

## Зоологические исследования

УДК 595.78(470.57)(045)

Д.А. Адаховский

### ХАРАКТЕРИСТИКА ЦИКЛОВ РАЗВИТИЯ ДНЕВНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA: HESPERIOIDEA, PAPILIONOIDEA) НА ТЕРРИТОРИИ УДМУРТИИ

Проведена типология жизненных циклов булавоусых чешуекрылых Удмуртии с использованием таких эколого-биологических показателей, как продолжительность развития генерации (количество лет), уровень вольгинности на протяжении вегетационного периода, сезонные особенности вылета имаго, стадий развития, на которых осуществляется зимняя диапауза, и её территориальная приуроченность. На этом основании выделено 24 типа циклов. Преобладают виды с однолетним развитием (96,7 %) и одной генерацией на протяжении вегетационного периода (76,4 %). По срокам вылета булавоусые подразделены на 5 фенологических групп, долевое соотношение которых имеет следующий вид: весенняя – 13,8 %, предлетняя – 11,4 %, раннелетняя – 36,6 %, средне-летняя – 35,8 %, позднелетняя – 2,4 %. Зимовка видов осуществляется на всех стадиях развития с преобладанием личиночной диапаузы (61,5 %). Статус эксрегиональных мигрантов имеют 2 вида (*Vanessa atalanta* и *V. cardui*). Последний вид характеризуется бездиапаузным полициклическим развитием на протяжении года. Кроме того, рассмотрены формы проявления факультативной бивольгинности и летней диапаузы.

*Ключевые слова:* дневные чешуекрылые, циклы развития, Удмуртия.

DOI: 10.35634/2412-9518-2022-32-1-10-20

Под жизненным циклом насекомых понимается закономерная последовательность процессов развития и размножения, регулярно воспроизводящаяся в конкретных условиях среды. Основными характеристиками циклов выступают тип размножения (обоеполюй, однополюй, смешанный), характер метаморфоза (полный или неполный), состав поколений и их чередование [1]. Развитие насекомых подчинено сезонной климатической ритмике, отражением которой выступают годовые циклы развития, представляющие собой синхронное ритму климата чередование состояний активной жизнедеятельности и физиологического покоя (диапаузы в широком смысле) [2]. Требования активных стадий онтогенеза насекомых к абиотическим условиям среды в первую очередь связаны с температурными характеристиками климата и его сезонностью. При смене природных поясов от умеренного к субтропическому и тропическому можно наблюдать переход жизненных циклов видов от развития с периодом покоя, приуроченного, как правило, к холодному времени года (гетеродинамный цикл), к бездиапаузному развитию на протяжении года (гомодинамный цикл) [3]. Основной стратегией сезонных адаптаций насекомых является наиболее полное использование вегетационного периода, что находит отражение в развитии поливольгинных видов, дающих несколько последовательных поколений. Моновольгинизм свойственен представителям, развивающим за сезон лишь одно поколение, что связано с обязательным наступлением диапаузы в каждом онтогенетическом цикле независимо от внешних условий [4].

Характерным элементом циклов развития насекомых можно считать эстивацию или летнюю диапаузу. В общем случае данная форма покоя является приспособлением к перенесению неблагоприятных условий жаркого времени года. По своему характеру эстивация может быть как облигатной, генетически закреплённой, свойственной каждому поколению, так и вызванной внешними факторами, в первую очередь высокой температурой и длинным днём. В последнем случае прекращение диапаузы происходит в условиях осеннего снижения температур и укорочении дня, что указывает на её факультативность [5]. Очевидно, что с увеличением критичности погодно-климатических условий летнего периода в отношении жары и сухости воздуха данная форма адаптивного приспособления получает более выраженный характер, особенно часто встречаясь у насекомых тропиков и обитателей пустынь. С другой стороны, эстивация представлена и у обитателей умеренных широт и наблюдается как во второй половине лета, так может быть и комплексной, летне-осенне-зимней. В качестве основных причин летней диапаузы в этом случае выступает доступность и качество пищевых ресурсов, избегание прессы хищников и паразитов [5].

К диагностическим характеристикам годовых циклов развития также относится сезонность, то есть фенологическая приуроченность сроков появления имаго и, соответственно, начала размножения, что определяет онтогенетические стадии, на которых осуществляется зимняя диапауза, а также выраженность и особенности прохождения летней диапаузы. В связи с закономерной обусловленностью развития пойкилотермных организмов условиями среды и, в частности, её температурными режимами, характер жизненных циклов в отношении уровня вольтиности и сроков развития меняется в географическом масштабе, а также в рамках погодно-климатических особенностей конкретных вегетационных периодов [3].

Основными подходами, используемыми для оценки характера и специфики циклов развития чешуекрылых, являются установление сезонных особенностей лёта имаго, выражающиеся в выделении фенологических групп, рассмотрение таких показателей, как продолжительность развития генераций, их количество на протяжении вегетационного периода, а также типов и стадий диапаузирования [6-13]. Для территории Удмуртской Республики (далее УР) опубликованы данные по фенологической структуре фауны булавоусых, характеру развития видов и его изменчивости в географическом отношении [14; 15]. Целью данной работы является обобщение сведений по важнейшим показателям циклов развития булавоусых чешуекрылых с целью их типизации.

### Материалы и методы исследований

В основу работы положены материалы автора в отношении таких показателей циклов развития булавоусых чешуекрылых УР, как продолжительность генераций, уровень вольтиности и сезонные особенности вылета имаго, полученные на протяжении многолетних исследований с привлечением данных коллекционера-любителя из г. Глазова (Глазовский р-н УР) С. К. Селезнёва. Стадии зимовки видов и особенности прохождения летнего диапаузирования в основном устанавливались на основании анализа литературных источников [16-21]. Разграничение фенологических групп булавоусых основывалось на приуроченности средних многолетних сроков вылета видов (появления в случае мигрантов) к естественным этапам регионального годового цикла развития природы [22]. Оригинальные материалы по структуре весенне-летнего периода для широты г. Ижевска приведены в табл. 1 и основаны на использовании данных Ижевской метеостанции по температурам приземного слоя воздуха [23] и феномониторинговых исследований автора, полученных на площадках в г. Ижевске и его окрестностях.

