РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

ВИДЫ И СООБЩЕСТВА
В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова

Товарищество научных изданий КМК

PENSOFT

Москва–София • 2009

Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. – А.Б. Бабенко, Н.В. Матвеева, О.Л. Макарова, С.И. Головач (ред.). Москва–София: Товарищество научных изданий КМК – PENSOFT Pbl. 2009. 494 с.

Юрий Иванович Чернов – крупнейший современный эксперт по экологии и биогеографии, прежде всего Арктики, и не только в России, но и за рубежом. Он автор более чем 200 научных публикаций, самые известные из которых – монографии «Природная зональность и животный мир суши» (1975), «Структура животного населения Субарктики» (1978), «Жизнь тундры» (1980). В предлагаемой книге его учениками и последователями сделана попытка отразить развитие синэкологических и биогеографических «разработок» Юрия Ивановича. Сборник включает статьи по оценке разнообразия флоры и фауны Арктики и аридных территорий, анализу структуры их природных сообществ и вопросам охраны этих регионов. В ряде статей освещены методологические и методические проблемы исследований (способы изучения географических трендов биоразнообразия, выбор рабочих единиц для географического анализа компонентов биоты и др.). Авторов – зоологов, ботаников, географов и экологов из разных институтов и стран – объединяет стремление перейти от фактов к явлению, от явлений – к закономерности, что так органично строю мыслей юбиляра.

ISBN 978-5-87317-533-8
ISBN 978-954-642-457-0

© Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

А.Б. Бабенко, Н.В. Матвеева, О.Л. Макарова, С.И. Головач (ред.) 2009
ВИДЫ И СООБЩЕСТВА В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ
Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. С. 375–393.

Товарищество научных изданий КМК и PENSOFT
Москва–София

Широтные тенденции изменения жизненных стратегий у чешуекрылых (Macrolepidoptera) Урала

И.А. Богачева

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

Рассмотрены пищевые спектры макрочешуекрылых лесного пояса Урала от лесостепи до лесотундры и их связь со стадией зимовки и вольтинностью видов. Показано, что на Южном Урале среди бабочек преобладает питание на двудольных травянистых растениях и на листопадных деревьях и кустарниках, а зимовка – на стадии куколки и гусеницы. Многие виды бивольтинны. При продвижении к северу среди макрочешуекрылых повышается доля видов, питающихся на вечнозеленых растениях, но снижается процент видов, использующих как самый ценный кормовой ресурс – генеративные побеги, так и наименее питательные субстраты. Изменения сезонности видов более существенны. На северной границе леса заметно преобладают виды, зимующие на стадии личинки, и в шесть раз увеличивается доля семивольтинных видов. Видов, которые давали бы две генерации за сезон, здесь не найдено, хотя потенциально бивольтинных видов в фауне много. На Южном Урале Rhopalocera и Heterocera, а также Geometridae и Noctuidae, заметно различаются как по трофике, так и по сезонности. К Полярному Уралу совки резко меняют свойственные им пищевые предпочтения и сезонную стратегию, по набору кормов заметно сближаясь с пяденицами. Различия между Rhopalocera и Heterocera остаются значительными. По всему лесному поясу в фауне чешуекрылых преобладают три семейства – нимфалиды, пяденицы и совки. К северной границе леса доля нимфалид и пядениц возрастает, а совок резко падает. Среди последнего семейства появляется группа видов, питающаяся кормами нескольких категорий с двухлетним развитием (две зимовки, обычно на стадии яйца и куколки). У нимфалид обе зимовки чаще осуществляются на стадии личинки, что позволило им стать настоящими арктическими видами. Пяденицы на северной границе леса практически не меняют обычных для них пищевых спектров и характера сезонных циклов, процветая в северных регионах в значительной мере за счет мелких размеров.

Ключевые слова: Macrolepidoptera, трофика, сезонность, широтные тенденции, Урал, Субарктика.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что видовое богатство макрочешуекрылых, так же как большинства групп растений и животных (Pianka, 1966; MacLean, 1975), снижается от тропиков к полюсам.

В разных таксонах уровень этого обеднения неодинаков. Среди Macrolepidoptera лесотундры, как и в более южных зонах, продолжают лидировать нимфалиды, пяденицы и совки, однако доля двух первых семейств к северу возрастает, а совок – резко падает (Olschwang et al., 2002; Богачева и др., 2003). Поэтому самым богатым семейством на северном пределе лесов становятся пяденицы, тогда как на юге преобладают совки.

Заинтересовавшись столь разной судьбой трех крупных семейств макрочешуекрылых, с разнообразной трофикой и фенологией внутри каждого таксона, мы (Богачева и др., 2003) сделали попытку связать возможность существования чешуекрылых на севере лесного пояса с качеством кормового ресурса. Мы опирались, в первую очередь, на представления о существенных различиях между определенными категориями кормов (листья листопадных древесных растений, двудольных травянистых растений и т. д.) и об уровне их «приемлемости» (MacLean, Jensen, 1985; Chapin et al., 1986) для животных-полифагов. При этом в общих чертах были рассмотрены и некоторые особенности сезонности чешуекрылых, в первую очередь стадия зимовки.

Более углубленный анализ показал, что внутри некоторых категорий кормов наблюдаются существенные сезонные изменения качества, что в определенной степени обусловливает преобладающую сезонную стратегию вида. Ниже мы рассмотрим связь этих стратегий на примере ряда семейств макрочешуекрылых с основными категориями кормов и сезонностью их качества. На основании выявленных особенностей трофики и фенологии, свойственных бабочкам Субарктики, мы попытаемся оценить широтное преобразование жизненных стратегий, характерных для того или иного таксона в пределах лесного пояса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Настоящая статья основана на многолетних сборах чешуекрылых в разных районах Урала. На Южном Урале (Ильменский заповедник, 55° с. ш.) материалы были собраны в 1996–2003 гг. (Ольшванг и др., 2004). Данные по Heterocera для Среднего Урала (56° 30' с. ш.) получены в 1997–2004 гг. 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° с. ш.) были проведены в 1970–2007 гг. (Ольшванг, 1980; Горбунов, Ольшванг, 1993; сборы К. и Т. Нуппоненов в 1998 г. и И.А. Богачевой в 1970–2007 гг.). Эти же списки были основой двух статей, вышедших ранее (Богачева и др., 2003; Богачева, Замшина, 2006). Имаго чешуекрылых собирали в основном при помощи светоловушек, отлавливали сачком в светлое время суток и выводили из гусениц, собранных на растениях.

В системе чешуекрылых мы следовали каталогу O. Karsholt и J. Razowsky (1996). Информация по кормовым растениям и фенологии бабочек взята из литературы (см. список литературы в статье: Богачева и др., 2003).

Чешуекрылые были поделены на группы соответственно выделенным категориям кормовых ресурсов. Внутри этих групп проведено разбиение на подгруппы соответственно времени начала питания гусеницы на юге лесного пояса (апрель–май, июнь–июль, август–сентябрь), а внутри них – соответственно стадии зимовки.

