наблюдалась откладка яиц на осоку двудомную (*Carex dioica*) и пушицу влагилищную (*Eriophorum vaginatum*).

Таблица 3

Трофические связи дневных чешуекрылых подгруппы широких олигофагов

| Названия видов чешуекрылых | Кормовые растения |
|---|--|
| <i>Pyrgus malvae</i> L., <i>P. alveus</i> Hbn., <i>P. serratulae</i> Rmb. | <i>Agrimonia</i> , <i>Filipendula</i> , <i>Fragaria</i> , <i>Rubus</i> , <i>Alchemilla</i> , <i>Potentilla</i> , <i>Geum</i> : Rosaceae |
| <i>Heteropterus morpheus</i> Pall., <i>Carterocephalus palaemon</i> Pall., <i>C. silvicolus</i> Meig., <i>Thymelicus lineola</i> Och., <i>T. sylvestris</i> Poda, <i>Hesperia comma</i> L. и <i>Ochlodes sylvanus</i> Esp. | <i>Alopecurus</i> , <i>Brachypodium</i> , <i>Bromopsis</i> , <i>Calamagrostis</i> , <i>Dactylis</i> , <i>Phalaris</i> , <i>Elymus</i> , <i>Millium</i> , <i>Phleum</i> , <i>Poa</i> , <i>Festuca</i> : Poaceae |
| <i>Iphiclides podalirius</i> L., | <i>Sorbus</i> , <i>Padus</i> , <i>Prynus</i> , <i>Cerasus</i> , <i>Crataegus</i> : Rosaceae |
| <i>Papilio machaon</i> L., | pp. <i>Pimpinella</i> , <i>Aegopodium</i> , <i>Angelica</i> , <i>Anthriscus</i> , <i>Heracleum</i> , <i>Seseli</i> , <i>Carum</i> , <i>Daucus</i> , <i>Anethum</i> , <i>Thyselfinum</i> , <i>Pastinaca</i> : Apiaceae |
| <i>Leptidea sinapis</i> L., <i>L. juvernica</i> Will., <i>L. morsei</i> Fenth., <i>Colias hyale</i> L. | <i>Lathyrus</i> , <i>Lotus</i> , <i>Vicia</i> , <i>Medicago</i> , <i>Trifolium</i> : Fabaceae |
| <i>Aporia crataegi</i> L. | <i>Padus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Prynus</i> , <i>Malus</i> , <i>Pyrus</i> , <i>Amelanchier</i> : Rosaceae |
| <i>Pieris brassicae</i> L., <i>P. rapae</i> L., <i>P. napi</i> L., <i>Pontia daplidice</i> L., <i>Anthocharis cardamines</i> L., <i>Euchloe ausonia</i> Hbn. | <i>Brassica</i> , <i>Raphanus</i> , <i>Capsella</i> , <i>Berteroe</i> , <i>Barbarea</i> , <i>Thlaspi</i> , <i>Sisymbrium</i> , <i>Sinapis</i> , <i>Bunais</i> , <i>Erysimum</i> , <i>Eruca</i> , <i>Cardamine</i> , <i>Alliaria</i> , <i>Rorippa</i> , <i>Lepidium</i> , <i>Turritis</i> , <i>Descurainia</i> : Cruciferae |
| <i>Neptis sappho</i> Pall. | <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> : Fabaceae |
| <i>Inachis io</i> L. | порядок Крапивоцветные (Urticales) <i>Urtica</i> : Urticaceae <i>Humulus</i> : Cannabaceae |
| <i>Mellicta athalia</i> Rott., <i>M. britomartis</i> Assm., <i>M. aurelia</i> Nick., <i>M. cinxia</i> L., | порядок Норичникоцветные (Scrophulariales) <i>Plantago</i> : Plantaginaceae <i>Veronica</i> , <i>Melampyrum</i> , <i>Linaria</i> , <i>Rhinanthus</i> : Scrophulariaceae |
| <i>Melitaea phoebe</i> Den. et Schiff. | <i>Centaurea</i> , <i>Serratula</i> , <i>Cirsium</i> : Asteraceae |
| <i>Pararge aegeria</i> L., <i>Lopinga achine</i> Scop., <i>Lasiommata maera</i> L., <i>L. petropolitana</i> F., <i>Coenonympha tullia</i> Müll., <i>C. glycerion</i> Bkh., <i>C. hero</i> L., <i>C. arcania</i> L., <i>C. pamphilus</i> L., <i>Maniola jurtina</i> L., <i>Hyponephele lycaon</i> Rott., <i>Aphantopus hyperantus</i> L., <i>Erebia ligea</i> L., <i>E. euryale</i> Esp., <i>E. aethiops</i> Esp., <i>Minois dryas</i> Scop., <i>Melanargia russiae</i> Esp. | <i>Alopecurus</i> <i>Anthoxanthum</i> <i>Calamagrostis</i> <i>Brachypodium</i> <i>Elymus</i> <i>Elytrigia</i> <i>Poa</i> <i>Dactylis</i> <i>Deschampsia</i> <i>Bromopsis</i> <i>Millium</i> <i>Phleum</i> <i>Festuca</i> <i>Melica</i> <i>Stipa</i> : Poaceae |
| <i>Lopinga achine</i> Scop., <i>Lasiommata petropolitana</i> F., <i>Coenonympha tullia</i> Müll. | <i>Carex</i> , <i>Eriophorum</i> : Cyperaceae |
| <i>Thecla betulae</i> L. | <i>Padus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Prynus</i> , <i>Crataegus</i> : Rosaceae |
| <i>Cupido argiades</i> Pall., <i>C. alcetas</i> Hoffm., <i>Glaucopsyche alexis</i> Poda, <i>Cyaniris semiargus</i> Rott., <i>Polyommatus amandus</i> Schn., <i>P. icarus</i> | <i>Lotus</i> , <i>Medicago</i> , <i>Melilotus</i> , <i>Trifolium</i> , <i>Lathyrus</i> , <i>Vicia</i> : Fabaceae |

