

ЭКОЛОГИЯ



http://www.maik.ru



YIIK 591.9 + 595.78 + 591.53 + 57.033

ШИРОТНЫЕ ГРАДИЕНТЫ ТРОФИКИ MACROLEPIDOPTERA УРАЛА: РОЛЬ КАЧЕСТВА КОРМА

© 2003 г. И. А. Богачева, В. Н. Ольшванг, Г. А. Замшина

Институт экологии растений и животных УрО РАН 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202 Поступила в редакцию 28.05.2003 г.

Рассмотрена фауна Macrolepidoptera Урала от южной (Южный Урал, лесостепь) до северной (Полярный Урал, лесотундра) границы лесной зоны. Показано, что увеличивается доля чешуекрылых, связанных с древесными растениями, включая вечнозеленые. Среди Heterocera снижается доля видов, связанных с граминоидами; специалисты среди таких видов на Полярном Урале отсутствуют. Пищевой спектр особенно сильно меняется в семействе совок и почти не меняется среди пядениц и Rhopalocera. Предполагается, что малоценные виды корма (граминоиды, мхи и лишайники, опад, древесина и корни растений) вызывают трудности при проникновении видов в Субарктику; на Полярном Урале с потреблением таких видов корма связаны многолетние циклы развития и зимовка на стадии личинки.

Ключевые слова: чешуекрылые, распространение к Северу, изменение трофики, кормовые ресурсы, фенология, стадия зимовки.

Известно, что видовое богатство таксонов растений и животных обычно снижается по направлению от тропиков к полюсам (Pianka, 1966; Gaston, 2000), причем неодинаково в разных таксонах. Для насекомых Арктики неоднократно обсуждалось изменение соотношения между фитофагами и другими видами (зоофагами, сапрофагами) в пользу последних (Чернов, 1973, 1992; Danks, 1986). Существуют, однако, таксоны фитофагов, достаточно хорошо проникающие по крайней мере в низкоширотную Арктику: некоторые жесткокрылые (Chrysomelidae, Curculionidae), пилильщики (в основном Tenthredinidae) и чешуекрылые.

Можно было предположить, что по мере продвижения фитофагов на Север как-то меняется и их трофика. Однако работы, посвященные этому вопросу, немногочисленны (Scriber, 1973; Danks, 1986); в них обсуждалась широта трофических связей и питание на разных органах и тканях растений. Заинтересовавшись широтными изменениями трофики, мы рассмотрели слоников (Ольшванг, Богачева, 1990), листоедов (Богачева, Ольшванг, 1998) и пилильщиков (Богачева, 1997б) по мере продвижения от южных к северным границам лесной зоны (лесостепь – лесотундра). В качестве последней точки каждый раз использовали Полярный Урал и низовья Оби, где материалы по фауне насекомых собирали с 1970 г. Расширение трофики было продемонстрировано нами только для листоедов, но совершенно неожиданно для всех групп выявлено увеличение доли видов, связанных с древесными растениями. К сожалению, из-за небольшого числа видов в рассмотренных группах на северной границе лесной зоны наблюдаемые изменения в ряде случаев могли рассматриваться только как тенденции. Иное дело – чешуекрылые. Относительно высокое разнообразие этой группы в Арктике позволяет не только рассмотреть тенденции фенологии и трофики чешуекрылых, но также показать таксономические сдвиги в отряде чешуекрылых по направлению к Северу, связав их с трофикой различных таксонов.

Для исследования нами были выбраны Масгоlepidoptera Урала, достаточно полные списки которых существуют для Южного, Среднего и Полярного Урала. При их анализе нами (Olschwang et al., 2002) было показано, что по мере продвижения от южных к северным границам лесной зоны видовое богатство чешуекрылых снижается во всех таксонах, однако непропорционально. Так, значительно (с 8.6% до 21.8%) увеличивается доля нимфалид, несколько (с 27.0 до 34.1%) возрастает доля пядениц, но резко (с 36.9 до 17.5%) падает доля совок. Эти три семейства продолжают лидировать среди Macrolepidoptera лесотундры, так же как в фауне Европы в целом (Karsholt, Razowsky, 1996); однако самым богатым семейством на Севере становятся пяденицы, тогда как на юге лесной зоны - это совки.