Достоверность обсуждаемых различий оценивали по критерию χ^2 (Худсон, 1970).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кормовые ресурсы чешуекрылых по их пищевой ценности (понимаемой как способность поддерживать быстрый рост гусениц) и времени существования были разбиты на 8 основных групп:

Листопадные древесные растения (Л):

(а) Весенняя листва. Ценный кормовой ресурс, богатый белками и водой. Время существования 3–4 недели, до достижения листом его конечных размеров. Поддерживает быстрый рост гусениц, в основном за счет высокого коэффициента использования съеденной пищи на рост. В средней полосе используется видами, гусеницы которых начинают питаться в апреле–начале мая, часто еще не раскрывшимися почками (Feeny, 1970).

(б) Молодая листва, формирующаяся летом на удлиненных побегах, которые у некоторых видов растений растут вплоть до середины августа. Ценный кормовой ресурс, богатый белками; однако, содержание воды по сравнению с весенней листвой снижено. Поддерживает быстрый рост гусениц.

(в) Зрелая листва. Доступна для гусениц с конца мая и в течение всего вегетационного сезона. Количество белков и воды снижается, возрастает количество сахаров и защитных веществ (в основном танинов), а также клетчатки. Рост гусениц на этом корме замедлен (Mattson, 1977).

Двудольные травянистые растения (Т). Сезонные изменения листьев этих растений в принципе те же, что и у листопадных деревьев и кустарников, но менее значительные и резкие (Schweitzer, 1979; Scriber, Slansky, 1981 и др.). Большинство двудольных травянистых растений производит новые побеги в течение всего вегетационного сезона, что благоприятно для фитофагов. Поддерживают быстрый рост гусениц как за счет высокой эффективности данного корма для ростовых процессов, так и благодаря высокой интенсивности питания (Scriber, Slansky, 1981; Slansky, Scriber, 1982), но многие виды растений защищают листья от потребителей при помощи специфических химических веществ. Ресурс доступен ограниченному числу фитофагов-специалистов (Mattson, 1977).

Вечнозеленые древесные растения (В): хвойные, Ericaceae, Empetraceae, часть Vacciniaceae и др. Питание их листьями затруднено из-за плотных покровов, высокого содержания лигнина (он не только не переваривается сам, но и снижает усвояемость белков) и смолистых веществ. Рост гусениц замедлен.

«*Граминоиды*» (Г). Так в зарубежной литературе называют представителей Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae и Typhaceae. Достаточно питательны только в начале вегетации, позднее не поддерживают быстрого роста фитофагов. Защитные вещества – кремний (MacLean, Jensen, 1985).

Малоценные виды корма (МП). В эту категорию мы отнесли мхи, лишайники, древесину, засохшие листья на растениях и опад, нижнюю часть стеблей и корни травянистых растений и др. Рост гусениц на таких кормовых ресурсах в течение всего сезона медленный, как за счет низкой интенсивности питания, так и за счет низкого коэффициента использования съеденной пищи на рост (Slansky, Scriber, 1982). Часть видов чешуекрылых, питающихся этой категорией кормов, по сути, является сапрофагами.

Генеративные органы растений: цветки, плоды (ЦП). Богаты азотом и представляют собой ценный, но непродолжительно существующий кормовой ресурс. Сезонная доступность данных кормов видоспецифична и сильно варьирует.

Все отмеченные виды чешуекрылых были распределены по вышеупомянутым категориям кормовых ресурсов. При этом виды, способные питаться ресурсами двух категорий, считались представителями лишь одной из них в соответствии с их кормовыми предпочтениями. Чешуекрылых, использующих пищевые объекты из более чем двух категорий, считали полифагами (ПФ).

Виды, питающиеся листвой древесных листопадных растений, следовало бы разделить на три подгруппы соответственно трем явно различным видам кормовых ресурсов (а, б или в). К сожалению, в литературе, как правило, не указывается, какую именно листву (б или в) предпочитает гусеница, питающаяся летом на древесных растениях. Поэтому вместо категорий ресурса а–в мы воспользовались просто временем начала питания гусеницы: апрель–май, июнь–июль, август–сентябрь. На такие же три сезонные группы разбили в таблицах и виды, питающиеся на двудольных травянистых растениях. Таким образом, в таблицах 1–6 все чешуекрылые поделены на 7 категорий – Л, Т, В, Г, МП, ПФ и ЦП; у категорий Л и Т есть еще и сезонные подкатегории.

Среди чешуекрылых Южного Урала наиболее велика доля видов, питающихся исключительно или в основном на Т: их около 40% (табл. 1). Менее распространено пита-

Таблица 1. Распределение разных групп чешуекрылых по кормовым ресурсам на Южном Урале, %

Кормовой ресурс	Группа чешуекрылых				
	Rhopalocera	Heterocera	Geometridae	Noctuidae	Общее
Л, весна	6,1	10,0	9,7	11,7	9,2
Л, лето	3,8	14,5	14,2	5,6	12,4
Л, осень	8,3	5,8	8,1	1,2	6,2
Л, общее	18,2	30,3	32,0	18,5	28,0
Т, весна	6,8	3,7	2,5	6,4	4,3
Т, лето	25,8	16,6	21,8	15,7	18,3
Т, осень	27,3	14,9	19,3	14,9	17,2
Т, общее	59,9	35,2	43,6	37,0	39,8
В	0	3,2	6,1	0,4	2,6
Г	21,2	6,9	0,5	14,1	9,5
МП	0	9,8	0	12,8	8,0
ПФ	0,7	6,9	5,6	8,8	5,7
ЦП	0	7,9	12,2	8,4	6,4
Всего видов	132	571	197	249	703

Примечание. Л – листопадные древесные растения; Т – двудольные многолетние травы; В – вечнозеленые древесные растения; Г – ‘граминоиды’; МП – малоценные ресурсы; ЦП – цветки и плоды; ПФ – используется более 2 категорий ресурсов.

ние на Л – 28%. Каждая из оставшихся 5 категорий ресурсов используется менее чем 10% видов, причем наименьшее число видов развивается на вечнозеленых растениях.

В данном регионе большинство видов бабочек зимует на стадиях куколки и гусеницы (табл. 2). У видов, питающихся некоторыми категориями кормов, заметно преобладает зимовка на стадии куколки, доля таких видов снижается с 71 до 47% в ряду групп чешуекрылых, потребляющих ЦП – Л – В – Т. В ряду групп видов, кормящихся на ПФ – МП – Г, все более преобладает зимовка на стадии гусеницы. Зимовка на стадии яйца и особенно имаго встречается нечасто.

Тем не менее, из данных табл. 2 следует, что виды, которые начинают питаться весной, чаще (чем в среднем для группы) зимуют на стадии имаго и яйца (1); виды, начинающие питаться летом – на стадии куколки (2); виды, питающиеся в августе–сентябре – на стадии гусеницы, развитие которой завершается весной (3). Такая ситуация выглядит вполне естественной. Этим трем господствующим сезонным стратегиям следуют соответственно 13,2; 32,4 и 36,4% всех видов, или суммарно 82%. Первый тип фенологии связан в основном с питанием на Л, второй – на Л, Т и ЦП; третий – на Т, Г и МП.

