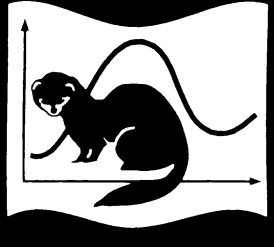
ISSN 0367-0597

Номер 5 Сентябрь - Октябрь 2006

ЖУРНАЛ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ЭКОЛОГИЯ



http://www.naukaran.ru
http://www.maik.ru

"НАУКА"

ЭКОЛОГИЯ, 2006, № 5, с. 379–386

УДК 591.9+595.78+591.53+57.033

СОПРЯЖЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ MACROLEPIDOPTERA И ИХ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ НА СЕВЕР ВДОЛЬ УРАЛЬСКИХ ГОР

© 2006 г. И. А. Богачева, Г. А. Замшина

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: bogacheva@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 30.11.2005 г.

На списках макрочешуекрылых с Южного, Среднего и Полярного Урала рассматривается связь видового богатства чешуекрылых с видовым богатством семейств растений, на которых питаются гусеницы. Показано, что на Южном Урале этот фактор определяет около 75% изменчивости видового богатства чешуекрылых на древесных растениях и около 65% на травянистых. К Полярному Уралу эта связь заметно ослабевает. Прослежены широтные тенденции изменения трофической приуроченности отдельных таксонов чешуекрылых. Обсуждаются возможные причины изменения относительного обилия чешуекрылых к северу лесной зоны.

Ключевые слова: чешуекрылые, высшие растения, распространение к Северу, видовое богатство, изменение трофики.

Ранее (Богачева и др., 2003) нами была сделана попытка выяснить роль качества корма в возможности продвижения чешуекрылых на север – от южной границы лесной зоны к низкоширотной Арктике. Кормовые ресурсы, в основном растения, рассматривали при этом с точки зрения их пищевой ценности. Вторая основная характеристика растительности как корма для животных-фитофагов – количественная. Несомненно, что и она может иметь самое непосредственное отношение к возможности проникновения насекомых в высокие широты, как показывали мы ранее на отдельных примерах (Богачева, 1997б).

Количественный аспект кормового ресурса как причина для видового богатства таксономических или экологических группировок филлофагов обсуждался с конца 70-х – начала 80-х годов XX в., в основном в зарубежной литературе. Исследователи сравнивали обширные роды и семейства растений с малочисленными (Neuvonen, Niemelä, 1981; Niemelä, Neuvonen, 1983; Godfray, 1984), сопоставляли между собой растения с разной широтой ареалов (Lawton, Schroder, 1977; May, 1979; Neuvonen, Niemelä, 1981; Niemelä et al., 1982; Niemelä, Neuvonen, 1983; Leather, 1986), обилием (Neuvonen, Niemelä, 1981, 1983; Niemelä, Neuvonen, 1983; Leather, 1986, 1991) и разной продолжительностью существования на данной территории (Southwood, 1961; Birks, 1980; Blaustein et al., 1983). При этом неизменно оказывалось, что более постоянный кормовой ресурс привлекал к себе более сложные сообщества потребителей и осваивался более полно.

Мы решили посмотреть, как работают эти идеи применительно к трофике чешуекрылых от южных до северных границ лесной зоны, взяв простейший показатель – видовое богатство чешуекрылых Macrolepidoptera, связанных с растениями разных семейств. Для анализа были использованы составленные ранее списки чешуекрылых Macrolepidoptera по Южному, Среднему и Полярному Уралу (Богачева и др., 2003), а также флоры соответствующих территорий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На Южном Урале сбор чешуекрылых проводился в Ильменском заповеднике (55° с.ш.); полные списки видов чешуекрылых для этой территории недавно опубликованы (Ольшванг и др., 2004). Материалы по Heterocera для Среднего Урала собраны на территории биостанции Уральского госуниверситета (56°30' с.ш.) Г.А. Замшиной и до настоящего времени не опубликованы; данные по Rhopalocera взяты из работы Ю.П. Коршунова и П.Ю. Горбунова (1995). Сборы на Полярном Урале (66–67°) сделаны в разные годы многими исследователями и опубликованы лишь частично (Ольшванг, 1980; Горбунов, Ольшванг, 1993; Коршунов, Горбунов, 1995). Более детальные сведения об источниках информации для исходных списков чешуекрылых, а