Таким образом, способность к продвижению на Север у представителей разных таксонов различна. Цель настоящего исследования - выявление возможной роли кормовых ресурсов чешуекрылых в этом процессе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На Южном Урале (ЮУ, Ильменский заповедник, 55° с.ш.) материалы были собраны в 1996—2001 гг.; они включают 767 видов. Данные по Het-

егосега для Среднего Урала (СУ, 56° 30′ с.ш.) были собраны в 1997–2001 гг. Г.А. Замшиной и до настоящего времени не опубликованы; данные по Rhopalocera взяты из работы Ю.П. Коршунова и П.Ю. Горбунова (1995). Всего на Среднем Урале обнаружено 574 вида Macrolepidoptera. Сборы на Полярном Урале (ПУ, 66–67° с.ш., 211 видов) сделаны в разные годы многими исследователями (Ольшванг, 1980; Горбунов, Ольшванг, 1993; личные сборы В.Н. Ольшванга (1970–1996 гг.); отдельные находки К. и Т. Нуппоненов в 1998 г. и И.А. Богачевой в 1970–2001 гг.).

Таксономия чешуекрылых приводится по каталогу О. Karsholt and J. Razowsky (1996). Таксономию растений сверяли по "Определителю сосудистых растений Среднего Урала" (1994). Информация по кормовым растениям и фенологии чешуекрылых взята из литературы (Гофман, 1897; Ламперт, 1913; Кожанчиков, 1950; Золотаренко, 1970; Мержеевская и др., 1976; Henriksen, Kreutzer, 1982; Koch, 1984; Державец и др., 1986).

Сборы чешуекрылых Неterocera на Среднем и Южном Урале проводили в основном с помощью светоловушки. В дневное время представителей этой группы отлавливали с помощью сачка. Применяли и выведение имаго из найденных гусениц. Два последних метода были основными на Полярном Урале, где отлов чешуекрылых на свет не дает хороших результатов; они же применялись во всех трех точках и для сбора Rhopalocera.

Все кормовые ресурсы были поделены на группы согласно их качеству для питания насекомых. При этом мы опирались на представления исследователей, изучавших приемлемость некоторых тундровых растений для животных-полифагов (MacLean, Jensen, 1985; Chapin et al., 1986). Листья листопадных древесных растений – деревьев, кустарников и лиан (1-я группа) – обладают высокой кормовой ценностью (в первую очередь высоким содержанием воды и азота) и поэтому поддерживают высокую скорость роста растительноядных насекомых только в начале вегетационного сезона. Их защитные вещества - общие для многих таксонов растений. Листья двудольных травянистых растений (2-я) обладают высокой пищевой ценностью в течение большей части лета (Scriber, Slansky, 1981; Slansky, Scriber, 1982), но разные семейства трав (Futuyma, 1976) и даже роды и виды внутри семейств (Maiorana, 1978) обладают очень различным химизмом. В эту же группу были включены немногочисленные Liliасеае и папоротники. Листья злаков, осок и ситников не содержат каких-либо специфических веществ, за исключением кремния, общего для всех них; их пищевая ценность резко падает к концу лета. В зарубежной литературе их часто именуют "граминоидами" (3-я). Листья вечнозеленых растений (4-я) с их толстой кутикулой содержат лигнин и часто также специфические защитные вещества и поэтому малоприемлемы для фитофагов. Мхи и лишайники (5-я) и некоторые кормовые субстраты низкого качества (6-я) – древесина, корни растений, опад и т.д. – еще две группы кормовых ресурсов.

Все виды чешуекрылых из групп 1-4 были поделены на специалистов и генералистов. Вид рассматривался как специалист, если он питается на растениях только одного семейства. Если где-либо внутри своего ареала он связан с растениями более чем одного семейства, мы считали его генералистом (Scriber, 1973). Единственным исключением были виды, связанные с "граминоидами", из-за нехватки конкретной информации по их кормовым растениям и из-за реального сходства химизма трех семейств этой группы. Так что виды, связанные только со злаками, осоками и ситниками, рассматривались нами как специалисты, в то время как виды, связанные, кроме того, и с другими кормовыми ресурсами, считались генералистами.