Есть еще три стратегии, каждой из которых следует около 5% видов:

(4) личинка начинает питаться весной, но зимует на стадии куколки. Связана преимущественно с Л;

(5) гусеница начинает питаться летом, но стадии куколки не достигает и зимует. Связана чаще с Т и Г;

Таблица 2. Некоторые особенности фенологии видов, приуроченных к разным кормовым ресурсам на Южном Урале (в процентах от общего числа видов в группе)

Кормовой ресурс	Число видов	Зимовка на стадии				2 и более зимовки	2 и более генераций
		яйца	гусеницы	куколки	имаго		
Л, весна	65	52,3	0	30,7	17,0	0	6,2
Л, лето	88	0	0	95,4	4,6	1,1	38,6
Л, осень	44	0	79,5	20,5	0	0	9,1
Л, общее	197	17,2	17,8	57,4	7,6	0,5	21,3
Т, весна	30	70,0	0	23,3	6,7	0	20,0
Т, лето	129	0	15,5	81,4	3,1	3,1	40,3
Т, осень	121	0	84,3	15,7	0	2,5	25,6
Т, общее	280	7,5	43,6	46,8	2,1	2,5	31,8
В	18	11,1	38,9	50,0	0	0	5,6
Г	67	6,0	86,6	6,0	1,4	6,0	10,4
МП	56	8,9	82,2	8,9	0	8,9	1,8
ПФ	40	5,0	60,0	30,0	5,0	0	25,0
ЦП	45	22,2	4,4	71,2	2,2	0	24,4
Среднее для отряда	703	11,1	41,8	43,5	3,6	2,4	22,9

Таблица 3. Распределение разных групп чешуекрылых по кормовым ресурсам на Среднем Урале, %

Кормовой ресурс	Группа чешуекрылых				
	Rhopalocera	Heterocera	Geometridae	Noctuidae	Общее
Л, весна	4,5	13,1	14,2	13,9	11,6
Л, лето	1,8	17,2	16,9	7,5	14,4
Л, осень	7,3	5,1	7,7	1,5	5,5
Л, общее	13,6	35,4	38,8	22,9	31,5
Т, весна	13,6	3,1	3,8	4,0	5,0
Т, лето	25,5	12,3	16,9	10,4	14,7
Т, осень	20,0	13,6	15,8	15,4	14,7
Т, общее	59,1	29,0	36,6	29,8	34,4
В	0,9	3,7	6,6	1,0	3,2
Г	19,1	6,6	1,1	13,9	8,9
МП	0	10,3	0,5	13,9	8,4
ПФ	3,6	8,0	6,0	11,0	7,2
ЦП	3,6	7,0	10,4	7,5	6,4
Всего видов	110	487	183	201	597

Таблица 4. Некоторые особенности фенологии видов, приуроченных к разным кормовым ресурсам на Среднем Урале (в процентах от общего числа видов в группе)

Кормовой ресурс	Число видов	Зимовка на стадии				2 и более зимовки	2 и более генераций
		яйца	гусеницы	куколки	имаго		
Л, весна	69	55,1	1,5	33,3	10,1	0	10,1
Л, лето	86	0	2,3	94,2	3,5	0	35,9
Л, осень	33	0	81,8	18,2	0	0	6,1
Л, общее	188	20,2	16,0	58,5	5,3	0	20,7
Т, весна	30	66,7	0,0	26,6	6,7	3,3	36,7
Т, лето	88	0	18,2	79,5	2,3	0	42,0
Т, осень	88	0	87,5	12,5	0	2,3	25,0
Т, общее	206	9,7	45,1	43,2	2,0	1,5	34,0
В	19	5,3	57,9	36,8	0	0	5,3
Г	53	5,7	84,9	9,4	0	3,8	15,1
МП	50	8,0	82,0	10,0	0	10,0	2,0
ПФ	43	7,0	62,8	27,9	2,3	0	27,9
ЦП	38	13,2	18,4	65,8	2,6	0	26,3
Среднее для отряда	597	12,4	42,9	41,9	2,8	1,7	23,6

(6) гусеница начинает питаться в августе, завершает развитие в текущем сезоне и зимует на стадии куколки. Связана в основном с Т и МП. Эти 6 типов вместе охватывают разнообразие жизненных стратегий более 97% всех видов чешуекрылых региона.

Мы уже говорили о том, что набор сезонных стратегий у видов, питающихся разными кормовыми ресурсами, сильно разнится. Заметно различается он и у разных систематических групп Macrolepidoptera. Небольшие семейства чешуекрылых придерживаются преимущественно какой-нибудь одной стратегии. Так, среди хохлаток и серпокрылок преобладают виды, питающиеся летом на древесной растительности и зимующие на стадии куколки. Среди бражников есть виды, питающиеся на древесных и на травянистых растениях, но гусеницы обычно начинают питание летом, а зимует куколка. В крупных семействах чешуекрылых, где одинаковые стратегии характеризуют подсемейства или даже роды, наблюдается их широкий спектр, отчетливо различающийся в разных семействах. Так, среди пядениц больше видов, питающихся высокоценными кормами (Л, Т, ЦП), чем среди совок. Напротив, последнее семейство включает гораздо больше видов с очень широким спектром питания (ПФ) и видов, приуроченных к кормам малой пищевой ценности (Г, МП). Пяденицы относительно чаще начинают питаться летом (47,2% всех видов) и зимуют в стадии куколки (62,4%), а совки чаще начинают питаться в конце вегетационного сезона (39,8% всех видов) и зимуют на стадии личинки (39,0%), чем пяденицы. Булавоусые чешуекрылые, которые предпочитают питаться на травянистых растениях (Т, Г), начинают питание в конце сезона и, соответственно, зимуют на стадии гусеницы, что отличает их стратегию от стратегий большинства разноусых.

Таблица 5. Распределение разных групп чешуекрылых по кормовым ресурсам на Полярном Урале, %

Кормовой ресурс	Группа чешуекрылых				
	Rhopalocera	Heterocera	Geometridae	Noctuidae	Общее
Л, весна	5,8	10,7	10,8	11,8	8,9
Л, лето	2,9	19,7	21,5	5,9	13,6
Л, осень	10,1	9,8	7,7	17,6	10,0
Л, общее	18,8	40,2	40,0	35,3	32,5
Т, весна	5,8	3,3	4,6	2,9	4,2
Т, лето	26,1	13,1	10,8	11,8	17,8
Т, осень	17,4	12,3	18,5	2,9	14,1
Т, общее	49,3	28,7	33,9	17,6	36,1
В	2,9	8,2	4,6	20,6	6,3
Г	23,2	2,4	0	8,8	10,0
МП	0	3,3	1,5	0	2,1
ПФ	5,8	11,5	10,8	14,8	9,4
ЦП	0	5,7	9,2	2,9	3,6
Всего видов	69	122	65	34	191

Такая особенность биологии чешуекрылых, как продолжительность генерации, также явно скоррелирована с качеством кормовых ресурсов. В южной части лесного пояса, видов с двухлетним циклом немного (табл. 2), и они в основном связаны с МП (питающиеся древесиной Sesiidae и Cossidae) и Г (некоторые *Erebia, Oeneis*). Другие виды могут давать две и даже три (например, *Pieris*) генерации в год, что наиболее характерно для летних видов, питающихся на Л, Т и ЦП, а также для осенних видов, питающихся на Т, и для полифагов. Среди булавоусых чешуекрылых 2 и более генерации имеют 34,8% видов, среди разноусых – лишь 20,1% (χ^2= 13,2; v = 1; p < 0,001). Пяденицы и совки тоже заметно отличаются по этому показателю (26,9% против 15,3%; χ^2= 9,1; v = 1; p < 0.01).