### Результаты и их обсуждение

Типология циклов развития булавоусых чешуекрылых УР представлена ниже. В скобках после видового названия указывается количество поколений, развиваемых видами в регионе (отсутствует при строгой моновольтиности), средние многолетние сроки начала вылета, а также уточнения по стадиям зимовки.

**Длительность жизненных циклов.** I. Однолетний характер развития (1).

**Уровень вольтиности.** А). Моновольтиное или факультативно бивольтиное развитие (М).

Сезонные (фенологические) группы, стадии зимовки и типы циклов развития видов:

1. Весенняя феногруппа (В). Вылет видов происходит в период разгара весны, в первой-второй декаде мая.

1.1. Зимующие на стадии куколки (К): *Pyrgus malvae* (1-2) (8 мая), *Zerynthia polyxena* (2 мая), *Anthocharis cardamines* (14 мая), *Callophrys rubi* (6 мая). **Тип цикла развития: 1МВК.**

2. Предлетняя феногруппа (Прл). Вылет видов происходит преимущественно в период предлетья, во второй или чаще третьей декаде мая. Появление факультативного второго поколения происходит в период спада лета, в конце июля – начале августа.

2.1. Зимующие на стадии взрослых гусениц (Г взр): *Carterocephalus palaemon* (23 мая), *C. silvicolus* (25 мая). **Тип цикла развития: 1МПрлГ.**

2.2. Зимующие на стадии куколки (К): *Iphiclides podalirius* (1-2) (25 мая), *Pararge aegeria* (1-2) (21 мая) (не исключена также зимовка на стадии взрослых гусениц), *Lasiommata petropolitana* (16 мая) (не исключена также зимовка на стадии взрослых гусениц), *Lycaena helle* (24 мая). **Тип цикла развития: 1МПрлК.**

Таблица 1

**Фенологическая и климатологическая периодика весенне-летнего периода развития природы на территории г. Ижевска и его окрестностей**

Сезоны, периоды, этапы	Индикаторы наступления	Средняя многолетняя дата наступления, период оценки
<b>Весенний сезон</b>		
Период «Снеготаяние»	Переход суточной температуры выше 0 °С	2 апреля (1991 – 2020 гг.)
Период «Оживление весны»	Ива козья ( <i>Salix caprea</i> ) – начало цветения	19 апреля (1993 – 2021 гг.)
	Переход суточной температуры выше 5 °С	20 апреля (1991 – 2020 гг.)
Период «Разгар весны»	Берёза повислая ( <i>Betula pendula</i> ) – начало цветения	1 мая (1993 – 2021 гг.)
	Переход суточной температуры выше 10 °С	4 мая (1991 – 2020 гг.)
Период «Предлетье»	Ива козья ( <i>Salix caprea</i> ) – начало рассеивания семян	20 мая (2001 – 2021 гг.)
<b>Летний сезон</b>		
Период «Перволетье»	Переход суточной температуры выше 15 °С	28 мая (1991 – 2020 гг.)
	Шиповник майский ( <i>Rosa majalis</i> ) – начало цветения	2 июня (1999 – 2021 гг.)
Этап «Переход к разгару лета»	Иван-чай узколистый ( <i>Chamaenerion angustifolium</i> ) – начало цветения	22 июня (2001 – 2021 гг.)
Период «Разгар лета»	Липа мелколистная ( <i>Tilia cordata</i> ) – начало цветения	29 июня (2001 – 2021 гг.)
Период «Спад лета»	Иван-чай узколистый ( <i>Chamaenerion angustifolium</i> ) – начало рассеивания семян	27 июня (2011 – 2021 гг.)
	Полынь горькая ( <i>Artemisia absinthium</i> ) – начало цветения	29 июля (2001 – 2021 гг.)
<b>Осенний сезон</b>		
Период «Ранняя осень»	Переход суточной температуры ниже 15 °С	23 августа (1991 – 2020 гг.)
	Берёза повислая ( <i>Betula pendula</i> ) – появление первых жёлтых прядей	25 августа (2001 – 2021 гг.)

3. Раннелетняя феногруппа (Рл). Вылет видов происходит в период перволетия, с конца мая по вторую декаду июня.

3.1. Зимующие на стадии гусениц различных возрастов – средних (Г ср) и старших (Г взр) – вне яйцевых оболочек (Г): *Muschampia tessellum* (12 июня) (Г ср), *Pyrgus serratulae* (29 мая) (Г взр), *Heteropterus morpheus* (1-2) (11 июня) (Г ср, взр), *Ochlodes sylvanus* (1-2) (4 июня) (Г ср), *Aporia crataegi* (2 июня) (Г ср), *Limenitis populi* (18 июня) (Г ср), *Nepthis sappho* (31 мая) (1-2) (Г ср), *Melitaea athalia* (4 июня) (Г ср), *M. britomartis* (6 июня) (Г ср), *M. aurelia* (14 июня) (Г мол, ср), *M. cinxia* (29 мая) (Г взр), *M. diamina* (7 июня) (Г ср), *M. didyma* (4 июня) (Г ср, взр), *M. phoebe* (12 июня) (Г ср), *Boloria eunomia* (3 июня) (Г ср) (вид может иметь факультативное двухлетнее развитие), *B. selene* (13 июня) (Г ср), *B. euphrosyne* (1-2) (30 мая) (Г ср), *B. thore* (11 июня) (Г ср, взр), *Coenonympha glycerion* (9 июня) (1-2) (Г ср), *C. hero* (1 июня) (Г взр), *C. arcania* (11 июня) (1-2) (Г ср), *Lycaena dispar* (10 июня) (1-2) (Г ср), *L. alciphron* (11 июня) (Г мол), *L. hippothoe* (11 июня) (Г ср), *Cupido alcetas* (5 июня) (1-2) (Г взр), *Glaucopsyche alexis* (6 июня) (Г ср, взр, возможна зимовка на стадии куколки), *Phengaris arion* (13 июня) (Г взр), *Agriades optilete* (17 июня) (Г ср), *Eumedonia eumedon* (3 июня) (Г ср), *Aricia artaxerxes* (5 июня) (1-2) (Г ср), *Cyaniris semiargus* (6 июня) (Г ср), *Polyommatus amandus* (5 июня) (Г мол). **Тип цикла развития: 1МРлГ.**