Достоверность обсуждаемых различий сравнивали по *t*-критерию Стьюдента, предварительно вычислив ошибку процента для сравниваемых групп (Митропольский, 1961).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Различные кормовые ресурсы. Набор кормовых ресурсов у Lepidoptera от северной к южной границе лесной зоны на Урале меняется незначительно (табл. 1). Доля чешуекрылых, связанных с травянистыми растениями, не меняется; основным кормом чешуекрылых остаются двудольные травянистые растения (2-я группа). Обнаружено небольшое увеличение процента чешуекрылых, связанных с древесными растениями - как листопадными (1-я), так и вечнозелеными (4-я). Последняя тенденция является достоверной (ЮУ – 9.6%, ПУ – 18.2%; p < 0.01); она просматривается даже у Nymphalidae и Geometridae, хотя в целом набор кормов у них меняется незначительно и увеличение доли видов, питающихся вечнозелеными растениями, также недостоверно.

Совсем иначе обстоит дело с совками. В этом семействе набор кормов от Южного к Полярному Уралу значительно меняется: доля видов, которые питаются на древесных растениях, растет (для вечнозеленых растений увеличение практически пятикратное), а на травах падает, особенно на граминоидах. Виды, связанные со мхами и лишайниками (5-я) и с корнями и опадом (6-я), совсем исчезают из списка, тогда как на Южном Урале последняя пищевая стратегия весьма обычна (см. табл. 1). Все отмеченные различия достоверны при сравнении ПУ и ЮУ, а обычно – и при сравнении ПУ и СУ.

Таблица 1. Связи Macrolepidoptera с различными кормовыми ресурсами

Место работы	Таксоны	Число видов	Доля видов по трофическим группам						
			1	2	3	4	5	6	
Полярный Урал	Rhopalocera	72	38.9	66.7	25.0	12.5	0.0	0.0	
	Nymphalidae	41	36.6	53.6	39.0	14.6	0.0 .	0.0	
	Heterocera	115	62.6	49.6	5.2	21.7	1.7	4.3	
	Geometridae	57	59.6	57.9	1.7	21.0	1.8	1.8	
	Noctuidae	35	71.4	48.6	8.6	31.4	0.0	0.0	
	Все виды	187	53.5	56.1	12.8	18.2	1.1	2.7	
Средний Урал	Rhopalocera	120	35.8	69.2	22.5	3.3	0.0	0.0	
	Nymphalidae	59	33.9	61.0	35.3	3.4	0.0	0.0	
	Heterocera	451	53.9	50.6	10.0	14.0	3.1	9.7	
	Geometridae	175	57.0	58.0	2.9	18.3	0.6	1.0	
	Noctuidae	179	47.0	59.0	21.0	10.6	0.6	17.0	
	Все виды	571	50.1	54.5	12.6	11.7	2.5	7.7	
Южный Урал	Rhopalocera	142	34.5	70.4	21.1	3.5	0.0	0.0	
	Nymphalidae	65	35.4	56.9	36.9	4.6	0.0	0.0	
	Heterocera	595	49.6	56.0	14.4	11.1	2.9	7.6	
	Geometridae	198	55.1	60.6	3.5	12.6	0.0	0.5	
	Noctuidae	266	38.0	66.2	25.9	6.4	1.1	11.7	
	Все виды	737	46.7	58.8	15.7	9.6	2.3	6.1	

Таблица 2. Доля полифагов в разных трофических группах Macrolepidoptera

Таксоны чешуекрылых	Трофическая группа чешуекрылых	Полярный Урал	Средний Урал	Южный Урал
Rhopalocera	1	82.1	69.8	70.8
	2	72.3	63.8	59.2
	3	10.5	14.3	9.7
	4	88.9	100.0	100.0
Heterocera	1	75.7	81.6	82.4
	2	73.7	69.2	66.1
	3	100.0	77.8	59.3
	4	88.0	88.9	83.3
Все чешуекрылые	1	77.6	79.7	80.8
· •	2	73.1	67.8	64.4
	3	32.0	54.2	46.6
	4	88.2	89.6	84.5