По мере продвижения к северу начинают меняться как кормовой спектр (табл. 1, 3, 5), так и сезонные стратегии чешуекрылых (табл. 2, 4, 6). Снижается доля видов, питающихся на Т, а также на МП и ЦП. Напротив, увеличивается доля видов, потребляющих Л, В и ПФ (сравнение Южного и Полярного Урала дает достоверные различия спектров питания: χ^2= 21,4; v = 6; p < 0,01). Изменения, наблюдаемые у совок (χ^2= 54,8; v = 6; p < 0,001), много радикальнее, чем у пядениц (χ^2= 9,2; v = 4; p < 0,1; NS); наименее значимы различия кормовых спектров булавоусых чешуекрылых (χ^2= 6,9; v = 4; p < 0,2; NS). На всех видах кормовых ресурсов, кроме ЦП, увеличивается доля видов, зимующих на стадии личинки. Зимовка на этой стадии становится в результате ведущей стратегией, заметно превалирующей над зимовкой на стадии куколки (табл. 6).

В фауне Macrolepidoptera Полярного Урала доля видов, которые могут зимовать дважды, увеличивается более чем в шесть раз по сравнению с фауной Южного Урала

Таблица 6. Некоторые особенности фенологии видов, приуроченных к разным кормовым ресурсам на Полярном Урале (в процентах от общего числа видов в группе)

Кормовой ресурс	Число видов	Зимовка на стадии				2 и более зимовки	2 и более генераций
		яйца	гусеницы	куколки	имаго		
Л, весна	17	64,6	0	17,7	17,7	11,8	23,5
Л, лето	26	0	7,7	88,5	3,8	0	34,6
Л, осень	19	0	94,7	5,3	0	21,0	0
Л, общее	62	17,7	32,3	43,5	6,5	9,7	21,0
Т, весна	8	50,0	0	37,5	12,5	0	37,5
Т, лето	34	0	29,4	64,7	5,9	8,8	55,9
Т, осень	27	0	96,3	3,7	0	3,7	40,7
Т, общее	69	5,8	52,2	37,7	4,3	5,8	47,8
В	12	25,0	58,3	16,7	0	33,3	8,3
Г	19	0	94,7	5,3	0	42,1	10,5
МП	4	0	100,0	0	0	50,0	25,0
ПФ	18	0	83,3	16,7	0	22,2	11,1
ЦП	7	14,3	0	85,7	0	14,3	0
Среднее для отряда	191	10,0	52,4	34,0	3,6	15,2	27,2

(ср. табл. 2 и 6). Причем это касается не только чешуекрылых, связанных с кормовыми ресурсами низкого качества (Г и МП), хотя эти две категории явно выделяются, но также и с любой из остальных категорий пищевых ресурсов. Ниже мы обсудим эту ситуацию более подробно. Не менее интересно, что видов, которые на юге лесного пояса могут иметь более одной генерации в течение вегетационного сезона, в фауне Приобской лесотундры так же много (табл. 6), хотя на Севере они, конечно, дают лишь одну генерацию за сезон.

ОБСУЖДЕНИЕ

Связь кормовых ресурсов и сезонных стратегий

Оценка числа зимовок на протяжении одной генерации и числа видов, дающих более одной генерации за сезон, – это два способа охарактеризовать среднюю скорость индивидуального развития в какой-либо группе, систематической или экологической. Поскольку основное время развития от яйца до имаго (кроме зимовки) приходится на питающуюся стадию, то вполне очевидно, что скорость развития должна быть связана с качеством корма. Таблица 2 показывает, что ценные виды корма (Л, Т) в целом позволяют гусеницам чешуекрылых быстро развиваться, а отдельным видам иметь более одной генерации за сезон (относительно низкая доля таких видов на самом ценном ресурсе, ЦП, обусловлена кратковременностью его существования). Поэтому с качеством кормового ресурса связаны и сезонные стратегии разных видов чешуекрылых.

Для видов, развивающихся на листопадных древесных растениях (Л), характерна стратегия ранневесенних филлофагов (Feeny, 1970; Schweitzer, 1979). Они питаются только этим ценным, но непродолжительно существующим кормовым ресурсом; личинка у таких видов развивается всего 2–3 недели. Для видов этой группы питание растущим листом, хотя бы молодых гусениц, совершенно необходимо (Aide, Londono, 1989), и совпадение фенологии кормового растения (появление листьев) и чешуекрылого (отрождение личинки) становится ведущим фактором динамики численности (Hunter, 1991). Поэтому зимовка на стадии яйца (реже имаго), наиболее близкой по времени к питающейся стадии, для таких видов оптимальна. Они не могут давать более одной генерации, так как летом и осенью кормового ресурса для них не существует. Поэтому в цикле имеется облигатная диапауза (обычно на стадии куколки), которая длится до конца лета–начала осени (Саулич, 1999), после чего следует появление имаго и, у большинства видов, – откладка яиц и их зимняя диапауза.

Конечно, не все виды, начинающие питание весной, придерживаются этой стратегии. Части видов удается дать две генерации за лето. Это означает, что личинки двух генераций питаются кормом разного качества. Вероятно, использование этой стратегии связано с определенными затруднениями, поскольку видов, которые ее используют, очень немного (в отличие от летних видов). Наконец, крупные виды до конца сезона могут дать только одну генерацию, причем качество корма личинки к концу лета неуклонно снижается. В отличие от настоящих ранневесенних видов, и те и другие зимуют на стадии куколки.

Чешуекрылые, начинающие развитие на деревьях и кустарниках летом, приспособлены к питанию зрелой листвой. Это длительно существующий кормовой ресурс,

и многие виды успевают дать две генерации за вегетационный сезон (табл. 2). Подавляющее большинство летних видов зимует на стадии куколки.

Есть виды, начинающие питание на Л в конце лета. У некоторых таких видов гусеница успевает завершить развитие к концу вегетационного сезона, и зимовка проходит на стадии куколки. Фактически они не отличаются от летних видов, но успевают дать лишь одну генерацию. Но большинство осенних видов зимует на стадии личинки, которая продолжает питаться весной. В этом случае молодые гусеницы питаются зрелым листом, а гусеницы старших возрастов – молодым, так что эта стратегия представляет собой своеобразную противоположность ранневесенним филлофагам, однако является другим способом использовать такой ценный вид корма, как весенняя листва (Hunter, 1991). При этой стратегии питающаяся весной стадия вовремя оказывается «у стола», и фенология кормового растения ее не лимитирует. А гусеница интенсивно растет на молодой листве именно тогда, когда происходит наибольший прирост массы ее тела (на старших возрастах).