3.2. Зимующие на стадии гусениц первого возраста в яйцевых оболочках (Гя): *Driopa mnemosyne* (31 мая), *Satyrium pruni* (13 июня), *Plebejus argus* (12 июня). **Тип цикла развития: 1МРлГя.**

3.3. Зимующие на стадии имаго за пределами региона (Иэкс): *Vanessa atalanta* (3 июня) (зимовка в большинстве своём протекает эксрегионально). **Тип цикла развития: 1МРл Иэкс.**

4. Среднелетняя феногруппа (Сл). Вылет видов происходит в начале разгара лета, с последней декады июня по начало июля.

4.1. Зимующие на стадии молодых гусениц (Г мол) или гусениц более поздних возрастов: *Carcharodus floccifera* (1-2) (27 июня), *Pyrgus alveus* (1-2) (19 июня) (возможна зимовка на разных стадиях), *T. sylvestris* (22 июня), *Colias palaeno* (24 июня) (Г ср), *Apatura iris* (27 июня), *A. ilia* (1-2) (26 июня), *Limenitis camilla* (21 июня) (Г мол), *Argynnis paphia* (28 июня), *A. laodice* (2 июля) (Г мол, Гя), *Speyeria aglaja* (20 июня), *Boloria titania* (22 июня), *B. aguilonaris* (23 июня), *Lopinga achine* (14 июня) (Г ср), *Lasiommata maera* (16 июня) (1-2) (Г ср), *Coenonympha tullia* (23 июня) (Г ср), *Maniola jurtina* (25 июня), *Hyponephele lycaon* (9 июля), *Aphantopus hyperanthus* (21 июня) (Г ср), *Erebia eathriops* (7 июля), *Minois dryas* (5 июля), *Melanargia russiae* (18 июня), *Phengaris nausithous* (2 июля), *P. alcon* (25 июня), *P. telejus* (28 июня), *Aricia nicias* (25 июня). **Тип цикла развития: 1МСлГ.**

4.2. Зимующие на стадии гусениц первого возраста в яйцевых оболочках (Гя): *Thymelicus lineola* (1 июля), *Parnassius apollo* (24 июня), *Fabriciana niobe* (21 июня), *F. adippe* (22 июня), *Brenthis ino* (17 июня), *B. daphne* (21 июня), *Favonius quercus* (23 июня), *Satyrium w-album* (27 июня), *S. spini* (27 июня), *S. ilicis* (25 июня), *Lycaena virgaureae* (25 июня), *Polyommatus daphnis* (15 июля). **Тип цикла развития: 1МСлГя.**

4.3. Зимующие на стадии имаго в пределах региона (И), вступающие в размножение после зимней диапаузы с ранневесеннего периода (Рв): *Gonepteryx rhamni* (4 июля), *Nymphalis vaualbum* (5 июля), *N. xanthomelas* (26 июня), *Aglais io* (1-2) (11 июля). **Тип цикла развития: 1МСл-РвИ.**

5. Позднелетняя феногруппа (Пл). Вылет видов происходит, как правило, в начале периода спада лета, с конца июля – начала августа.

5.1. Зимующие на стадии гусениц первого возраста в яйцевых оболочках (Гя): *Hesperia comma* (24 июля), *Thecla betulae* (28 июля). **Тип цикла развития: 1МПлГя.**

5.2. Зимующие на стадии имаго в пределах региона (И), вступающие в размножение после зимней диапаузы с ранневесеннего периода (Рв): *Nymphalis antiopa* (23 июля). **Тип цикла развития: 1МПл-РвИ.**

#### Уровень вольтинности. Б). Поливольтинное развитие (П).

Сезонные (фенологические) группы, стадии зимовки и типы циклов развития видов:

1. Весенняя феногруппа (В). Вылет первого поколения видов происходит в период разгара весны, в первой-второй декаде мая. Вторая генерация вылетает в период разгара лета, в последней декаде июня или в первой декаде июля. Особи третьих и особенно четвертых поколений большинства видов группы, как правило, факультативны, их появление зависит от общей теплообеспеченности вегетационного сезона. Представители третьего поколения появляются на протяжении спада лета, с последней декады июля по первую декаду августа. Особи четвертого поколения вылетают в высокотеплообеспеченные годы в начале периода ранней осени, с последней декады августа по первую декаду сентября.

1.1. Зимующие на стадии куколки (К): *Papilio machaon* (2-3) (13 мая), *Leptidea juvernica* (2-3) (6 мая), *Pieris brassicae* (2-3) (6 мая), *P. rapae* (3-4) (3 мая), *P. napi* (3-4) (3 мая), *Pontia daplidice* (3-4) (11 мая) (в связи с низкой результативностью зимовки предимагинальных стадий вида в регионе его возобновление носит преимущественно эксрегиональный характер), *Euchloe ausonia* (2) (6 мая), *Arashnia levana* (2-3) (7 мая), *Celastrina argiolus* (2-3) (5 мая). **Тип цикла развития: 1ПВК.**

1.2. Зимующие на стадии взрослой гусеницы (Г): *Carcharodus alceae* (2-3) (17 мая), *Issoria lathonia* (3-4?) (16 мая), *Clossiana dia* (2-3) (15 мая), *Cupido argiades* (2-3) (14 мая). **Тип цикла развития: 1ПВГ.**

2. Предлетняя феногруппа (Прл). Вылет (появление) первого поколения видов происходит преимущественно в период предлетья, во второй или чаще третьей декаде мая. Вторая генерация группы в зависимости от видовой специфики вылетает на протяжении июля. Третье поколение, имеющее факультативный характер и развивающееся в годы с повышенным температурным фоном, вылетает со второй половины августа до начала сентября.