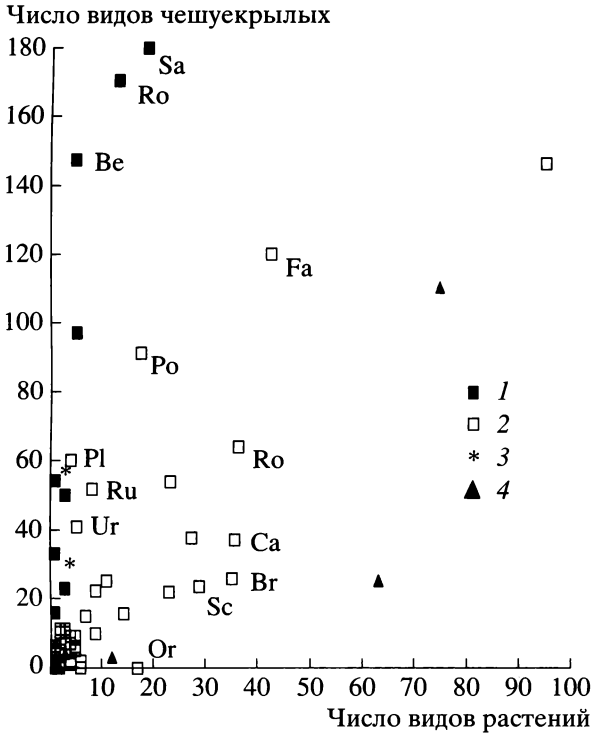


Рис. 1. Соответствие числа видов растений в семействах флоры Южного Урала и числа видов чешуекрылых, питающихся на растениях этих семейств: *1* – древесные листопадные растения; *2* – травянистые двудольные растения; *3* – древесные вечнозеленые растения; *4* – "граминоиды". Семейства растений, о которых говорится в тексте, обозначены первыми буквами их латинских названий.

также методы сбора чешуекрылых опубликованы ранее (Богачева и др., 2003).

Таксономия чешуекрылых приводится по каталогу O. Karsholt и J. Razowsky (1996). Информация по кормовым растениям чешуекрылых взята из литературы (Гофман, 1897; Ламперт, 1913; Золотаренко, 1970; Мержеевская и др., 1976; Koch, 1984; Державец и др., 1986; Коршунов, Горбунов, 1995).

Все виды чешуекрылых, связанных с голосеменными и покрытосеменными растениями, были поделены на специалистов и генералистов. Вид рассматривался как специалист, если он питается на растениях одного семейства; в противном случае мы считали его генералистом (Богачева и др., 2003). Единственным исключением были виды, связанные с "граминоидами" (злаки, осоки, ситники), из-за нехватки конкретной информации по их кормовым растениям и реального сходства химизма этих растений. Так что виды, связанные только с растениями этих семейств, рассматривались нами как специалисты, а виды, питающиеся, кроме того, еще и растениями других семейств, – как генералисты.

Списки растений для Ильменского заповедника (Дорогостайская, 1961) и биостанции Уральского университета (Флора и растительность..., 2003) опубликованы. Что касается Полярного Урала, то отлов чешуекрылых проводился здесь на большой территории, охватывающей как собственно Полярный Урал, так и его предгорья, территорию г. Лабытнанги и прилегающую пойму Оби. Единой работы, содержащей списки растительности всех этих мест, нет. Поэтому мы воспользовались рядом статей по указанным территориям (Игошина, 1961, 1966; Троценко, 1974), а также сводным гербарием Экологического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН, содержащим сборы со всех этих мест. В результате для северной точки, которую мы будем обозначать в этой статье как "Полярный Урал", был создан единый список растений. Таксономию растений во всех случаях свели к "Определителю сосудистых растений Среднего Урала" (1994). При анализе из списков высших растений исключили водные, которыми чешуекрылые Macrolepidoptera не питаются.

Достоверность обсуждаемых различий сравнивали по критерию χ^2 Пирсона (Худсон, 1970). Величину коэффициентов корреляции вычисляли в программе "Quattro-Pro".

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение чешуекрылых по семействам растений на Южном Урале. Растительность Южного Урала освоена чешуекрылыми довольно полно – их представители найдены там на 78.2% семейств растений. Связь видового богатства чешуекрылых с растениями в целом оказывается невысокой: коэффициент корреляции *r* числа видов растений в семействе с числом видов чешуекрылых, гусеницы которых кормятся растениями данного семейства, всего лишь +0.34. Из рис. 1 отчетливо видно, однако, что найденная зависимость явно распадается на две группы точек, принадлежащих древесным и травянистым растениям: с древесными связано существенно больше видов, чем с травянистыми. Исследователи пытались объяснить это различие как с точки зрения постоянства кормового ресурса, привлекая такие понятия, как разнообразие и обилие растений, размер особи, "архитектурная сложность", более высокая у древесных растений, и т.д. (Niemelä et al., 1982; Neuvonen, Niemelä, 1983; Fowler, 1985; Leather, 1986), так и с точки зрения химизма кормового состава. Он более сходен у древесных растений, в результате чего на них больше полифагов (Futuyma, 1976; Maiorana, 1978). В дальнейшем древесные и травянистые растения мы будем анализировать раздельно. Семейство розоцветных (Ro), содержащее как древесные, так и травянистые виды, поделили и поместили в оба списка.