Рассмотрим теперь питание на двудольных травянистых растениях (Т). Время питания этим ресурсом у чешуекрылых заметно сдвинуто ближе к осени, а стадия зимовки – в сторону гусеницы. Рассматривая причины этого, высказывали мнение (Niemelä et al., 1982), что освоение травянистых растений весной затруднено из-за их отсутствия осенью: бабочка не может осенью отложить яйца на кормовое растение, как это происходит на деревьях и кустарниках. У некоторых видов это все же осуществляется, но развитой стратегии ранневесенних филлофагов на Т тем не менее нет. Рано начинают питаться либо крупные виды, либо виды, развивающиеся относительно медленно (не все двудольные травянистые растения обеспечивают быстрый рост). Многие виды, особенно летние, дают на этом кормовом ресурсе две и даже три генерации. Доля таких видов здесь выше, чем на листопадных древесных растениях (табл. 2), так как выше скорость роста гусеницы.

Еще на четырех кормовых ресурсах (В, Г, МП и ПФ) доля видов, начинающих питание в конце лета (и зимующих, не завершая развития, на стадии гусеницы), выше, чем у видов с другими сезонными стратегиями. Но почему? Мы считаем, что причины этого различны.

Виды, питающиеся «граминоидами» (Г), имеют сразу несколько причин начинать питание ближе к концу лета. Во-первых, самки, как и в случае питания двудольными травянистыми растениями, не могут отложить яйца на кормовые растения в конце сезона. Во-вторых, зимующая гусеница может начать питание сразу, как появится ее кормовое растение, и использовать очень недолгий, у этого ресурса, период его высокого качества. В этом отношении питание на «граминоидах» вполне аналогично питанию на зрелой листве древесных растений. Наконец, при низком качестве кормового ресурса развитие гусеницы растянуто, и зимовка на стадии гусеницы обеспечивает менее строгую фиксацию момента завершения питания, что может быть полезно. Некоторые виды этой группы уже на южной границе лесного пояса зимуют дважды.

Чешуекрылых, питающихся вечнозелеными растениями (В), не так много. Рост гусениц на них замедлен, стратегия весеннего развития не характерна. Такие виды редко имеют две генерации за сезон. Начало питания летом или осенью, с зимовкой на стадии соответственно куколки или личинки – две преобладающие здесь стратегии.

Питание малоценными видами корма (МП) опять-таки очень сильно сдвинуто на осень. Из-за медленного развития, виды чешуекрылых, использующие МП, не дают двух генераций; более того, их развитие затягивается иногда более чем на год. Это, в частности, определяет необходимость зимовки на стадии гусеницы; часть таких видов зимует дважды даже в степной зоне (Аникин, 1997). Виды, которые в качестве корма используют стебли и корни травянистых растений, ветошь, просто вынуждены начинать развитие в конце лета и зимовать на стадии личинки. Впрочем, на этой же стадии зимует большинство видов, развивающихся на МП, даже те, что питаются мхом, лишайниками и древесиной, которые можно найти в любое время.

Последняя категория корма – цветы и плоды (ЦП). У разных видов растений они формируются в разные сезоны, и к их появлению приурочено начало питания бабочек-фитофагов. Ранней весной чешуекрылые начинают питание на сережках тополя и ивы; при этом, как и на весенней листве, они успевают дать лишь одну генерацию и зимуют на стадии яйца. Часть летних видов, особенно питающихся цветами и, позднее, плодами травянистых растений, успевают даже дать две генерации, осенние – одну, но и такие виды успевают пройти развитие до стадии куколки (единственное исключение среди всех групп!). Так что и в группе видов, питающихся на ЦП преобладает зимовка на стадии куколки, что сближает эту группу с видами, развивающимися на древесных листопадных растениях.

Таким образом, пищевая ценность каждой категории кормов и продолжительность периода ее доступности обусловливают сезонные стратегии чешуекрылых, в том числе период питания гусеницы и стадию зимовки.

Широтные тенденции трофики

Ранее мы показали (Богачева, Замшина, 2006), что от лесостепи к лесотундре кормовая база чешуекрылых (число видов растений) заметно сужается. Еще резче уменьшается число видов самих чешуекрылых. При этом доля одних категорий кормов в питании чешуекрылых понижается, других – увеличивается. Ниже мы обсудим некоторые из этих характерных изменений, чтобы понять, связаны ли они с проникновением в Субарктику определенных систематических групп чешуекрылых.

Флора Полярного Урала весьма богата вечнозелеными растениями, которые представлены здесь не хвойными (ель и можжевельник практически не повреждаются чешуекрылыми; лиственницу мы относим к категории Л), а вересковыми, водяникой, брусникой, дриадой, диапенсией. Несмотря на то, что при кормлении в садках была выявлена малая предпочитаемость категории В (MacLean, Jensen, 1985; Chapin et al., 1986), они потребляются многими видами пядениц и совок, чаще всего наряду с другими группами кормовых растений, особенно листопадными деревьями и кустарниками. О том, что данная категория кормов не поддерживает быстрого развития, свидетельствует малая доля особей, зимующих на стадии куколки, и значительное число видов, зимующих дважды. Тем не менее, на Полярном Урале (табл. 5) ими питается заметно большая доля чешуекрылых (χ^2= 6,3; ν = 1; p < 0,02), чем на Южном Урале (табл. 1).

МП – кормовой ресурс, вызывающий стратегию многолетнего развития уже на юге лесного пояса (Danks, 1992; Аникин, 1997). В лесотундре он используется заметно сла-

бее (χ^2= 8,2; v = 1; p < 0,01). Всего 4 вида – тонкопряд *Pharmacis fusconebulosus* (DeGeer), питающийся на корнях травянистых растений, два вида стеклянниц (одна в стволах ивы, другая – ольхи и березы) и пяденица *Idaea seriata* (Schrk.), развивающаяся на опаде, мхах и лишайниках – найдены в Приобской лесотундре и на Полярном Урале, причем более или менее регулярно отлавливается лишь первый вид. Совершенно отсутствуют такие значимые на юге лесного пояса группы, как совки, питающиеся либо лишайниками, либо соломой и корнями злаков, либо увядшими и засохшими листьями многих других растений, а также лишайницы. Причины этого не вполне ясны. Почти все лишайницы зимуют на стадии куколки, и на Севере гусеницы, вероятно, не могут завершить развитие к осени. Но большинство совок, питающихся МП (23 из 32), уже на юге лесного пояса зимуют на стадии гусеницы, тем не менее, не переходят на севере к стратегии многолетнего развития, а просто выпадают из состава фауны.

Цветы и плоды растений (ЦП), напротив, самый ценный кормовой ресурс. Тем не менее, доля видов, питающихся в основном этим ресурсом, также снижается в северных регионах, хотя и недостоверно. Всего 7 видов зарегистрированы здесь как преимущественные потребители цветков, плодов либо семян – шесть видов пядениц родов *Perizoma, Eupithecia* и *Epirrhoe* и совка *Parastichtis suspecta* (Hb.), начинающая развитие на сережках ивы. Большинство видов, использующих этот кормовой ресурс, на юге лесного пояса приурочено к какому-то одному виду или роду растения, реже – к одному семейству. Возможно, уже это создает определенные неудобства на севере ареала: все обнаруженные здесь виды продолжают оставаться специалистами. Как хорошо известно, именно этот пищевой ресурс испытывает наиболее значительные колебания по годам, что ограничивает число видов, облигатно им питающихся.