Соотношение полифагов и специализированных видов. Различные семейства чешуекрылых заметно различаются по этому показателю. Тенденция к увеличению доли видов-полифагов просматривается как для чешуекрылых в целом (ЮУ – 59.3 %, ПУ – 64.1%), так и во многих семействах чешуекрылых, в том числе и в семействе совок (ЮУ – 61.6%, ПУ – 71.4%), однако достоверных различий не обнаружено. Не просматривается и изменения доли полифагов в трофических группах чешуекрылых (табл. 2), за исключением видов, питающихся граминоидами: на Севере в списках разноусых чешуекрылых остаются лишь

немногочисленные виды, питающиеся граминоидами наряду с растениями других групп.

Стадия зимовки. Масгоlеріdopterа зимуют обычно на стадии личинки или куколки (на ЮУ – 45.6 и 43.0% соответственно). В некоторых семействах доминирует зимовка на одной стадии; например, у Sphingidae и Notodontidae основная стадия зимовки — куколка. Для других семейств характерен определенный набор стадий зимовки, более или менее полный. Зимовка на любой стадии развития возможна вплоть до низкоширотной Арктики. Соотношение стадий зимовки у Nymphalidae и Geometridae не имеет видимого широтного тренда, у чешуекрылых в целом несколь-

Таблица 3. Соотношение стадий зимовки в разных трофических группах Macrolepidoptera

Место работы	Трофическая группа	Число видов	Доля видов, зимующих на стадии:				
			яйца	личинки	куколки	имаго	
Полярный Урал	1	95	11.4	47.9	39.6	6.2	
	2	99	6.2	55.7	37.1	6.2	
	3	19	5.0	100.0	8.8	0.0	
	4	33	6.1	72.7	39.4	0.0	
	5	1	0.0	100.0	0.0	0.0	
	6	5	0.0	100.0	0.0	0.0	
Средний Урал	1	272	17.3	31.6	48.9	4.8	
	2	277	8.7	49.1	43.3	3.6	
	3	63	6.3	82.5	15.9	1.6	
	4	71	14.1	62.0	28.2	1.4	
	5	14	0.0	92.9	7.1	0.0	
	6	44	13.6	77.3	6.8	0.0	
Южный Урал	1	344	15.7	32.3	48.0	6.4	
	2	433	8.8	49.0	42.5	4.2	
	3	116	7.8	78.4	12.1	1.7	
	4	71	12.7	46.5	40.8	1.4	
	5	17	0.0	82.4	17.6	0.0	
	6	45	13.3	73.3	11.1	2.2	

ко увеличивается доля видов, зимующих на стадии личинки (до 54.6% на ПУ).

Более интересна связь между трофическими группами и стратегиями зимовки у Macrolepidoptera (табл. 3). Зимовка на стадии личинки даже на Южном Урале преобладает во всех трофических группах Macrolepidoptera, кроме видов, связанных с листопадными древесными растениями, - у них зимует в основном (44.8%) куколка. Доминирование стратегии зимовки на стадии личинки усиливается к Северу. На Полярном Урале виды, питающиеся на трудно перевариваемых пищевых ресурсах (5-я и 6-я группы), зимуют только на стадии личинки. Все чешуекрылые, питающиеся граминоидами, также зимуют на стадии личинки; многие виды этой группы зимуют второй раз на стадии куколки. Зимовка на стадии личинки становится на Полярном Урале ведущей стратегией даже среди видов, питающихся на листопадных деревьях и кустарниках, хотя ее доля не превышает у них 50%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Основной тенденцией изменения таксономического состава Macrolepidoptera от лесостепи к лесотундре Урала является усиление позиций Nymphalidae (и вообще всех булавоусых чешуекрылых) и пядениц и ослабление позиции совок (Olschwang et al., 2002). Чтобы выявить причины таких изменений, мы обратились к качеству кормовых ресурсов, которыми питаются чешуекрылые Macrolepidoptera.