Таблица 1. Списки первых 10 семейств растений во флорах Урала (в скобках – % от общего числа видов)

Место в списках	Южный Урал	Средний Урал	Полярный Урал
1	Asteraceae (12.5)	Asteraceae (12.3)	Poaceae (10.9)
2	Poaceae (9.8)	Poaceae (11.0)	Asteraceae (9.2)
3	Cyperaceae (8.4)	Cyperaceae (7.4)	Cyperaceae (8.4)
4	Rosaceae (6.5)	Rosaceae (5.9)	Brassicaceae (7.3)
5	Fabaceae (5.6)	Fabaceae (5.7)	Ranunculaceae (6.1)
6	Brassicaceae (4.7)	Brassicaceae (4.2)	Rosaceae (6.1)
7	Caryophyllaceae (4.7)	Scrophulariaceae (4.1)	Caryophyllaceae (5.3)
8	Scrophulariaceae (3.9)	Caryophyllaceae (3.9)	Salicaceae (4.2)
9	Ranunculaceae (3.6)	Apiaceae (3.5)	Juncaceae (3.6)
10	Apiaceae (3.1)	Ranunculaceae (3.5)	Scrophulariaceae (3.6)
11	Lamiaceae (3.1)		
Всего семейств	78	67	50
Всего родов	350	290	167
Всего видов	752	543	358

Таблица 2. Коэффициенты корреляции (r) видового богатства растений (по семействам) и питающихся на них чешуекрылых

Группа чешуекрылых	Южный Урал		Средний Урал		Полярный Урал	
	древесные	травянистые	древесные	травянистые	древесные	травянистые
Nymphalidae	0.85	0.61	0.95	0.63	0.49	0.53
Rhopalocera	0.71	0.61	0.85	0.68	0.39	0.60
Geometridae	0.75	0.65	0.78	0.64	0.47	0.35
Noctuidae	0.92	0.83	0.82	0.79	0.48	0.29
Heterocera	0.87	0.79	0.81	0.77	0.58	0.41
Macrolepidoptera	0.87	0.80	0.85	0.80	0.58	0.61

Поэтому на всех рисунках этому семейству соответствуют две точки, причем каждая оказалась в своей группе видов (см. рис. 1).

Раздельный анализ сразу увеличивает величину зависимости видового богатства растений и чешуекрылых; один только этот фактор отвечает теперь за 76% видового богатства чешуекрылых, питающихся древесными растениями, и 64% у чешуекрылых, питающихся травами (R^2, см. табл. 2).

Некоторые семейства древесных растений явно привлекают к себе больше консументов, чем другие (см. рис. 1): это березовые (Be) и древесные розоцветные (Ro). Хуже осваиваются, в частности, ивовые (Sa). Среди двудольных травянистых растений более освоенными оказываются бобовые (Fa), гречишные (Po), подорожниковые (Pl), мареновые (Ru) и крапивные (Ur), а меньше, чем ожидалось бы, – крестоцветные (Br), гвоздичные (Ca), норичниковые (Sc). Примечательно полное отсутствие консументов Macrolepidoptera на орхидных (Or), что, вероятно, связано как с редкостью этих растений, так и с их химизмом.

В связи со специализацией чешуекрылых на растениях определенных семейств интересно рассмотреть специалистов, т.е. виды, связанные только с одним семейством растений. Специалисты отмечены на 37 семействах из 59 (62.7%), т.е. растениями остальных 22 семейств питаются только полифаги. Впрочем, в большинстве своем это мелкие таксоны, не привлекшие к себе значительного количества фитофагов. Отметим только, что не обнаружены специалисты на подорожниковых (между тем на них зарегистрировано 60 видов полифагов), а среди древесных растений – на вересковых (57 видов полифагов) и жимолостных (50 видов).