При доступности ЦП, этот ресурс широко используется обычными листогрызущими видами, наряду с листьями. Так, мы не раз наблюдали, что гусеницы *Eulithis prunata* (L.), кроме листьев, едят и зеленые ягоды смородины голой, а гусеницы *Itame brunneata* (Thunb.) – незрелые ягоды голубики. При круглосуточном наблюдении за гусеницами крапивницы было выяснено, что соцветия крапивы (которая как раз в это время обильно цвела) употребляются в пищу даже охотнее, чем листья. Гусеница *Hyles galii* (Rott.), поднимаясь на новый стебель иван-чая, в первую очередь, съедает цветки и уже затем принимается за листья. В общем, гусеницы отнюдь не пренебрегают таким ценным кормом, как цветки и плоды, хотя и не специализируются исключительно на нем.

Наиболее ценные категории кормов, очевидно, обеспечили бы тундровым фитофагам быстрый рост, что необходимо для завершения развития в течение одного сезона. Однако анализ кормового спектра показывает, что доля ранневесенних фитофагов к северу не увеличивается, а доля видов, специализирующихся на питании ЦП, даже снижается. Очевидно, что какие-то свойства этих кормов обусловливают особые проблемы, связанные с питанием ими именно на Севере. У видов, питающихся ЦП, это – необходимость узкой специализации фитофага и большая изменчивость объема кормовой базы по годам; для ранневесенних фитофагов, потребляющих Л, – трудности состыковки фенофаз насекомого и кормового растения в самом начале сезона (Hunter, 1991), а также опасность открытой зимовки яиц на кормовом растении (Niemelä et al., 1982). Поэтому растущий лист чаще используется не только что отродившейся из яйца, а перезимовавшей личинкой, а цветки и плоды растений потребляются многими филлофагами вместе с листьями. Самая же малоценная категория кормов – МП – на северной

границе лесного пояса практически перестает использоваться, хотя уже на юге лесного пояса питание МП обусловило возникновение повторной зимовки на стадии личинки, столь типичной для тундровых насекомых.

Широтные тенденции сезонности

Мы уже упоминали о том, что преобладающей стадией зимовки чешуекрылых на Севере становится личинка. Отмечали это и другие авторы (Niemelä et al., 1982). Зимовка именно на этой стадии является необходимой предпосылкой для формирования стратегии многолетнего развития, что мы обсудим несколько позже.

Виды с быстро развивающейся личинкой на юге лесного пояса могут давать две, в отдельных случаях даже три, генерации за лето. На севере лесного пояса случаев появления полноценной второй генерации мы вообще не наблюдали. Если число генераций на юге лесного пояса контролируется фотопериодом, то какой фактор работает на Севере, где фотопериодические сигналы слабые (Downes, 1965; MacLean, 1975; Danks et al., 1994)? Есть сведения, что северные популяции широко распространенных видов, при их моновольтинности, либо переходят к облигатной диапаузе (Саулич, 1999; Scriber, 2001) либо прекращение/продолжение развития у них регулируется просто температурой (Саулич, 1999).

Попытки дать вторую генерацию у северных чешуекрылых, однако, бывают. В 2005 г., когда вегетационный сезон был ранним и теплым, в г. Лабытнанги в середине августа была найдена колония молодых гусениц крапивницы, которые, несомненно, были особями второй генерации (Богачева, 2007). В 2007 г., при такой же погодной ситуации, взрослых гусениц серпокрылки *Drepana lacertinaria* (L.) обнаружили в этом же районе в конце второй декады июля (обычно – в середине августа). Часть бабочек отродилась в садках в первых числах августа, без промораживания, что явно было попыткой начать вторую генерацию, так как вид зимует строго на стадии куколки. Как и следовало ожидать, попытки дать вторую генерацию делают летние виды, питающиеся Л либо Т. У ранневесенних видов второй генерации не бывает вообще; ЦП – непродолжительно существующий кормовой ресурс; В, Г и МП не обеспечивают быстрого развития личинок.

Двухгодичная генерация предполагает и двойную зимовку. За цифрами в таблицах 2, 4, 6 скрываются, собственно, очень разные явления. Сюда попали немногие виды, у которых большая часть особей нормально проходит развитие за год, но часть куколок может зимовать дважды. Такая двойная зимовка части особей встречается при обитании насекомых в непредсказуемых условиях и страхует вид в случае неудачи на следующий вегетационный сезон (Danks, 1992). Две (и более) зимовок на покоящейся стадии очень обычны для пилильщиков, да и среди чешуекрылых это явление, вероятно, не является редкостью. Такие виды отмечались и на юге лесного пояса (Аникин, 1997).

Значительная часть совок, в основном принадлежащих к родам *Sympistis* и *Xestia,* перешла к зимовке на двух разных стадиях – сначала яйца либо молодой личинки, затем – куколки. Весь цикл развития продолжается два года, при этом личинка питается полный сезон либо захватывает также конец предыдущего. Такая сезонная стратегия сочетается с питанием на типично тундровых растениях – карликовой березке, ивах, голубике, вересковых, водянике, дриаде, *Polygonum viviparum, Astragalus* spp., причем обычно гусеница питается сразу несколькими категориями кормов, в том чис-

ле и вечнозелеными растениями. Это уже стратегия настоящих тундровых фитофагов, хотя необходимость заканчивать вегетационный сезон на стадии куколки может служить серьезным лимитирующим фактором. Один вид, *Xestia alpicola* (Zett.), может зимовать на стадии личинки дважды.

Наиболее гибкая стратегия, с двумя зимовками на стадии личинки, свойственна на Полярном Урале булавоусым чешуекрылым. К этой группе принадлежат виды родов *Erebia* и *Oeneis*, среди которых много фоновых для района форм; *Boloria*, также весьма обычный элемент местной фауны, а также *Colias hyale* (L.), *C. tyche* Böber и *Euphydrias iduna* (Dalm.). Виды двух первых родов связаны со злаками и осоками, остальные питаются 2–3 категориями кормовых ресурсов – Л, Т, В и, реже, Г в разных сочетаниях. Среди их кормовых растений – ивы, *Vaccinium*, дриада, *Cassiope*, фиалки, морошка, *Polygonum*, то есть фоновые виды тундровых биотопов.

Еще одна интересная особенность сезонной стратегии чешуекрылых Субарктики, придающая ей известную гибкость – варьирование стадии зимовки. Некоторые виды могут зимовать на любой из двух смежных стадий: яйцо/молодая личинка или взрослая личинка/куколка. С точки зрения трофики это почти безразлично, но может подстраховать вид при раннем наступлении осени.

В целом, у чешуекрылых Субарктики выделяются те же шесть основных сезонных стратегий, что мы выделили ранее у чешуекрылых юга лесного пояса. Заметно, хотя и недостоверно (χ^2= 1,5; v = 1; p < 0,3), снижение доли видов (с 32,4% до 27,7%), начинающих питание летом и зимующих в стадии куколки. При этом, крупные виды, характеризующиеся такой стратегией, в фауне лесотундры либо отсутствуют, либо переходят здесь на неустойчивое существование, исчезая после холодного лета и возобновляясь за счет мигрантов (Богачева, 1995), зато вполне процветают более мелкие формы с быстро растущей личинкой (в основном пяденицы). Достоверно (с 5,4% до 12,6%; χ^2= 12,1; v = 1; p < 0,001) увеличивается доля летних видов, зимующих на стадии личинки; их больше всего среди Rhopalocera.