Количество представителей трофической группы полифагов в составе региональной фауны булавоусых невелико и составляет 11 видов. Трофические связи чешуекрылых данной группы отражены в табл. 4.

Таблица 4

Трофические связи дневных чешуекрылых группы полифагов

| Виды чешуекрылых | Кормовые растения |
|--|---|
| <i>Polygonia c-album</i> L. | <i>Urtica</i> : Urticaceae, <i>Salix</i> : Salicaceae |
| <i>Nymphalis vau-album</i> Den. et Schiff. | <i>Salix</i> : Salicaceae, <i>Betula</i> : Betulaceae, <i>Ulmus</i> : Ulmaceae |
| <i>Nymphalis antiopa</i> L. | <i>Betula</i> : Betulaceae, <i>Salix</i> : Salicaceae, <i>Ulmus</i> : Ulmaceae |
| <i>Vanessa atalanta</i> L. | <i>Urtica</i> : Urticaceae, <i>Humulus</i> : Cannabaceae <i>Cirsium</i> , <i>Carduus</i> : Asteraceae |
| <i>Vanessa cardui</i> L. | <i>Cirsium</i> , <i>Carduus</i> , <i>Artemisia</i> , <i>Achillea</i> : Asteraceae <i>Echium</i> : Boraginaceae <i>Verbascum</i> : Scrophulariaceae |
| <i>Melitaea diamina</i> Lang. | <i>Valeriana</i> : Valerianaceae <i>Veronica</i> , <i>Melampyrum</i> : Scrophulariaceae <i>Plantago</i> : Plantaginaceae |
| <i>Melitaea didyma</i> Esp. | <i>Plantago</i> : Plantaginaceae, <i>Veronica</i> , <i>Linaria</i> : Scrophulariaceae, <i>Centaurea</i> , <i>Artemisia</i> : Asteraceae, <i>Echium</i> : Boraginaceae |
| <i>Clossiana eunomia</i> Esp. | <i>Polygonum</i> : Polygonaceae <i>Oxycoccus</i> : Ericaceae |
| <i>Callophrys rubi</i> L. | <i>Chamaecytisus</i> , <i>Genista</i> , <i>Medicago</i> , <i>Vicia</i> : Fabaceae, <i>Rubus</i> : Rosaceae, <i>Vaccinium</i> , <i>Oxycoccus</i> : Ericaceae |
| <i>Celastrina argiolus</i> L. | <i>Frangula</i> , <i>Rhamnus</i> : Rhamnaceae, <i>Padus</i> , <i>Rubus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Filipendula</i> : Rosaceae <i>Vicia</i> , <i>Chamaecytisus</i> : Fabaceae <i>Ribes</i> : Grossulariaceae <i>Lythrum</i> : Lythraceae |
| <i>Plebejus argus</i> L. | <i>Lotus</i> , <i>Melilotus</i> , <i>Trifolium</i> , <i>Vicia</i> , <i>Lathyris</i> , <i>Astragalus</i> : Fabaceae <i>Vaccinium</i> : Ericaceae |