2.1. Зимующие на стадии куколки (К): *Leptidea sinapis* (2) (23 мая), *Leptidea morsei* (2) (24 мая). **Тип цикла развития: 1ППРлК.**

2.2. Зимующие на стадии гусениц старших возрастов (Г): *Erynnis tages* (2) (25 мая) (Г взр), *Clossiana selenis* (2) (23 мая) (Г взр), *Coenonympha pamphilus* (1 – южная тайга, 2-3 – подтайга) (24 мая) (Г взр), *Lycaena phlaeas* (2-3) (24 мая) (Г взр), *L. tityrus* (2-3) (26 мая) (Г ср, Г взр). **Тип цикла развития: 1ППРлГ.**

2.3. Виды с бездиапаузным развитием (БД) на протяжении года (экспоясные мигранты): *Vanessa cardui* (2-3) (26 мая). Тип цикла развития: **1ППРлБД.**

3. Раннелетняя феногруппа (Рл). Вылет первого поколения видов происходит в период первого лета, с конца мая по начало июня. Вторые генерации в среднем появляются с конца июля. Третье поколение, имеющее факультивный характер и развивающееся в годы с повышенным температурным фоном, вылетает в конце августа – начале сентября.

3.1. Зимующие на стадии куколки (К): *Cupido minimus* (2) (13 июня). **Тип цикла развития: 1ПРлК.**

3.2. Зимующие на стадии гусениц разных возрастов (Г): *Colias hyale* (3) (30 мая) (Г ср, Г взр) (в связи с низкой результативностью зимовки предимагинальных стадий вида в регионе его возобновление носит преимущественно эксрегиональный характер), *C. myrmidone* (2-3) (30 мая) (Г мол), *Polyommatus icarus* (2-3) (6 июня) (Г взр). **Тип цикла развития: 1ПРлГ.**

3.3. Зимующие на стадии гусениц первого возраста в яйцевых оболочках (Гя): *Plebejus argyrognomon* (2) (3 июня), *P. idas* (2) (8 июня). **Тип цикла развития: 1ПРлГя.**

3.4. Зимующие на стадии имаго в пределах региона (И), вступающие в размножение после зимней диапаузы с ранневесеннего периода (Рв): *Aglais urticae* (2) (10 июня). **Тип цикла развития: 1ПРл-РвИ.**

4. Среднелетняя феногруппа (Сл). Характерен вылет в начале разгара лета, с последней декады июня по начало июля.

4.1. Зимующие в стадии имаго (И): *Polygonia c-album* (2) (24 июня). **Тип цикла развития: 1ПСлИ.**

**Длительность жизненных циклов. II. Двухлетний характер развития (2).**

**Уровень вольтинности. А) Моновольтинное развитие (М).**

Сезонные (фенологические) группы, стадии зимовки и типы циклов развития видов:

1. Раннелетняя феногруппа (Рл). Вылет видов происходит в период первого лета, с конца мая до середины июня.

1.1. Зимующие на стадии гусениц разных возрастов (Г): *Euphydryas maturna* (30 мая), *E. intermedia* (11 июня). Первая зимовка происходит на стадии молодых гусениц, вторая – на стадии гусениц среднего и старшего возраста. Кроме того, как показывают наблюдения и литературные данные, в отдельных случаях первая зимовка *Euphydryas maturna* протекает на стадии гусениц среднего возраста, что определяет возможность реализации также однолетнего жизненного цикла вида в регионе. **Тип цикла развития: 2МРлГ.**

2. Среднелетняя феногруппа (Сл). Вылет видов происходит в конце июня – начале июля, в период разгара лета.

2.1. Зимующие на стадии гусениц в яйцевых оболочках и вне их (ГяГ): *Erebia ligea* (24 июня), *E. euryale* (1 июля). Первая зимовка протекает на стадии гусениц в яйцевых оболочках, вторая на стадии гусениц среднего и старшего возраста. В связи с двухлетним циклом развития, лёт *Erebia ligea* на территории региона приходится на нечётные годы. По чётным годам вид регистрируется большей частью в северной половине республики и в заметно меньшей численности. Вылет *E. euryale* в регионе приходится только на нечётные годы. **Тип цикла развития: 2МСлГяГ.**

Результаты обобщения полученных данных по циклам развития булавоусых региона представлены в табл. 2. Сокращения в наименовании циклов см. выше по тексту.

Таким образом, может быть выделено 24 типа циклов развития булавоусых чешуекрылых в УР, установленных на основании таких критериев, как продолжительность развития генерации, их количество на протяжении вегетационного периода, сезонности появления имаго, стадий, на которых осуществляется зимняя диапауза, и их территориальной приуроченности. Однолетний характер циклов свойственен подавляющему количеству видов (119 или 96,7 %), преобладание имеют представи-

тели с моновольтинным развитием (94 или 76,4 %), доля облигатно поливольтинных булавоусых составляет 23,6 %. Вылет имаго и начало этапа размножения видов охватывает период с начала разгара весны до конца лета с пиком на протяжении ранне- и среднелетних фенопериодов. Зимняя диапауза осуществляется на различных онтогенетических стадиях развития булавоусых с доминированием гибернации на стадии гусениц различного возраста (61,5 % от состава).