Активные и пассивные адаптации чешуекрылых лесотундры

В лесотундре, с одной стороны, существуют виды, быстро растущие на ценных кормах (Л, Т, ЦП) и завершающие развитие за один год. С другой стороны, 15% видов имеют двухгодичную генерацию. Замедленное развитие связано у них, в первую очередь, с малоценными кормовыми ресурсами (В, Г и МП). Вполне естественно, что при обсуждении как трофики, так и сезонности чешуекрылых Субарктики нельзя обойти проблему активных и пассивных адаптаций, которую для насекомых последовательно развивал Ю.И. Чернов (Чернов, 1974, 1978; Ланцов, Чернов, 1987). К первым относятся быстрое развитие при интенсивном питании и росте, четкая локализация жизненного цикла в сезоне и зимовка на строго определенной стадии развития. Напротив, растянутое развитие при низкой интенсивности неизбирательного питания, незакрепленность отдельных фаз развития характеризуют пассивный путь адаптаций. При этом Ю.И. Чернов отмечал, что значимость активных адаптаций у насекомых в условиях Арктики не велика, и они характерны в основном для бореальных видов, заходящих в ее южные пределы. Мы полагаем, что чешуекрылые начинают исчерпывать возможности активных стратегий уже в Субарктике, поскольку использование

некоторых ценных ресурсов (стратегия ранневесенних филлофагов на древесных растениях, специализация на генеративных органах растений) становится менее характерным. Сравнительно быстрое развитие личинки обеспечивается здесь за счет питания весенней листвой древесных растений в старших возрастах (после зимовки), либо при потреблении двудольных травянистых растений.

Уже в Субарктике, виды с однолетним циклом развития, даже на кормовых ресурсах Т и, особенно, Л, могут не успеть завершить цикл в короткие и холодные вегетационные сезоны. При продвижении дальше на север начинают преобладать фитофаги с многолетним развитием личинки. Некоторые настоящие арктические чешуекрылые все больше используют кормовые ресурсы высокого качества. При этом их рост обеспечивается не за счет интенсивности питания (что в первую очередь зависит от температуры), а благодаря высокой его эффективности. Очевидно, это можно считать элементом активных адаптаций у видов, в основном использующих пассивные приспособления к условиям Арктики (Чернов, 1978).

У настоящих арктических видов удельный вес подобных активных адаптаций весьма велик. Так, хорошо изученная сейчас *Gynaephora groenlandica* (Kukal, Dawson, 1989; Kevan, Kukal, 1993; Kukal, 1997) за один сезон проходит фазу куколки, имаго (включая поиск и оплодотворение самки), яйца, первый личиночный возраст (личинка питается зрелыми листьями ивы) и линьку на второй возраст, в котором этот вид зимует. Далее гусеницы вынуждены питаться лишь наиболее ценными кормами (растущим листом ивы), иначе им не будут обеспечены даже минимальные приросты. Поэтому они питаются всего 2–3 недели и начинают готовиться к зимовке еще до наступления периода наиболее высоких температур.

В этой сезонности мы легко узнаем обычную стратегию волнянок с питанием молодых личинок на зрелой листве, зимовкой во втором личиночном возрасте и быстром росте гусениц весной на молодой листве. Малая способность (или неспособность) самок к полету, откладка яиц не на кормовое растение и полифагия также весьма обычны для волнянок. В умеренном поясе относительно высокие температуры и более медленное изменение качества листьев позволяет особям развиваться один год. Низкие температуры и стремительный рост листьев на Севере меняют ситуацию, растягивая развитие вида до 14 и более лет, так что каждый личиночный возраст длится 3–4 года. Ряд интереснейших приспособлений этого вида к условиям Арктики фактически не затрагивает ни трофику, ни сезонность, а имеет отношение к сохранению накопленных ресурсов, к поддержанию высокой температуры тела при питании и к повышению холодостойкости.

Рассмотрим теперь пищевые спектры и фенологию трех наиболее крупных семейств Macrolepidoptera. Среди нимфалид особенно выделяются сатиры (по каталогу Karsholt, Razowski, 1996, Satyrinae – подсемейство нимфалид). Развиваясь, вероятно, в холодных тундростепях, они специализировались на питании «граминоидами», приобрели способность к зимовать на стадии личинки. Многочисленные виды родов *Erebia* и *Oeneis,* в условиях тундры часто фоновые, зимуют здесь дважды. На Южном Урале немногие виды этой группы занимают ограниченные биотопы болот и горных тундр (Ольшванг и др., 2004) и, скорее всего, являются реликтами, сохранившими свойственные группе особенности питания и иногда даже двухлетнюю генерацию. Перламутровки, связанные с кормами категории Т на юге лесного пояса, в условиях тундры приобретают черты полифагов, а на основе обычной зимовки на стадии личинки у

них развивается возможность повторной зимовки. Вплоть до Субарктики проникают и некоторые виды трибы Nymphalini с их обычным пищевым спектром, включающим Л и/или Т, и зимовкой на стадии имаго или куколки.

Пяденицы также весьма активно осваивают Субарктику. Более того, в теплый период 2000-х годов на Приобском Севере появилось около дюжины новых для района видов с самой разной трофикой и сезонными стратегиями (Богачева, 2007). Виды семейства сохраняют, вплоть до северной границы лесов, ту же жизненную стратегию, которая характерна для них в южной тайге. Среди них все еще много видов, питающихся травами; многочисленны специализированные формы; основная стадия зимовки – куколка, а видов, развивающихся более, чем один сезон, нет. В средней полосе многие пяденицы имеют две генерации за сезон, т. е. характеризуются достаточно быстрым развитием. Этого достаточно, чтобы в лесотундровых ландшафтах эти же виды успевали завершить развитие за одно лето. Не последнюю роль в успешном освоении северных территорий видами семейства, несомненно, играют и мелкие размеры большинства пядениц.

Проникновение обычных для средней полосы видов совок на север, напротив, сильно ограничено. Даже в теплый период 2000-х на Приобском Севере появились лишь немногие новые для района виды. Собственно, мы зарегистрировали лишь *Melanchra pisi* (L.) и *Papestra biren* (Goeze); оба – обычные лесные виды. Нам так и не удалось выяснить, связано ли это с какой-либо особенностью трофики или фенологии совок. Тем не менее, показательно, что как спектр питания, так и сезонные стратегии видов этого семейства на Севере совершенно иные, чем на юге лесного пояса. Вместо видов, питающихся на травянистых растениях, значительное место в группе начинают занимать древесные филлофаги, а также полифаги с необычной для группы двойной зимовкой на разных стадиях развития. Последние – настоящие тундровые виды.