Общая картина весьма различна в разных семействах чешуекрылых. Среди них есть небольшие по объему семейства с определенной специализацией. Так, семейство хохлаток специализируется в основном на древесных растениях, а среди

них – на ивовых и березовых. Однако даже большие семейства, с разной специализацией родов и семейств внутри них, заметно отличаются друг от друга по пищевому спектру. Например, в семействах совок и пядениц видов-полифагов примерно вдвое больше, чем специалистов, хотя полифагия совок более широкая (освоено 54 семейства растений против 44 у пядениц). Однако при этом пяденицы Южного Урала по сравнению с совками предпочитают питаться на древесных растениях. Исключение – ивовые, на которых питается бóльшая доля совок, чем пядениц (41.1% против 22.7%), а на древесных розоцветных (24.9% и 26.8%) и вересковых (8.6% и 10.1%) доли питающихся совок и пядениц примерно равны. На остальных древесных растениях пяденицы намного опережают совок. Напротив, по сравнению с пяденицами совки предпочитают травянистые растения: сложноцветные (31.4% совок и 22.2% пядениц), маревые (8.2% и 2.0%), подорожниковые (11.4% и 4.5%), гречишные (18.8% и 8.1%), травянистые розоцветные (11.4% и 4.5%), крапивные (11.0% и 1.0%), злаки (26.5% и 2.5%) и осоковые (5.3% совок, среди пядениц таких нет). Единственное исключение – мареновые: на них питаются 12.6% пядениц (среди которых много специалистов) и лишь 5.3% совок.

Подразделения чешуекрылых более высокого порядка (булавоусые и разноусые), содержащие каждое ряд семейств, все еще сохраняют явственные различия в питании. Если булавоусые чешуекрылые предпочитают исключительно травянистые растения (бобовые – 31.7%, злаки – 21.8%, травянистые розоцветные – 15.5%, фиалковые – 12.0%), то разноусые, кроме некоторых травянистых (сложноцветные – 25.0%, злаки – 14.4%, бобовые – 13.7%, гречишные – 13.5%), также и древесные – ивовые (31.1%), розоцветные (26.7%), березовые (25.6%), брусничные (15.5%).

Изменение состава растительности от Южного к Полярному Уралу. Разнообразие растений, как и большинства прочих живых существ, убывает от тропиков к полюсам. Ощутимо это убывание и в Уральском регионе: 752 вида растений на Южном и около 360 на Полярном Урале и далее на территории до Оби. (При этом следует учесть, что если флоры биостанции и в меньшей мере Ильменского заповедника отвечают понятию локальных, то флора Полярного Урала таковой не является и содержит относительно больше видов растений, чем любая из локальных флор Приобского Севера.) Однако разнообразие некоторых семейств растений (вересковые и камнеломковые) и тем более их доля в общей флоре значительно возрастают к Северу. Еще ряд семейств сохраняет число своих видов практически на прежнем уровне или оно снижается менее, чем общее число видов флоры: например, крестоцветные, ситниковые, лилейные, кипрейные, лютиковые, мареновые, ивовые и брусничные. Ряд таксонов сохраняет во флоре Севера то же место, что и на Среднем Урале: это гвоздичные, осоковые, злаки, гречишные, грушанковые, розоцветные и норичниковые. Наконец, в ряде семейств по мере продвижения к северу число видов убывает быстрее, чем во флоре в целом. Мелкие семейства составляют менее 1% от общей флоры на Среднем и Южном Урале. Из более крупных это сложноцветные, бурачниковые, колокольчиковые, бобовые, губоцветные, фиалковые, маревые, орхидные. Два последних семейства сохранили на Севере по одному виду, а молочайных нет совсем. Всего при продвижении к северу флора утрачивает 38 семейств, а три одновидовых (диапенсиевые, льновые, пионовые) прибавляются. Впрочем, два последних отсутствуют на описываемых участках лишь случайно; они отмечены как во флоре Среднего, так и Южного Урала (Определитель..., 1994).

Поскольку доля сложноцветных во флоре на Севере падает, а доля злаков растет, они меняются местами и ведущим семейством оказываются злаки. Из ведущих 10 семейств на Полярном и Среднем Урале 8 общих и 2 различаются (табл. 1). На Полярном Урале это ивовые и ситниковые (8 и 9 места), а на Среднем Урале бобовые (5) и зонтичные (10). На Южном Урале десятое место делят зонтичные и губоцветные.