Таблица 2

## Элементы и типология циклов развития булавоусых чешуекрылых Удмуртии

Сезонные группы	Продолжительность развития, уровень вольтинности, стадии зимовки				Типы циклов развития (число видов)
	Гус (Я)	Гусеница	Куколка	Имаго	
Однолетнее развитие, моновольтинность – 90 видов					
Весенняя	–	–	4	–	1МВК (4)
Предлетняя	–	2	4	–	1МПрлГ (2), 1МПрлК (4)
Раннелетняя	3	32	–	1	1МРлГ (32), 1МРлГя (3), 1МРлИэкс (1)
Среднелетняя	12	25	–	4	1МСлГ (25), 1МСлГя (12), 1МСл-РВИ (4)
Позднелетняя	2	-	–	1	1МПлГ(я) (2), 1МПл-РВИ (1)
Однолетнее развитие, поливольтинность – 28 видов*					
Весенняя	–	4	9	–	1ПВГ (4), 1ПВК (9)
Предлетняя**	–	5	2	–	1ППрлГ (5), 1ППрлК (2)
Раннелетняя	2	3	1	1	1ПРлГ(я) (2), 1ПРлГ (3), 1ПРлК (1), 1ПРл-РВИ (1)
Среднелетняя	–	–	–	1	1ПСлИ (1)
Двухлетнее развитие, моновольтинность – 4 вида					
Раннелетняя	–	2	–	–	2МРлГ (2)
Среднелетняя	***	2	–	–	2МСлГяГ (2)
Всего: число видов / %	19 / 15,6	75 / 61,5	20 / 16,4	8 / 6,5	

Примечание: \*, \*\*Группа включает также репейницу (*Vanessa cardui*). \*\*\* Первая зимовка *Erebia ligea*, *E. euryale*, проходит на стадии гусениц в яйцевых оболочках.

В сравнительном отношении важнейшими особенностями циклов развития булавоусых на территории УР, относящейся к югу лесной зоны, является заметное участие облигатно поливольтинных представителей, доля которых начинает резко снижаться, начиная со средней тайги [10]. В более южных регионах, в лесостепной и степной зонах, происходит лишь незначительный рост участия поливольтинных видов [11; 18], что подчёркивает переходный, бореально-суббореальный характер региональной фауны [24; 25], проявляемой как в фаунистическом, так и в эколого-биологическом отношениях.

Одной из характеристик циклов развития является их изменчивость, отражающая поливариантность их реализации на фоне флуктуаций погодно-климатических факторов, особенностей географических условий и онтогенетического полиморфизма популяций [26]. Изменчивости подвержены такие критерии циклов, как продолжительность развития генераций, характер вольтинности, стадии осуществления зимовки, сроки начала и продолжительность репродуктивного периода. В наших исследованиях установлены характерные вариации уровня вольтинности среди целого ряда облигатно поливольтинных и моновольтинных представителей булавоусых региона, обусловленные в первую очередь температурными режимами вегетационного периода. Так, модификацией моновольтинного типа развития может служить факультативный бивольтинизм, проявляющийся в ускоренном развитии части особей популяций моноциклических в данных природных условиях представителей, а также за счёт выхода их стадий из летней диапаузы. Численность факультативного поколения, как правило, существенно ниже основного, а распределение спорадичнее. Факторами данного явления выступают в первую очередь благоприятные погодные характеристики вегетационного периода, выражающиеся в положительных температурных аномалиях. На это указывает и закономерное появле-

ние дополнительных поколений у поливольтинных видов в данных условиях. Кроме того, очевидно, что для ряда видов играют роль общие и частные, внутрорегиональные географические причины, связанные с особенностями расположения ареалов видов. За период исследований факультативная бивольтинность установлена у 17 представителей региональной фауны. Они могут быть сгруппированы следующим образом:

1. Виды, достаточно регулярно развивающие второе поколение по всей территории республики, включая годы со средней теплообеспеченностью. Вылет факультативного поколения не отмечается лишь в условиях выраженных отрицательных температурных аномалий вегетационного периода: *Pararge aegeria*. В связи с этим данный вид на территории региона может быть отнесён к разряду квазибивольтинных.

2. Виды, относительно регулярно развивающие второе поколение, преимущественно в годы с положительными температурными аномалиями вегетационного периода, а также чаще в южной половине республики: *Iphiclides podalirius*, *Nepthis sappho*, *Lycaena dispar*, *Aricia artaxerxes*.

3. Виды, у которых второе поколение развивается крайне редко и нерегулярно, в основном в годы с выраженными положительными температурными аномалиями вегетационного периода: *Carcharodus floccifera*, *Pyrgus malvae*, *P. alveus*, *Heteropterus morpheus*, *Ochlodes sylvanus*, *Apatura ilia*, *Aglais io*, *Boloria euphrosyne*, *Lasiommata maera*, *Coenonympha glycerion*, *C. arcania*, *Cupido alcetas*.

Как указывалось выше, летнее диапаузирование у насекомых и чешуекрылых является, в частности, формой приспособления к перенесению неблагоприятных условий вегетационного сезона. Сигнальными факторами её индуцирования выступают температура, фотопериод, трофические (отсутствие или неподходящее качество кормовых объектов) и прочие биоценоотическими причины. Протяженность эстивации может охватывать небольшой промежуток времени в летний период либо быть более продолжительной как в рамках вегетационного периода в целом, так и быть комплексной летне-осенней, переходящей в зимнее диапаузирование. Индикатором эстивации служит прекращение развития предимагинальных стадий, а также впадение имаго в оцепенение. Как и в отношении гибернации, стадии осуществления летней диапаузы и её место в онтогенезе строго определены [5].

На основании обобщения литературных данных и полевых наблюдений могут быть сделаны следующие обобщения, касающиеся стадий прохождения и выраженности летней диапаузы у булавоусых региона:

1. Эмбриональная летне-осенняя диапауза (яйцо или гусеница в яйце): *Thymelicus lineola*, *Hesperia comma*, *Parnassius apollo*, *Driopa mnemosyne*, *Argynnis laodice* (возможна также на стадии гусениц первого возраста), *Fabriciana niobe*, *F. adippe*, *Brenthis ino*, *B. daphne*, *Erebia ligea*, *E. euryale*, *Favonius quercus*, *Satyrium pruni*, *S. w-album*, *S. spini*, *S. ilicis*, *Lycaena virgaureae*, *Plebejus argus*, *Plebejus argyrognomon*, *P. idas*, *Polyommatus daphnis*.

2. Летне-осенняя диапауза, осуществляемая на стадии молодых гусениц: *Pyrgus alveus* (возможно и на стадии гусениц среднего возраста), *Thymelicus sylvestris*, *Limenitis camilla* (возможно и на стадии гусениц среднего возраста), *Argynnis paphia*, *Speyeria aglaja*, *Boloria titania*, *Boloria aguilonaris*, *Maniola jurtina*, *Hyponphele lycaon*, *Erebia eathiops*, *Minois dryas*, *Melanargia russiae*, *Aricia nicias*, *Polyommatus amandus*.