Если говорить о "приемлемости" листьев различных растений, то полученные нами результаты на первый взгляд не вполне укладываются в эту теорию. Показано (MacLean, Jensen, 1985; Chapin et al., 1986), что наиболее приемлемы листья листопадных древесных и двудольных травянистых растений, но доля чешуекрылых, питающихся на этих растениях, по направлению к Полярному Уралу практически не увеличивается. Напротив, единственной значимой тенденцией является увеличение доли видов, связанных с вечнозелеными растениями, хотя их приемлемость самая низкая, даже ниже, чем у мхов и лишайников. Правда, только три из найденных на Полярном Урале видов (Eupitecia abietaria – на Picea, Sympistis nigrita – на Dryas и Xestia quieta – на Em*petrum*) связаны исключительно с вечнозелеными растениями; большинство видов, использующих их в пищу, питаются вдобавок и на других растениях, особенно на листопадных кустарниках. Они являются полифагами, обитающими на настоящих тундровых участках и использующими различные кормовые растения: Vaccinium uliginosum и V. vitis-idaea, некоторые Ericaceae, Empetrum spp., ивы. Мы полагаем, что в действительности в низкоширотной Арктике хорошо представлен такой тип полифагии, а не питание на вечнозеленых растениях как таковое.

Доля видов, питающихся на мхах и лишайниках (5-я группа), а также на древесине, корнях и опаде (6-я), несколько понижается к северу. Медведицы теряют здесь свое специализированное на лишайниках подсемейство Lithosiinae. Однако на Полярном Урале есть виды, питающиеся этими кормовыми ресурсами (Hepialidae и Sesiidae, Lypusa maurella из Psychidae, Idaea seriata из пядениц). Но смешанный тип питания (на зеленых листьях и одновременно на опаде или на корнях травянистых растений и их зеленых стеблях), который был не редкостью среди совок на Южном Урале, на Севере исчезает полностью.

Очень интересна ситуация с граминоидами. Мы уже видели, что среди Rhopalocera виды, питающиеся на граминоидах, сохраняются на Севере пропорционально остальным, в то время как среди Heterocera доля таких видов заметно снижается, в основном благодаря совкам (см. табл. 1). К тому же кормовые связи видов, питающихся на граминоидах, совершенно различны у Rhopalocera и Heterocera (см. табл. 2). В то время как многие Rhopalocera (в основном Satyrinae) могут питаться одними только граминоидами, среди Heterocera на Южном Урале специалистов на граминоидах около 40% (в основном совки), а в лесотундре они исчезают вовсе. Все шесть видов Heterocera, которые в лесотундре могут питаться на граминоидах – генералисты.

Фенология чешуекрылых связана и с фенологией кормовых растений, и с продолжительностью вегетационного сезона. На Южном Урале многие виды (8.7% от общего числа) имеют две и даже три генерации в году, тогда как виды, развивающиеся более года, редки (8 видов, или примерно 1%): это виды, питающиеся кормовыми ресурсами низкого качества. На Полярном Урале виды, имеющие более одной генерации в году, отсутствуют среди Macrolepidoptera вообще. Напротив, 39 видов (22.7% от всех видов, стадия зимовки у которых известна) развиваются там больше года. Если среди чешуекрылых с высокой скоростью роста (питающихся на листьях листопадных древесных растений или двудольных трав) доля видов с продолжительными жизненными циклами только 9–12%, то на вечнозеленых растениях она достигает 27%, на граминоидах – 42%.

С продолжительностью развития генерации хорошо согласуются данные по стадии зимовки (см. табл. 3): на кормовых ресурсах, которые не обеспечивают высокой скорости роста, более обычна зимовка на стадии личинки. Эта связь естественна, так как малоценный пищевой ресурс не гарантирует завершения развития личинки до наступления холодных осенних дней, более того, часто развитие длится более года. Продолжительные циклы развития могут возникать, если возможна зимовка на стадии личинки. Однако зимовка на стадии личинки свойственна, скорее, видам, питающимся на двудольных травах, чем на листопадных деревьях и кустарниках (см. табл. 3). Причиной такого феномена может быть позднее начало сезона питания у видов на травах (Niemelä et al., 1982), когда у более крупных видов не хватает времени для завершения развития.