Изменение трофики чешуекрылых от Южного к Полярному Уралу. Разнообразие чешуекрылых Macrolepidoptera при продвижении на Север также снижается, причем даже более заметно, чем растений: от 767 до 211 видов. Однако нас интересуют связи чешуекрылых при уменьшении их видового разнообразия на фоне изменения структуры растительности. Если бы при уменьшении доли данного семейства растений в общей флоре доля связанных с ним чешуекрылых уменьшалась, а при повышении – увеличивалась, это означало бы, что зависимость видового богатства чешуекрылых от числа видов в семействах растений, весьма высокая на юге лесной зоны, сохраняется и на Севере.

Такие случаи есть, но их не так много (рис. 2). (Мы не будем ссылаться на небольшие семейства, где значительные изменения положения точки могут зависеть всего от нескольких видов и велика ошибка.) При снижении доли растений во флоре снижается и доля чешуекрылых (рис. 2, левое нижнее поле), связанных с рядом важных семейств травянистых растений: сложноцветными (As, с 21.3 до 13.3%), бобовыми (Fa, с 17.4 до 14.9%), маревыми (Ch), бурачниковыми (Bo). При увеличении доли растений возрастает и доля чешуекрылых (рис. 2, правое верхнее поле) у древесных растений трех семейств: брусничные (Va, с 14.1 до 29.8%), вересковые (с 8.3 до 13.8%) и во-

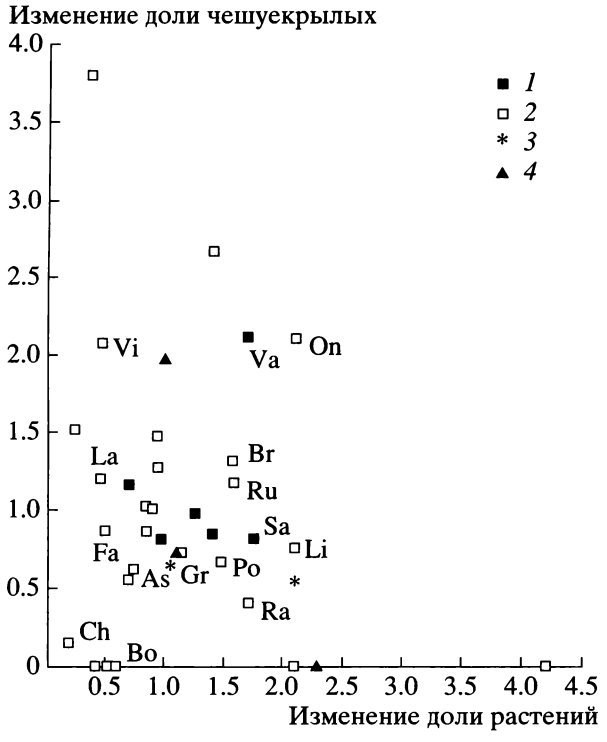


Рис. 2. Изменение доли семейств растений во флоре Полярного Урала и доли питающихся ими чешуекрылых. По оси абсцисс – отношение доли семейств растений во флоре Полярного Урала к его доле во флоре Южного Урала, по оси ординат – то же для чешуекрылых. Обозначения – см. рис. 1.

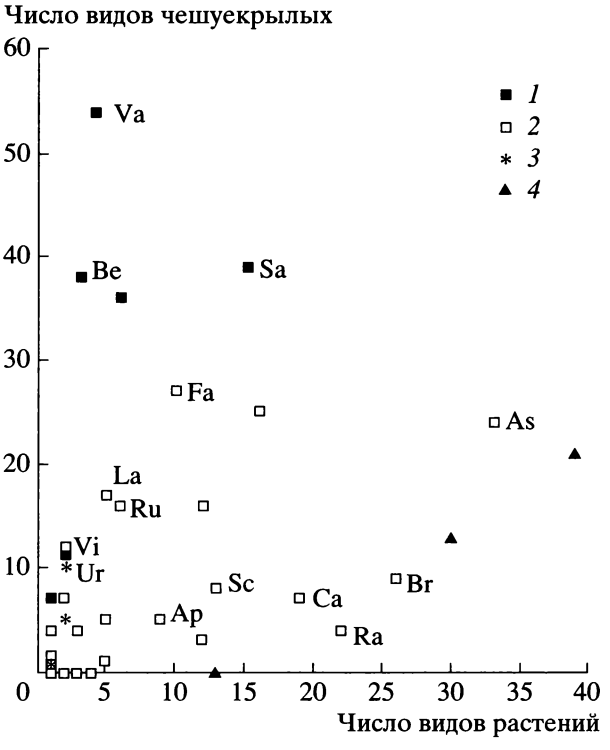


Рис. 3. Соответствие числа видов растений в семействах флоры Полярного Урала и числа видов чешуекрылых, питающихся на растениях этих семейств. Обозначения – см. рис. 1.