3. Летне-осенняя диапауза, осуществляемая на стадии гусениц средних возрастов: *Limenitis populi*, *Boloria eunomia*, *B. selene*, *Lasiommata maera*, *Lopinga achine*, *Coenonympha hero*, *C. arcania*, *Agriades optilete*, *Eumedonia eumedon*, *Aricia artaxerxes*, *Cyaniris semiargus*.

4. Куколичная летне-осенняя диапауза: *Zerynthia polyxena*, *Iphiclides podalirius*, *Papilio machaon* (второе и третье поколение), *Euchloe ausonia* (первое поколение на севере региона, второе – в южной половине), *Anthocharis cardamines*, *Lasiommata petropolitana*, *Callophrys rubi*, *Lycaena helle*, *Celastrina argiolus*, *Glaucopsyche alexis*.

5. Имагинальная диапауза.

5.1. Виды с диапаузой у части особей популяций:

Крушинница (*Gonepteryx rhamni*). Как правило, после вылета поколения текущего года вид отмечается на протяжении июля-августа, а также осеннего сезона. На протяжении этого периода численность крушинницы испытывает умеренные колебания, что может указывать на неоднократное фракционное диапаузирование части особей.

Траурница (*Nymphalis antiopa*). После вылета поколения текущего года, происходящего в конце июля – начале августа, вид практически ежегодно отмечается на протяжении конца лета и отчасти

начала осени. Так, при выраженном подъёме численности в 2008 г. он был массовым и обычным в этот период, регистрируясь в различных, в том числе открытых ландшафтах. Выраженный спад численности происходит с началом осени, когда вид становится заметно более малочисленным на фоне многих зимующих в стадии имаго булавоусых региона (*Gonepteryx rhamni*, *Polygonia c-album*, *Aglais urticae*, *A. io*). В целом же более высокая и регулярная встречаемость вида в весенний период указывает на наличие позднелетне-осенней диапаузы у части особей региональных популяций.

Павлиний глаз (*Aglais io*). После вылета поколения текущего года в июле и августе вид регулярно отмечается в характерных биотопах с различными значениями численности. Обычной и массовой бабочка была в августе 2008, а также в 2015–2020 гг. С другой стороны, в 2021 г. вид был обычен до третьей декады июля и единичен в августе и на протяжении осеннего периода лёта. Подобные колебания численности были отмечены в 2007, 2009, 2010, 2012, 2014 гг. Это может указывать на наличие летне-осенней диапаузы у части особей популяций, основным фактором которой выступают жаркие погодные условия.

#### 5.2. Виды с выраженной диапаузой:

Многоцветница v-белое (*Nymphalis vaualbum*). Вылет поколения текущего года происходит обычно с конца первой или во второй декаде июля, в период разгара лета. Во время вылета вид может образовывать локальные скопления, обычно регистрируемые на протяжении 1-2 недель. В последующий период на протяжении июля и особенно августа встречаемость вида достаточно резко падает. В августе вид отмечен лишь однажды: 01.08.2009 г. Встреч вида в осенний период, на протяжении сентября-октября не установлено. Имеющие данные указывают на выраженную, непрерываемую летне-осеннюю диапаузу многоцветницы, переходящую в зимнюю.

Многоцветница чёрно-рыжая (*Nymphalis xanthomelas*). После вылета поколения текущего года вид отмечается на протяжении июля, активно мигрируя в этот период. С августа встречаемость вида резко падает, что было хорошо заметно в период вспышки численности, продолжавшейся в регионе с 2004 по 2014 гг. Встреч вида во вторую половину августа не зарегистрировано. Вновь вид начинает регистрироваться с начала сентября и совместно с активными в этот период булавоусыми отмечается по тёплым дням вплоть до первой-второй декады октября. Приведённые данные указывают на выраженную позднелетнюю диапаузу, прерывающуюся с наступлением осеннего сезона.

## Заключение

Проведена типология жизненных циклов булавоусых чешуекрылых Удмуртии, основанная на использовании таких эколого-биологических показателей, как продолжительность развития генерации (количество лет), уровень вольтиности на протяжении вегетационного периода, сезонные особенности вылета имаго и начала периода размножения, стадии развития, на которых осуществляется зимняя диапауза, и её территориальная приуроченность. На этом основании выделено 24 типа циклов. Выявлено преобладают виды с однолетним развитием (96,7 %) и одной генерацией на протяжении вегетационного периода (76,4 %). Доля облигатно поливольтинных булавоусых составляет 23,6 %. По срокам вылета булавоусые подразделены на 5 фенологических групп, долевого соотношения которых имеет следующий вид: весенняя – 13,8 %, предлетняя – 11,4 %, раннелетняя – 36,6 %, среднелетняя – 35,8 %, позднелетняя – 2,4 %. Зимовка видов осуществляется на всех стадиях развития с преобладанием личиночной диапаузы (61,5 %). Рассмотрена такая форма изменчивости циклов моновольтинных представителей, как проявление факультативной бивольтиности. Значительное участие в составе фауны облигатно поливольтинных видов указывает на её выраженные южные черты.

## Благодарности

Автор признателен коллекционеру-любителю из г. Глазова С. К. Селезнёву за предоставленные сведения по особенностям развития булавоусых в северной части республики.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных / И. Х. Шарова. – М.: ВЛАДОС, 2002. – 592 с.
2. Данилевский, А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых / А. С. Данилевский. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. – 243 с.