В целом ряде случаев полифагия носит относительный характер и видам свойственно сужение фактического трофического спектра, с проявлением тех или иных форм моно- и олигофагии. К выраженным суженным монофам относится такой вид, как *Clossiana eunomia* Esp., представленный на территории республики двумя подвидовыми комплексами – *C. e. eunomia* (Esper, 1799) и *C. e. ossiana* (Herbst, 1800) [13]. Популяции с превалированием признаков номинативного подвида установлены только на болотах с горцем змеиным (*Polygonum bistorta*). Популяционные комплексы северо-европейско-сибирского подвида *C. e. ossiana* характерны для олиготрофных болот боровых ландшафтов, где вид трофически связан с клюквой (*Oxycoccus palustris*).

Сужение трофического спектра характерно также для малинницы (*Callophrys rubi* L.), которая на фоне региональной полифагии, проявляющейся в развитии вида на представителях таких семейств, как бобовые (Fabaceae), розоцветные (Rosaceae) и вересковые (Ericaceae), проявляет выраженные тенденции к ограничению трофического спектра, определяемые её экологической изменчивостью и существованием таких основных биотопических рас, как термофильной опушечно-лугово-лесной и сфагново-болотной [12]. В первом случае вид чаще всего развивается на ракитнике русском (*Chamaecytisus ruthenicus*), а в его отсутствии или низкой плотности, изредка и на других бобовых – (*Genista tinctoria*, *Medicago falcata*, *Vicia tenuifolia*) или ещё реже на малине (*Rubus idaeus*). При этом устойчивых популяций вида, связанных исключительно с малиной, не установлено. Стабильные болотные популяции вида специализированы на массовых вересковых: *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Oxycoccus palustris*.

Более узкая ландшафтно-биотопическая трофическая специализация характерна и для голубянки аргус (*Plebejus argus* L.), имеющей в регионе помимо основной пустошно-сухолуговой экологической расы, развивающейся на разнообразных бобовых (Fabaceae) (*Lotus*, *Melilotus*, *Trifolium*, *Vicia*, *Lathyris*), также и сфагново-болотную, с питанием особей на представителях семейства вересковые

(Ericaceae) [12]. К преимущественным монофагам можно отнести *Polygonia c-album* L. и *Vanessa atalanta* L., развитие гусениц которых происходит в основном на крапиве двудомной (*Urtica dioica*).

Обобщённые данные по трофической специализации дневных бабочек Удмуртии представлены в табл. 5.