дяниковые (с 0.3 до 5.5%). Последние два семейства не изображены на рисунке из-за большой кратности возрастания доли растений и/или связанных с ними чешуекрылых. Из травянистых растений следует отметить кипрейные (On), крестоцветные (Br) и мареновые (Ru), а также не изображенные по той же причине камнеломковые.

Совсем мало таких семейств растений, на которых вопреки падению разнообразия доля чешуекрылых увеличивается (левое верхнее поле). Среди этой группы нас могут интересовать только фиалковые (Vi), на которых при сокращении как разнообразия (всего до двух видов), так и обилия сохраняется 12 видов чешуекрылых, среди которых есть и специалисты (2 вида), и губоцветные (La).

Наконец, довольно часты случаи, когда доля чешуекрылых снижается, несмотря на относительное увеличение видового богатства растений (правое нижнее поле). Таковы ивовые (Sa, с 26.1% до 21.5%), оба семейства хвойных, а среди травянистых – злаки (Gr, с 16.0 до 11.6%), ситниковые, гречишные (Po, с 13.2 до 8.8%), лютиковые (Ra, с 5.5 до 2.2%), лилейные (Li).

Ситуация на Севере (рис. 3) во многом сходна с югом лесной зоны. Древесные растения и здесь осваиваются заметно лучше травянистых. Среди дендрофагов преобладают виды, связанные с брусничными (Va), но много чешуекрылых и на березовых (Be). Несколько ослабили свое положение ивовые (Sa). Гербофаги тяготеют к тем же самым семействам двудольных травянистых растений (Ru, Fa, Ur), а теперь еще к губоцветным (La) и фиалковым (Vi). Относительно слабо освоены те же три семейства (Br, Ca, Sc), что и на юге лесной зоны; к ним прибавляются теперь зонтичные (Ap), сложноцветные (As) и лютиковые (Ra). Граминоиды в целом тоже освоены слабо.

Разнонаправленность изменений приводит к тому, что связь между богатством цветковых растений и чешуекрылых на Севере заметно снижается, и растения (и древесные, и травянистые) определяют теперь лишь около трети видового богатства чешуекрылых (табл. 2). Здесь освоено 70% семейств растений, и только на половине из них (17 из 35) отмечены специализированные виды.

Заметные изменения происходят даже внутри тех семейств чешуекрылых, представители которых относительно хорошо проникают в Арктику. Так, среди нимфалид увеличивается доля видов,

питающихся на осоковых (с 13.8 до 29.3%), вересковых (с 4.6 до 9.8%), брусничных (с 9.2 до 17.1%) и на древесных розоцветных (с 20.0 до 34.1%), но уменьшается на сложноцветных (с 10.8 до 4.9%) и злаках (с 36.9 до 26.8%). На бурачниковых Macrolepidoptera на севере не обнаружены (на юге их было 15.4%; $p < 0.05$). Среди пядениц увеличивается доля питающихся на гвоздичных (с 5.0 до 10.7%), водяниковых (с 0 до 7.2%; $p < 0.001$), вересковых (с 10.1 до 16.1%), брусничных (с 20.2 до 37.5%; $p < 0.05$) и мареновых (с 12.6 до 19.6%), и снижается доля видов на древесных розоцветных (с 26.8% до 10.7%; $p < 0.05$). У совок, которые проникают в Арктику относительно плохо, спектр питания меняется еще более существенно. При этом заметно возрастает доля видов на древесных растениях (с 17.6 до 28.6% – на березовых, с 0 до 11.4% – на водяниковых, с 8.6 до 20.0% – на вересковых, $p < 0.05$, и с 13.1 до 48.6% на брусничных, $p < 0.001$) и падает доля видов на травянистых, особенно на сложноцветных (с 31.4 до 11.4%, $p < 0.05$) и злаках (с 26.5 до 5.7%, $p < 0.05$). В результате на севере лесной зоны нет оснований характеризовать пядениц как группу, тяготеющую к древесным, а совок – преимущественно к травянистым растениям, поскольку их различия по пищевому спектру утрачиваются ($\chi^2 = 13.18$ против 176.97 на юге лесной зоны).