3. Саулич, А. Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения / А. Х. Саулич. – СПб.: Из-во СПбГУ, 1999. – 247 с.
4. Саулич, А. Х. Моновольтизм у насекомых и его регуляция / А. Х. Саулич, Т.В. Волкович // Энтомологическое обозрение. – 1996. – Т. 65, № 2. – С. 244–258.
5. Саулич А. Х, Мусолин Д. Л. Летняя диапауза как особая сезонная адаптация насекомых: разнообразие форм проявления, механизмы контроля и экологическое значение / А. Х. Саулич, Д. Л. Мусолин // Энтомологическое обозрение. – 2017. – Т. 96, № 4. – С. 665–703.
6. Щёткин, Ю. Л. Высшие чешуекрылые песков Вахшской долины: (Lepidoptera: Rhopalocera и Heterocera) / Ю. Л. Щёткин. – Душанбе: Изд-во АН Таджикской ССР, 1965. – 194 с.
7. Фалькович, М. И. Сезонное развитие пустынных чешуекрылых (Lepidoptera) Средней Азии и его историко-фаунистический анализ / М. И. Фалькович // Энтомологическое обозрение. – 1979. – Т. 58, № 2. – С. 260–281.
8. Сачков, С. А. Сезонная динамика и годовые циклы чешуекрылых Самарской Луки / С. А. Сачков // Бюл. Самарская Лука. – 1996. – №8. – С. 40–63.
9. Аникин, В. В. Экологический обзор чешуекрылых (Lepidoptera) Нижнего Поволжья. I / В. В. Аникин // Энтомологическое обозрение. – 1999. – Т. 76, № 2. – С. 304–317.
10. Татарин, А. Г. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России / А. Г. Татарин, М. М. Долгин. – СПб.: Наука, 2001. – 244 с.
11. Большаков, Л. В. Фенологические особенности булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) в Тульской и сопредельных областях / Л. В. Большаков // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 2002. – Т. 107, № 4. – С. 22–29.
12. Сасова, Л. Е. Сезонные аспекты населения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) в широколиственных лесах Уссурийского заповедника / Л. Е. Сасова, А. Б. Мартыненко // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. – 2007. – № 10. – С. 156–161.
13. Клепиков, М. А. Эколого-фаунистический обзор чешуекрылых (Lepidoptera) Верхней Волги: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М. А. Клепиков. – СПб., 2008. – 22 с.
14. Адаховский, Д. А. Фенологические особенности булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии / Д. А. Адаховский // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. – 2005. – Т. 15, № 10. – С. 71–80.
15. Адаховский, Д. А. Сезонные циклы развития дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) на территории Удмуртии и их географические особенности / Д. А. Адаховский // Наука в Удмуртии. – 2015. – Т. 73, № 3. – С. 15–19.
16. Коршунов, Ю. П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии / Ю. П. Коршунов. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2002. – 424 с.
17. Львовский, А. Л. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы / А. Л. Львовский, Д. В. Моргун. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. – 442 с.
18. Бабочки Кавказа и Юга России / В. В. Тихонов, Б. В. Страдомский, Г. В. Кузнецов, С. А. Андреев. – URL: <http://www.babochki-kavkaza.ru> (дата обращения: 17.01.2022)
19. Schmetterlinge und ihre Ökologie. – URL: <http://www.pyrgus.de/> (дата обращения: 25.02.2022)
20. Mapování a ochrana motýlů České republiky. – URL: <http://www.lepidoptera.cz> (дата обращения: 26.02.2022)
21. Artfakta. – URL: <http://www.artfakta.se> (дата обращения: 17.06.2019)
22. Адаховский, Д. А. Календарь сезонного развития природы г. Ижевска и его окрестностей / Д. А. Адаховский // Экология и природопользование на территории города Ижевска. Ижевск: Институт компьютерных исследований. – 2018. – С. 217–222.
23. Погода и климат. – URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (дата обращения: 05.09.2021).
24. Адаховский, Д. А. Ареалографическая структура и зонально-региональные особенности фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии / Д. А. Адаховский // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о земле. – 2010. – Т. 20, № 2. – С. 16–25.
25. Адаховский, Д. А. Особенности широтной географической структуры региональных фаун дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Русской равнины на градиенте зональных условий лес-степь / Д. А. Адаховский // Вестн. Удм. ун-та Сер. Биология. Науки о земле. – 2016. – Т. 26, вып. 3. – С. 66–82.
26. Маталин, А. В. Типология жизненных циклов жуков (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики / А. В. Маталин // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86, № 10. – С. 1196–1220.

Поступила в редакцию 04.03.2022

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*

**CHARACTERISTICS OF THE DEVELOPMENT CYCLES OF DIURNAL LEPIDOPTERA  
(LEPIDOPTERA: HESPERIOIDEA, PAPILIONOIDEA) ON THE TERRITORY OF UDMURTIA**

DOI: 10.35634/2412-9518-2022-32-1-10-20

The typology of the life cycles of diurnal lepidoptera of Udmurtia is carried out using such ecological and biological indicators as the duration of generation development (number of years), the level of voltinism during the growing season, seasonal features of the imago flight, development stages at which the winter diapause occurs and its territorial confinement. On this basis, 24 types of cycles have been singled out. Species with annual development (96.7 %) and one generation during the growing season (76.4 %) are strongly predominant. According to the timing of flight, the bulbous are divided into 5 phenological groups, the proportion of which is as follows: spring – 13.8 %, pre-summer – 11.4 %, early-summer – 36.6 %, mid-summer – 35.8 %, late-summer – 2.4 %. Wintering of species is carried out at all stages of development with a predominance of larval diapause (61.5 %). Such species as *Vanessa atalanta* and *V. cardui* have the status of ex-regional migrants. The latter species is characterized by diapause-free polycyclic development throughout the year. In addition, the forms of facultative bivoltinism and summer diapause are considered.

*Keywords:* diurnal Lepidoptera, development cycles, Udmurtia.