Таблица 5

Трофическая специализация дневных чешуекрылых Удмуртии

| Трофические группы и подгруппы | Число видов (%) |
|---|--------------------|
| 1. Монофаги в целом, из них: | 24 (19, 67) |
| 1.1. Истинные монофаги | 3 |
| 1.2. Условные (региональные) монофаги | 21 |
| 2. Олигофаги в целом | 87 (71,31) |
| 2.1. Узкие олигофаги в целом, из них: | 33 (27,05) |
| – суженных монофагов | 2 |
| – преимущественных монофагов | 8 |
| 2.2. Широкие олигофаги в целом, из них: | 54 (44,26) |
| – суженных монофагов | 1 |
| – преимущественных монофагов | 3 |
| – суженных олигофагов | 1 |
| 3. Полифаги в целом, из них: | 11 (9,02) |
| – суженных монофагов | 1 |
| – суженных олигофагов | 2 |
| – преимущественных монофагов | 2 |

Полученные данные говорят о том, что дневным чешуекрылым республики свойственна выраженная степень трофической специализации. Число монофагов без учёта различных форм сужения трофических связей составляет 21 вид, а с их учётом – 41 вид или 33,6 % от состава региональной фауны. В целом же преобладают виды-олигофаги, образующие трофические связи в пределах родов или семейств растений, что является характерной чертой большинства специализированных групп фитофагов, к которым относятся, в том числе и дневные чешуекрылые [4; 14]. Так, доля видов – специалистов, к которым нами отнесены моно и олигофаги, а также виды с различными формами сужения фактического трофического спектра составляет 116 видов или 90,08 % от состава региональной фауны.

Уровень трофической специализации находит отражение и в характере биотопической избирательности видов региональной фауны [15] как отражении их стратегий в освоении экологического пространства (см. табл. 6). При этом если среди монофагов подавляющее большинство (83,33 %) составляют виды с узкой биотопической избирательностью (стенотопы), то олигофаги являются преимущественно мезотопами (63,63 %).

Таблица 6

Биотопическая избирательность основных трофических групп дневных чешуекрылых Удмуртии

| Трофические группы | Уровень биотопической избирательности | | | |
|--------------------|---------------------------------------|------------------------|-----------------------|----------|
| | Стенотопы | Умеренные стенотопы | Умеренные эвритопы | Эвритопы |
| Монофаги | 20 | 3 | 1 | – |
| | | 4 | | |
| Олигофаги | 10 | 26 | 30 | 21 |
| | | 56 | | |
| Полифаги | 2 | 2 | 3 | 4 |
| | | 5 | | |
| Всего: | 32 | 65 | | 25 |

Объём установленных к настоящему времени кормовых растений булавоусых чешуекрылых республики охватывает представителей 31 семейства. Преобладающие позиции по численности чешуекрылых-консортов имеют следующие 10 семейств: злаковые – 24 вида, бобовые – 20, розоцветные – 13, фиалковые – 12, норичниковые и гречишные по 8, ивовые – 7, подорожниковые, крестоцветные и вересковые по 6. Участие растений прочих семейств в трофике бабочек региона незначительно и касается 10 % от общего состава фауны. При этом, если заметное участие злакоядных чешуекрылых в региональных фаунах в целом мало зависит от их широтно-зональных особенностей [16], то высокие численные позиции представителей, связанных с бобовыми и розоцветными, отличается в первую очередь вне бореальные фауны [17].

Что касается характера связей видов чешуекрылых с жизненными формами растений, то доминирующие позиции занимают хортобионты, включающие 93 вида, или 76,2 % от состава фауны. Незначительную долю составляют дендробионты – 11 видов (9,0 %), тамнобионты – 8 (6,5 %) и хамебионты – 3 (2,4 %). Количество видов промежуточных групп минимально: тамно-хорто и хаме-хортобионты включают по 2 вида, дендро-тамно-хорто и тамно-хаме-хортобионты – по 1 виду.