Ряд перестроек происходит и в таксонах более высокого ранга. Однако булавоусые и разноусые чешуекрылые, заметно различавшиеся по спектру питания на юге лесной зоны ($\chi^2 = 334.47$), сохраняют направленность этих различий (кроме одного случая: на юге на древесных розоцветных питаются 16.9% Rhopalocera и 26.7% Heterocera, а на севере – 27.8 и 14.7% соответственно), и их пищевые спектры все еще достоверно различаются ($\chi^2 = 113.71$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Уже само по себе изменение соотношения числа растений и фитофагов в высоких широтах позволяет ряду авторов (Downes, 1964; MacLean, 1983; Danks, 1986) утверждать, что насекомые-фитофаги относительно слабо проникают на Север по причинам, не связанным с кормовым растением. Иначе говоря, их распространение на Север связано не только с кормовыми растениями, но и с какими-то другими мощными факторами, предположительно абиотическими. Высказывалось в этой связи и альтернативное предположение (Danks, 1986): в Арктике снижена возможность обнаружения кормового растения и синхронизации сезонных циклов фитофагов с таковыми кормовых растений.

Процессы, обсуждавшиеся выше, приводят к тому, что обусловленность богатства фауны чешуекрылых богатством флоры на Севере резко ослабевает. Теперь оно зависит от числа видов растений всего лишь на треть (см. табл. 2). Что же является причиной неравномерного убывания числа видов чешуекрылых, связанных с разными группами растений?

При своих расчетах мы игнорировали другие количественные показатели растений как кормового ресурса, в частности их обилие и встречаемость в различных типах биотопов. В некоторых случаях эти показатели для семейства резко различаются (скажем, для орхидных на юге лесной зоны значится довольно большое число редких видов). Но в целом они коррелированы положительно, причем нередко связь весьма высока (Neuvonen, Niemelä, 1981, 1983). Например, ивовые не только занимают важное место во флорах Севера, но и представлены почти во всех растительных ассоциациях, причем во многих из них создают значительную долю биомассы. Так, на стационаре "Харп" ивы были обнаружены в 19 растительных ассоциациях из 24 (Горчаковский, Троценко, 1974), составляя основу кустарникового яруса в кустарниковых зарослях, некоторых типах тундр и редколесий. Некоторые авторы (Niemelä, Neuvonen, 1983) считают первопричиной связи видового богатства фитофагов с таковым растений именно обилие растений; это мнение представляется нам весьма основательным.

Не следует забывать о том, что кормовые связи чешуекрылых (как, впрочем, и многих других консументов) изучены на Севере слабее, чем на юге лесной зоны. Однако это обстоятельство вряд ли может иметь отношение к распространенным и обильным здесь ивовым и березовым, так как тогда нам пришлось бы предположить некую систематическую нехватку сведений по консументам именно этих хорошо изученных групп растений.

Надо также иметь в виду, что, используя при расчетах число формально существующих видов растений, мы отвлекаемся от того факта, что для насекомых может быть доступна только часть этих растений. На Севере многие виды встречаются только в относительно слабо освоенных насекомыми тундровых и горно-тундровых биотопах. В Арктике относительно увеличивается число форм с кожистыми, плотными либо густо опушенными листьями, менее доступными для чешуекрылых, так что по существу насекомые способны питаться лишь частью видов семейства. В частности, это относится к ивам. Эти причины, относящиеся, скорее, к качеству кормового ресурса, но в результате уменьшающие количественные показатели для ряда семейств растений, могут снижать связь видового богатства насекомых и растений на Севере.

Таким образом количественные параметры кормовых растений, хорошо объясняющие видо-

вое богатство чешуекрылых на юге лесной зоны, резко снижают свою роль на ее северной границе. Некоторые группы растений, несмотря на их высокое видовое богатство и обилие, теряют консументов ускоренными темпами. В отношении злаков это можно объяснить их низкими кормовыми качествами для насекомых. Другие растения (например, лютиковые, гвоздичные) содержат ядовитые вещества, из-за чего чешуекрылые с трудом устанавливают с ними пищевые связи и на юге лесной зоны и быстро теряют их на Севере, вопреки увеличению там доли этих растений от общего числа видов во флоре.

Не поддаются такому объяснению ивы с их высокой пищевой ценностью (MacLean, Jensen, 1985). Давно установлено, что ивы наиболее благоприятны для заселения насекомыми в лесной зоне (Southwood, 1961; Godfray, 1984). В тундрах ивы также известны как растения с наиболее богатыми консорциями (Чернов, 1980; Богачева, 1990). Широтные тенденции увеличения доли филлофагов, питающихся на ивах, мы продемонстрировали ранее для слоников, листоедов, пилильщиков (Богачева, 1997а), поэтому мы склонны считать снижение этой доли у чешуекрылых спецификой группы, тем более что и другие исследователи (Neuvonen, Niemelä, 1983) также подчеркивали разную значимость одних и тех же факторов для разных групп насекомых.