REFERENCES

1. Sharova I.H. *Zoologiya bespozvonochnykh* [Zoology of invertebrates], Moscow: VLADOS Publ., 2002, 592 p. (in Russ.).
2. Danilevskiy A.S. *Fotoperiodizm i sezonnoe razvitie nasekomykh* [Photoperiodism and seasonal insect development], Leningrad: Izd-vo LGU, 1961, 243 p. (in Russ.).
3. Saulich A.Kh. *Sezonnoe razvitie nasekomykh i vozmozhnosti ikh rasseleniya* [Seasonal development of insects and the possibilities of their settlement], St. Petersburg: SPbGU Publ., 1999, 247 p. (in Russ.).
4. Saulich A.H., Volkovich T.V. [Monovoltinism and its regulation in insects], in *Entomologicheskoe obozrenie*, 1996, vol. 65, no. 2, pp. 244-258 (in Russ.).
5. Saulich A.H., Musolin D.L. [Summer diapause as a special seasonal adaptation in insects: diversity of forms, control mechanisms and ecological importance], in *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological Review], 2017, vol. 96, no. 4, pp. 665-703 (in Russ.).
6. Shchetkin Yu.L. *Vysshie cheshuekrylye peskov Vakhshskoy doliny: (Lepidoptera: Rhopalocera i Heterocera)* [Higher lepidoptera of the sands of the Vakhsh Valley: (Lepidoptera: Rhopalocera and Heterocera)], Dushanbe: AN Tadzhikskoy SSR Publ., 1965, 194 p. (in Russ.).
7. Fal'kovich M.I. *Sezonnoe razvitie pustynnykh cheshuekrylykh (Lepidoptera) Sredney Azii i ego istoriko-faunisticheskiy analiz* [Seasonal development of desert Lepidoptera Central Asia and its historical and faunal analysis], in *Entomologicheskoe obozrenie*, 1979, vol. 58, no. 2, pp. 260-281 (in Russ.).
8. Sachkov S.A. [Seasonal dynamics and annual cycles of lepidoptera of the Samara Onion], in *Byulleten' Samarskaya Luka*, 1996, no. 8, pp. 40-63 (in Russ.).
9. Anikin V.V. [Ecological review of the Lepidoptera of the Lower Volga area. I], in *Entomologicheskoe obozrenie*. 1999, vol. 76, no. 2, pp. 304-317 (in Russ.).
10. Tatarinov A.G., Dolgin M.M. *Vidovoe raznoobrazie bulavousykh cheshuekrylykh na evropeyskom Severo-Vostoke Rossii* [Species diversity of bulbous lepidoptera in the European Northeast of Russia], St. Petersburg: Nauka Publ., 2001, 244 p. (in Russ.).
11. Bol'shakov L.V. [Phenological features of pin-whiskered Lepidoptera (Lepidoptera, Rhopalocera) in Tula and adjacent regions], in *Byul. MOIP. Otd. biol.* 2002, vol. 107, no. 4, pp. 22-29 (in Russ.).
12. Sasova L.E., Martynenko A.B. [Season aspects of daytime lepidopterous (lepidoptera, diurna) population in broad-leaved forests of ussuriysky reserve], in *Vestn. Orenburg. Gos. Ped. Univ.*, 2007, no. 10, pp. 156-161 (in Russ.).
13. Klepikov M.A. [Ecological and faunal review of Lepidoptera Upper Volga], Abstract of diss. Cand. Biol. sci., St. Petersburg, 2008, 22 p. (in Russ.).
14. Adakhovskiy D.A. [Phenological features of pin-whiskered Lepidoptera (Lepidoptera, Rhopalocera) Udmurtia], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biologiya*, 2005, vol. 15, no. 10, pp. 71-80 (in Russ.).
15. Adakhovskiy D.A. [Seasonal cycles of development of diurnal Lepidoptera (Lepidoptera, Rhopalocera) on the territory of Udmurtia and their geographical features], in *Nauka v Udmurtii*, 2015, vol. 73, no.3, pp. 15-19 (in Russ.).
16. Korshunov Yu.P. *Bulavousye cheshuekrylye Severnoy Azii* [Diurnal Lepidoptera of Northern Asia], Moscow: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2002, 424 p. (in Russ.).
17. L'vovskiy A.L., Morgun D.V. *Bulavousye cheshuekrylye Vostochnoy Evropy* [Diurnal Lepidoptera of Eastern Europe], Moscow: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2007, 442 p. (in Russ.).

18. Tihonov V.V., Stradomskij B.V. Kuznecov G.V., Andreev S.A. *Babochki Kavkaza i Yuga Rossii* [Butterflies of the Caucasus and Southern Russia], Available at: <http://www.babochki-kavkaza.ru> (accessed: 17.01.2022) (in Russ.).
19. Schmetterlinge und ihre Ökologie. Available at: <http://www.pyrgus.de/> (accessed: 25.02.2022)
20. Mapování a ochrana motýlů České republiky. Available at: <http://www.lepidoptera.cz> (accessed: 26.02.2022)
21. Artfakta. Available at: <http://www.artfakta.se> (accessed: 17.06.2019)
22. Adakhovskiy D.A. *Kalendar' sezonogo razvitiya prirody g. Izhevsk i ego okrestnostey* [Calendar of seasonal nature development in Izhevsk and its environs], in *Ekologiya i prirodnopol'zovanie na territorii goroda Izhevsk*, Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy Publ., 2018, pp. 217-222 (in Russ.).
23. *Pogoda i klimat* [Weather and climate], Available at: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (accessed: 05.09.2021) (in Russ.).
24. Adakhovskiy D.A. [Structure of areas both zone and regional features of fauna butterflies (lepidoptera, rhopalocera) of Udmurtia], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biologiya. Nauki o zemle*, 2010, vol. 20, no. 2, pp. 16-25 (in Russ.).
25. Adakhovskiy D.A. [Features of latitudinal geographical structure of the regional faunas of diurnal lepidopterans (lepidoptera: hesperioidea, papilionoidea) of the russian plain at the gradient of forest-steppe conditions], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biol. Nauki o zemle* [Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences], 2016, vol. 26, no. 3, pp. 66-82 (in Russ.).
26. Matalin A.V. [Typology of life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) Western Palearctic], in *Zoologicheskij zhurnal*, 2007, vol. 86, no. 10, pp. 1196-1220 (in Russ.).

Received 04.03.2022

Adakhovskiy D.A., Senior lecturer at Department of ecology and nature management  
Udmurt State University  
Universitetskaya st., 1/1, Izhevsk, Russia, 426034  
E-mail: [garda2009@rambler.ru](mailto:garda2009@rambler.ru)