В ходе работы были получены оригинальные данные по консорциальным связям предимагинальных стадий отдельных видов дневных бабочек, расширяющие представления об их трофических связях в целом:

Iphiclides podalirius L.: вишня степная (*Cerasus fruticosa*)

Papilio machaon L.: порезник промежуточный (*Seseli libanotis*)

Neptis sappho Pall.: раKITник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*)

Polygonia c-album L.: крапива пикульниколистная (*U. galeopsifolia*), крапива Сондена (*U. sondenii*)

Aglais urticae L.: крапива пикульниколистная (*U. galeopsifolia*)

Inachis io L.: крапива пикульниковолистная (*Urtica galeopsifolia*)

Araschnia levana L.: крапива пикульниколистная (*U. galeopsifolia*), крапива Сондена (*U. sondenii*)

Brenthis daphne Den. et Schiff.: костяника (*Rubus saxatilis*)

Clossiana selenis Ev.: фиалка песчаная (*Viola arenaria*)

Erebia euryale Esp.: вейник тупоколосковый (*Calamagrostis obtusata*), вейник Лангсдорфа (*C. langsdorffii*)

Phengaris arion L.: змееголовник Рюйша (*Dracocephalum ruyschiana*)

Plebejus argyrognomon Brgstr.: астрагал серповидный (*Astragalus falcatus*)

Polyommatus daphnis Den. et Schiff.: астрагал серповидный (*Astragalus falcatus*)

Кроме того, в полевой сезон 2017 г., были сделаны наблюдения по развитию гусениц *Carcharodus alcaeae* Esp. на коровяке чёрном (*Verbascum nigrum*: Scrophulariaceae) в различных точках южной половины республики. При этом ранее данный оседлый вид неоднократно наблюдался в биотопах с отсутствием его кормового растения в регионе - хатмы тюрингической (*Lavatera thuringiaca*).

Таким образом, в ходе изучения трофических связей дневных чешуекрылых Удмуртии получен большой объём оригинальных данных, позволяющих целостно взглянуть на один из важнейших аспектов экологии данной группы фитофагов. По широте трофического спектра выражено преобладают олигофаги, что является характерным для такой специализированной группы фитофагов, как булавоусые чешуекрылые. В целом же региональная фауна отличается высокой степенью специализации видов по предпочтению кормовых растений. Доля видов с узким (монофаги) и суженным спектрами питания (суженные и преимущественные монофаги) составляет 33,6 %.

Благодарности. Автор признателен коллекционеру-любителю из г. Глазова С.К. Селезнёву за предоставление материалов по разнообразным аспектам трофических связей дневных чешуекрылых Удмуртии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Емельянов А.Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-фитофагов по кормовым растениям // Чтения памяти А. Холодовского. Л.: Наука, 1966. С. 28-65.
2. Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология: М.: Высш. шк., 1980. 416 с.
3. Баранчиков Ю. Н. Трофическая специализация чешуекрылых. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1987. 171 с.