Препятствуют ли проникновению насекомогофитофага в высокие широты его взаимоотношения с кормовым растением? В литературе обычен отрицательный ответ на этот вопрос, основанный на хорошо известном факте, что соотношение между числом видов насекомых-фитофагов и растений уменьшается по направлению на Север (Downes, 1964; Danks, 1986). Иными словами, "кормовые растения идут на Север дальше, чем их характерные фитофаги" (MacLean, 1983, с. 447). Возникает представление, что фитофаги в Арктике ограничены факторами, не связанными с кормовыми растениями (Downes, 1964). Однако уже проникновение фитофага в низкоширотную Арктику (низовья Оби) может ограничиваться только отсутствием там его кормового растения либо низкой плотностью кормовых растений в подходящих биотопах (Богачева, 1997а). В первом случае этим фитофагом была крапивница, во втором – капустница. Распространение чешуекрылых на Север, вероятно, ограничивается и низким качеством их кормовых ресурсов, хотя виды, питающиеся ими, зимуют на стадии личинки уже на юге лесной зоны. Тот неожиданный факт, что виды, связанные с плохо усваиваемыми вечнозелеными растениями, проникают в Субарктику довольно хорошо, возможно, объясняется факультативным характером этой связи. Определенную роль может играть также высокая плотность вечнозеленых растений на тундровых площадках.

Возвращаясь к таксономическим изменениям в группировках Масгоlеріdoptera, мы можем допустить, что относительно слабая представленность совок в арктических сообществах частично зависит от их трофики: виды, питающиеся кормами низкого качества (граминоиды, корни растений, опад), на Севере отсутствуют в списках семейства. Но основной причиной, вполне возможно, являются особенности поведения их личинок: на юге лесной зоны гусеницы многих Noctuidae живут в почве, выходя из нее для питания только ночью, другие живут в стеблях трав (например, на *Phragmites*). Все такие виды в Субарктике отсутствуют.

Напротив, хорошо продвигаются в Субарктику пяденицы, среди которых и на юге лесной зоны преобладают виды, связанные с листопадными древесными и двудольными травянистыми растениями, обеспечивающими им высокую скорость роста. Да и мелкие размеры особей у пядениц, в отличие от совок, благоприятствуют возможности завершения их развития даже в холодное лето.

Благополучие Rhopalocera (и в особенности Nymphalidae) в Арктике едва ли можно связать с их трофикой. Доля полифагов в семействах дневных чешуекрылых изначально много ниже

(33-50%), чем среди Heterocera. Доля видов дневных чешуекрылых, связанных с листопадными древесными растениями, ниже, а видов, связанных с граминоидами, выше, чем v Heterocera. Все эти особенности не считаются благоприятными для распространения в Арктике. Соотношение специалистов и генералистов и набор кормов у Rhopalocera не имеют явных широтных градиентов. Мы полагаем, что в случае с Rhopalocera важную роль в качестве преадаптации к возникновению многолетних жизненных циклов играет зимовка на стадии личинки. Возможно, что многие виды (и в первую очередь Satyrinae) преадаптированы также и к низким температурам арктического региона, поскольку они населяют биотопы со сходными температурными условиями (болота, горные тундры и т.д.) уже на юге лесной зоны.

Авторы благодарят финских энтомологов К. и Т. Нуппонен за информацию по биологии некоторых видов чешуекрылых и за определение части материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богачева И.А. Факторы, ограничивающие распространение насекомых-филлофагов на Север: случай с брюквенницей и капустницей // Экология. 1997а. № 4. С. 293–296.

Богачева И.А. Некоторые широтные тенденции изменения трофики филлофагов, выявляемые при анализе фаунистических списков // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург, 1997б. С. 125–128.

Богачева И.А., Ольшванг В.Н. Листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Приобского Севера // Энтомол. обозрение. 1998. Т. 77. № 4. С. 775–786.

Горбунов П.Ю., Ольшванг В.Н. Фауна дневных бабочек уральского Заполярья // Фауна и экология насекомых Урала. Пермь, 1993. С. 19–34.

Гофман Э. Атлас бабочек Европы. С.-Пб.: Изд. А.Ф. Девриена, 1897. 632 с.

Державец Ю.А., Иванов А.И., Миронов В.Г. и др. Список чешуекрылых (Macrolepidoptera) Ленинградской области // Фауна чешуекрылых (Lepidoptera) СССР. Л.: Наука, 1986. Т. 67. С. 186–271.