В то же время на Севере обнаруживается увеличение роли вечнозеленых растений в питании чешуекрылых (несмотря на плохую приемлемость их листьев для насекомых!). Теперь ясно, что увеличивается доля чешуекрылых, связанных с вересковыми, водяниковыми и отчасти брусничными, существенно упрочившими свое положение во флоре Приобского Севера и обильными в зональных биотопах. В этом случае возможно предположить влияние именно количественного фактора. Однако специализированных отношений с этими растениями не устанавливается, они входят в широкий спектр кормов видов-полифагов, питающихся одновременно с вечнозелеными также листопадными растениями (ива, голубика) или (реже) двудольными травами.

Авторы признательны В.Н. Ольшвангу за предоставление списка видов чешуекрылых Полярного Урала, а сотрудникам Экологического научно-исследовательского стационара в г. Лабытнанги – за возможность работать с гербарием стационара.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО РАН, 1990. 137 с.

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

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

И.А.Богачева, В.Н.Ольшванг, Г.А.Замшина. Широтные градиенты трофики Macrolepidoptera Урала: роль качества корма // Экология. 2003. № 6. С. 466–471.

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

Горчаковский П.Л.,Троценко Г.В. Растительность стационара "Харп" // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 49–60.

Гофман Э. Атлас бабочек Европы. СПб.: 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.

Дорогостайская Е.В. Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника имени В.И.Ленина // Тр. Ильменского гос. заповедника им. В.И.Ленина. Свердловск, 1961. Вып. VII. С. 9–50.

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

Игошина К.Н. Опыт ботанико-географического районирования Урала на основе зональных и флористических групп. // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 2. С. 183–200.

Игошина К.Н. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 3. С. 322–338.

Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. Дневные бабочки азиатской части России. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1995. 202 с.

Ламперт К. Атлас бабочек и гусениц Европы и отчасти Русско-Азиатских владений. СПб.: 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.

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

Ольшванг В.Н., Нуппонен К.Т., Лагунов А.В., Горбунов П.Ю. Чешуекрылые Ильменского заповедника. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 287 с.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 526 с.

Троценко Г.В. Флора мхов и сосудистых растений стационара "Харп" // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 30–48.

Флора и растительность биологической станции Уральского государственного университета: Учеб. пос. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. ун-та, 2003. 132 с.

Худсон Д. Статистика для физиков. М.: Мир, 1970. 296 с.

Чернов Ю.И. Жизнь тундры. М.: Мысль, 1980. 236 с.

Birks H.J. British trees and insects: a test of the time hypothesis over the last 13000 years // Amer. Natur. 1980. V. 115. № 4. P. 600–605.

Blaustein A.R., Kuris A.M., Alio J.J. Pest and parasite species-richness problem // Amer. Natur. 1983. V. 122. № 4. P. 556–566.

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

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

Fowler S.V. Differences in insect species richness and faunal composition of birch seedlings, saplings and trees: the importance of plant architecture // Ecol. Entomol. 1985. № 10. P. 159–169.

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

Godfray H.C.J. Patterns in the distribution of leaf-miners on British trees // Ecol. Entomol. 1984. V. 9. № 2. P. 163–168.

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

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

Lawton J.H., Schroder D. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants // Nature. 1977. V. 265. № 5590. P. 137–140.

Leather S.R. Insect species richness of the British Rosaceae: the importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species-area relationships // J. Anim. Ecol. 1986. V. 55. № 3. P. 841–860.

Leather S.R. Feeding specialization and host distribution of British and Finnish Prunus feeding macrolepidoptera // Oikos. 1991. V. 60. № 1. P. 40–48.

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.

May R.M. Patterns in the abundance of parasites on plants // Nature. 1979. V. 281. P. 425–426.

Neuvonen S., Niemelä P. Species richness of Macrolepidoptera on Finnish deciduous trees and shrubs // Oecologia. 1981. V. 51. № 3. P. 364–370.

Neuvonen S., Niemelä P. Species richness and fauna similarity of arboreal insect herbivores // Oikos. 1983. V. 40. № 3. P. 452–459.

Niemelä P., Neuvonen S. Species richness of herbivores on hosts: how robust are patterns revealed by analysing published host plant lists // Ann. Entomol. Fenn. 1983. V. 49. № 4. P. 95–99.

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.

Southwood T.R. The number of species of insects associated with various trees // J. Anim. Ecol. 1961. V. 30. № 1. P. 1–8.