4. Татаринов А.Г., Долгин М.М. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России. СПб.: Наука, 2001. 221 с.
5. Гордеева Т.В. Фауна и биомия высших разноусых чешуекрылых (Lepidoptera, Metaheterocera) Бурятии: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 24 с.
6. Свиридов А. В. О вековой динамике фауны чешуекрылых лесостепи: анализ данных по совкам (Lepidoptera, Noctuidae) Курской и Белгородской областей // Бюлл. МОИП. Сер. Биология. 2003. Т. 108, вып. 5. С. 3-10.
7. Коршунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2002. 424 с.
8. Львовский А.Л., Моргун Д.В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. 442 с.
9. Тихонов В.В., Страдомский Б.В., Кузнецов Г.В., Андреев С.А. Бабочки Кавказа и Юга России. URL: <http://www.babochki-kavkaza.ru> (дата обращения: 03.07.2017).
10. Адаховский Д. А. Новые данные по внутривидовой экологической изменчивости дневных бабочек (Lepidoptera: Papilioniformes) Удмуртии // Тр. Ставропольского отд. Русского энтомологического общества: материалы X Междунар. науч.-практ. интернет-конф. Ставрополь: АРГУС Ставропольского гос. Аграрного ун-та, 2017. Вып. 13. С. 30-33.
11. Баранова О.Г. Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана. Ижевск, 2002. 199 с.
12. Адаховский Д. А. Внутривидовое экологическое разнообразие видов дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Papilioniformes) на территории Удмуртии // Тр. Ставропольского отд. Русского энтомологического общества: материалы 12 Междунар. науч.-практ. интернет-конф. Ставрополь: АРГУС, 2016. С. 4-9.
13. Адаховский Д. А. Подвидовые особенности дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) на территории Удмуртии // Вопр. прикладной и региональной географии и экологии: материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2014. С. 149-155.
14. Моргун Д. В. Эколого-фаунистическое исследование булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Северного Прикаспия и Восточного Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 22 с.
15. Адаховский Д. А. Экологическая характеристика дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии. Топический аспект // Вестн. Удм. ун-та. Сер. «Биология. Науки о Земле». 2014. Вып. 4. С. 44-55.
16. Богачева И.А., Ольшванг В.Н., Замшина Г.А. Широтные градиенты трофики Macrolepidoptera Урала: роль качества корма // Экология. 2003. № 6. С. 466-471.
17. Клепиков М. А. Эколого-фаунистический обзор чешуекрылых (Lepidoptera) Верхней Волги: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2008. 22 с.

Поступила в редакцию 26.03.2018

Адаховский Дмитрий Александрович, старший преподаватель кафедры экологии и природопользования
ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет»
426034, Россия, г. Ижевск, ул. Университетская, 1 (корп. 1)
E-mail: garda2009@ Rambler.ru

D.A. Adakhovskiy

ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF DAYTIME BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA: HESPERIOIDEA, PAPILIONOIDEA) IN THE UDMURT REPUBLIC. TROPHIC ASPECT

The analysis of trophic relations of species of day butterflies of Udmurtia is carried out. It is established that the breadth of the trophic spectrum is dominated by pronounced oligophagy, which account for 87 species (71.31 %). In general, the share of professional species to which we assign mono and oligophages, as well as species with different forms of narrowing of the actual trophic spectrum is 116 species or 90.08 % of the composition of the regional fauna. The amount of specified food plants of Lepidoptera Rhopalocera of the republic covers representatives of 31 families. The conclusion is made about the expressed specialization of this group of phytophagous species.

Keywords: daytime Lepidoptera, Udmurtia, trophic connections.

REFERENCES

1. Emel'yanov A.F. [Nekotorye osobennosti raspredeleniya nasekomyh-fitofagov po kormovym rasteniyam], in *Chteniya pamyati A. Holodovskogo*. L.: Nauka, 1966, pp. 28-65 (in Russ.).
2. Bej-Bienko G.Ya. *Obshchaya entomologiya* [General entomology], M.: Vysshaya shkola, 1980, 416 p. (in Russ.).
3. Baranchikov Yu.N. *Troficheskaya specializaciya cheshuekrylyh* [Trophic specialization of Lepidoptera], Krasnoyarsk: ILiD SO AN SSSR, 1987, 171 p. (in Russ.).