Золотаренко Г.С. Подгрызающие совки Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1970. 355 с.

Кожанчиков И.В. Волнянки. Т. 12. Фауна СССР: Насекомые чешуекрылые. Л.: Изд. АН СССР, 1950. 583 с. Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. Дневные бабочки Азиатской части России. Екатеринбург: Изд. УрГУ, 1995. 202 с.

Ламперт К. Атлас бабочек и гусениц Европы и отчасти Русско-Азиатских владений. С.-Пб.: Изд. А.Ф. Девриена, 1913. 486 с.

Мержеевская О.И., Литвинова А.Н., Молчанова Р.В. Чешуекрылые (Lepidoptera) Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1976. 132 с.

Митропольский А.К. Техника статистических вычислений. М.: Физматгиз, 1961. 479 с.

Ольшванг В.Н. Насекомые Полярного Урала и Приобской лесотундры // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 3–37.

Ольшванг В.Н., Богачева И.А. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Приобского Севера // Энтомол. обозрение. 1990. № 2. С. 332–341.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.

Чернов Ю.И. Краткий очерк трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1973. Вып. 2. С. 166–179.

Чернов Ю.И. Кого больше в тундре – хищников или фитофагов? // Ценотические взаимодействия в тундровых экосистемах. М.: Наука, 1992. С. 111–127.

Chapin F.S., McKendrick J.D., Johnson D.A. Seasonal changes in carbon fractions in Alaskan tundra plants of different growth form: implication for herbivory // J. Ecology. 1986. V. 74. № 3. P. 707–731.

Danks H.V. Insect-plant interactions in arctic regions // Revue d'Entomologie du Quebec. 1986. V. 31. P. 52–75.

Downes I.A. Arctic insects and their environment // Can. Entomol. 1964. V. 96. P. 276–307.

Futuyma D.J. Food plant specialization and environment unpredictability in Lepidoptera // Amer. Nat. 1976. V. 110. P. 285–292.

Gaston K.J. Global patterns in biodiversity // Nature. 2000. V. 405. № 6783. P. 220–227.

Henriksen H.J., Kreutzer I. The butterflies of Scandinavia in nature. Scandinavisk Bogforlag. Odense, 1982. 215 p.

Karsholt O., Razowski J. (eds.). The Lepidoptera of Europe. A distributional cheklist. Apollo Books. Stenstrup, 1996. 380 p.

Koch M. Wir bestimmen Schmetterlinge. Leipzig: Neuman Verlag, 1984. 792 s.

MacLean S.F. Life cycles and the distribution of psyllids (Homoptera) in arctic and subarctic Alaska // Oikos. 1983. V. 40. P. 445–451.

MacLean S.F., Jensen T.S. Food plant selection by insect herbivores in Alaskan arctic tundra: the role of plant life form // Oikos. 1985. V. 44. № 1. P. 211–221.

Maiorana V.C. What kind of plants do herbivores really prefer? // Amer. Nat. 1978. V. 122. P. 631–635.

Niemelä P., Tahvanainen J., Sorjonen J., Hokkanen T., Neuvonen S. The influence of host plant growth form and phenology on the life strategies of Finnish macrolepidopteran larvae // Oikos. 1982. V. 39. P. 164–170.

Olschwang V.N., Bogacheva I.A., Zamshina G.A. Latitudinal trends of taxonomy, phenology and trophics in Urals Macrolepidoptera // XIII European Congress of Lepidopterology. KORSØR (Denmark), June 1–6 2002. The Abstracts. P. 48–49.

Pianka E.R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts // Amer. Natur. 1966. V. 100. P. 33-46.

Scriber J.M. Latitudinal gradients in larval feeding specialisation of the world Papilionidae (Lepidoptera) // Psyche. 1973. V. 80. P. 355–373.

Scriber J.M., Slansky F. The nutritional ecology of immature insects // Ann. Rev. Entomol. 1981. V. 26. P. 183–211.

Slansky F., Scriber J.M. Selected bibliography and summary of quantitative food utilisation by immature insects // Entomol. Society of America Bul. 1982. V. 28. № 1. P. 43–55.