4. Tatarinov A.G., Dolgin M.M. *Vidovoe raznoobrazie bulavousykh cheshuekrylykh na evropejskom Severo-Vostoke Rossii* [Species diversity of Lepidoptera Rhopalocera in the European North-East Russia], SPb.: Nauka, 2001, 221 p. (in Russ.).
5. Gordeeva T.V. *Fauna i bionomiya vysshih raznousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Metaheterocera) Buryatii* [Fauna and bionomics of higher variegated Lepidoptera (Metaheterocera) of Buryatia], Abstract of diss. Cand.Biol. sci., Novosibirsk, 2009, 24 p. (in Russ.).
6. Sviridov A.V. [On century dynamics of lepidopteran fauna of forest-steppe: analysis of data on Noctuidae (Lepidoptera, Noctuidae) of Kursk and Belgorod areas], in *Byull. MOIP. Ser. Biologicheskaya*, 2003, vol. 108, iss. 5, pp. 3-10 (in Russ.).
7. Korshunov Yu.P. *Bulavousye cheshuekrylye Severnoj Azii* [Lepidoptera Rhopalocera of Northern Asia], M.: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2002, 424 p. (in Russ.).
8. L'vovskii A.L., Morgun D.V. *Bulavousye cheshuekrylye Vostochnoj Evropy* [Rhopalocera butterflies of Eastern Europe]. M.: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2007, 442 p. (in Russ.).
9. Tihonov V.V., Stradomskii B. V. Kuznecov G. V., Andreev S. A. [The butterflies of Caucasus and South of Russia], Available at: <http://www.babochki-kavkaza.ru> (accessed: 03.27.2018) (in Russ.).
10. Adahovskii D.A. [New data on intraspecific ecological variability of day butterflies (Lepidoptera: Papilionoformes) of Udmurtia], in *Trudy Stavropol'skogo otdeleniya Russkogo e'ntomologicheskogo obshchestva: materialy X Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy internet-konferencii (5 oktyabrya 2017 g.)*. iss. 13. Stavropol': ARGUS Stavropol'skogo gos. Agrarnogo un-ta, 2017, pp. 30-33 (in Russ.).
11. Baranova O.G. *Mestnaya flora Udmurtii: analiz, konspekt, ohrana* [Local flora of Udmurtia: analysis, summary, security]. Izhevsk, 2002, 199 p. (in Russ.).
12. Adahovskii D.A. [Intraspecific ecological diversity of species of daytime butterflies (Lepidoptera: Papilionoformes) on the territory of Udmurtia], in *Trudy Stavropol'skogo otdeleniya Russkogo e'ntomologicheskogo obshchestva. Vyp. 12: Materialy IX Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy internet-konferencii (16 maya 2016 g.)*. Stavropol': ARGUS, 2016, pp. 4-9 (in Russ.).
13. Adahovskii D.A. [Features subspecies of butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) in the territory of the Udmurt Republic], in *Voprosy prikladnoj i regional'noj geografii i e'kologii (g. Izhevsk, 26-28 noyabrya 2014 g.): materialy Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunarodnym uchastiem*. Izhevsk, 2014, pp. 149-155 (in Russ.).
14. Morgun D.V. *E'kologo-faunisticheskoe issledovanie bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Severnogo Prikaspiya i Vostochnogo Kavkaza* [Ecological and faunistic study of Lepidoptera Rhopalocera (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) of North Caspian and Eastern Caucasus], Abstract of diss. Cand.Biol. sci. Moskva, 2009, 22 p. (in Russ.).
15. Adahovskii D.A. [Ecological characteristics of daytime Lepidoptera (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Udmurt Republic. Topic aspect], in *Vestn. Udm. un-ta. Seriya Biologiya. Nauki o zemle*, 2014, iss. 4, pp. 44-55 (in Russ.).
16. Bogacheva I.A., Ol'shvang V.N., Zamshina G.A. [Latitudinal gradients of trophics Macrolepidoptera of the Urals: the role of forage quality], in *E'kologiya*, 2003, no. 6, pp. 466-471 (in Russ.).
17. Klepikov M.A. *E'kologo-faunisticheskii obzor cheshuekrylykh (Lepidoptera) Verhnej Volgi* [Ecological and faunistic review of butterflies (Lepidoptera) of the Upper Volga]. Abstract of diss. Cand.Biol. sci. SPb., 2008, 22 p. (in Russ.).

Received 26.03.2018

Adahovskiy D.A., Senior lecturer at Department of Ecology and Nature Management
Udmurt State University
Universitetskaya st., 1/1, Izhevsk, Russia, 462034
E-mail: garda2009@rambler.ru