Таким образом, на северной границе леса для бабочек наиболее характерны две принципиально разные жизненные стратегии. Первая – стратегия быстрого, одногодичного развития, с использованием кормов категорий Л, Т и ЦП. В основном она характерна для обычных лесных видов, находящихся здесь на северном пределе ареала. Зимовка происходит на стадии куколки, имаго или яйца. Виды, использующие данную стратегию, имеют, как правило, мелкие размеры; крупные формы рискуют не завершить развитие в аномально холодный летний сезон. Вторая стратегия – многолетнее развитие. Виды, использующие ее, – либо полифаги, либо специалисты на кормовых ресурсах, не поддерживающих быстрого развития, особенно на «граминоидах»; зимуют они, как правило, на стадии личинки. Данная стратегия еще не доминирует, но виды, ее использующие, уже являются весомым элементом фауны Субарктики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аникин В.В. (1997). Экологический обзор чешуекрылых (Lepidoptera) Нижнего Поволжья. I. – *Энтомологическое обозрение* **76** (2): 309–317.

Богачева И.А. (1995). Особенности адаптивных стратегий листогрызущих насекомых Субарктики. – *Зоологический журнал* **74** (8): 83–93.

Богачева И.А. (2007). Изменения численности насекомых-фитофагов в низовьях Оби и на Полярном Урале, связанные с глобальным потеплением климата. – Научный вестник Ямало-Ненецкого АО (Салехард). Выпуск 2 (46): Современное состояние и динамика природных сообществ Севера. С. 12–18.

Богачева И.А, Замшина Г.А. (2006). Сопряженное распространение чешуекрылых Macrolepidoptera и их кормовых растений на север вдоль Уральских гор. – *Экология* (5): 379–386.

Богачева И.А, Ольшванг В.Н, Замшина Г.А. (2003). Широтные градиенты трофики Macrolepidoptera Урала: роль качества корма. – *Экология* (6): 1–7.

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

Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. (1995). Дневные бабочки азиатской части России. – Изд-во УрГУ, Екатеринбург. 202 с.

Ланцов В.И., Чернов Ю.И. (1987). Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. – Наука, Москва. 176 с.

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

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

Саулич А.Х. (1999). Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. – Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, Санкт-Петербург. 248 с.

Худсон Д. (1970). Статистика для физиков. – Мир, Москва. 296 с.

Чернов Ю.И. (1974). Некоторые закономерности приспособления наземных животных к ландшафтно-зональным условиям. – *Журнал общей биологии* **35** (6): 846–857.

Чернов Ю.И. (1978). Приспособительные особенности жизненных циклов насекомых тундровой зоны. – *Журнал общей биологии* **39** (3): 394–402.

Aide T.M., Londono E.C. (1989). The effect of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran herbivore. – *Oikos*, **55** (1): 66–70.

Chapin F.S., McKendrick J.D., Johnson D.A. (1986). Seasonal changes in carbon fractions in Alaskan tundra plants of different growth form: implication for herbivory. – *Journal of Ecology* **74** (3): 707–731.

Danks H.V. (1992). Long life cycles in insects. – *Canadian Entomologist* **124** (1): 167–187.

Danks H.V., Kukal O., Ring R.A. (1994). Insect cold-hardiness: insight from the Arctic. – *Arctic* **47** (4): 391–404.

Downes J.A. (1965). Adaptation of insects in the Arctic. – *Annual Review of Entomology* **10**: 257–274.

Feeny P. (1970). Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillar. – *Ecology* **51** (4): 565–581.

Hunter A.F. (1991). Traits that distinguish outbreaking and nonoutbreaking Macrolepidoptera feeding on northern hardwood trees. – *Oikos* **60** (3): 275–282.

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

Kevan P.G., Kukal O. (1993). Corrigendum: a balanced life table for *Gynaephora groenlandica* (Lepidoptera: Lymantriidae), a long-lived high arctic insect, and implications for the stability of its populations. – *Canadian Journal of Zoology* **71** (8): 1699–1701.

Kukal O. (1997). Research in the Canadian High Arctic. Summer 1997. – *Arctic Insect News* 8: 11–13.

Kukal O., Dawson T.E. (1989). Temperature and food quality influences feeding behavior, assimilation efficiency and growth rate of arctic woolly-bear caterpillar. – *Oecologia* **79** (4): 526–532.

MacLean S.F. (1975). Ecological adaptations of tundra invertebrates. – Proceedings of the AIBS Symposium on Physiological Adaptations to the Environment, Amherst, Massachusetts. (J. Fernberg, ed.). – Intext Educational Publishers, New York. P. 269–300.

MacLean S.F., Jensen T.S. (1985). Food plant selection by insect herbivores in Alaskan arctic tundra: the role of plant life form. – *Oikos* **44** (1): 211–221.

Mattson W.J. (1977). Size and abundance of forest Lepidoptera in relation to host plants resources. – Comportement des Insectes et Milieu Trophique (V. Labeyrie, ed.), Colloques Internationaux du C.N.R.S. No. 265. – Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. P. 429–441.

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

Olschwang V.N., Bogacheva I.A., Zamshina G.A. (2002). Latitudinal trends of taxonomy, phenology and trophics in Urals Macrolepidoptera. – Abstracts of the 13th European Congress of Lepidopterology. – Korsør, Denmark. P. 48–49.

Pianka E.R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. – *American Naturalist* **100**: 33–46.

Schweitzer D.F. (1979). Effect of foliage age on body weight and survival in larvae of the tribe Lithophanini (Lepidoptera: Noctuidae). – *Oikos* **32**: 403–408.

Scriber J.M. (2001). Latitudinal and local geographic mosaics in host plant preferences as shaped by thermal units and voltinism. – Abstracts of the 4th European Workshop of Invertebrate Ecophysiology. – St. Petersburg, Russia. P. 53–56.

Scriber J.M., Slansky F. (1981). The nutritional ecology of immature insects. – *Annual Review of Entomology* **26**: 183–211.

Slansky F., Scriber J.M. (1982). Selected bibliography and summary of quantitative food utilisation by immature insects. – *Bulletin of the Entomological Society of America* **28** (1): 43–55.

Latitudinal trends in life strategy changes in the Macrolepidoptera of the Urals

I.A. Bogacheva

Institute of Plant and Animal Ecology, Urals Division of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg 620144. E-mail: bogacheva@ipae.uran.ru

All main categories of food resources and their relation to hibernation stage and voltinism were studied in the Macrolepidoptera of the forest belt in the Urals, ranging from forested steppe to forested tundra. In the southern Urals, macrolepidopterans were shown to feed mainly on leaves of deciduous woody plants and dicotyledonous herbaceous plants, and to hibernate as pupa or larva. Many lepidopterans are bivoltine here. Northwards the food spectrum of lepidopterans fails to change much. The proportion of species feeding on evergreen plants is slightly increased, but the percentages of species feeding either on the most valuable resource, flowers and fruits, or on the least one drop. Seasonality alterations are higher. Species hibernating as larva prevail at the northern tree line. The share of semivoltine species grows 6 times toward the Polar Urals; two generations are not found

there in any species, although potentially bivoltine species are numerous on the list. In the southern Urals, Rhopalocera were shown to differ from Heterocera in their feeding habits and seasonality; the same is true for Geometridae and Noctuidae. The latter family considerably alters its feeding and seasonality toward the Polar Urals, noctuids there resembling geometrids in their food spectra. Differences between Rhopalocera and Heterocera continue to be significant. Three Macrolepidoptera families, Nymphalidae, Geometridae and Noctuidae, dominate in the forest belt; the proportions of the former two families increase, however, to its northern border, whereas the share of noctuids falls abruptly. A group of species with a two-year long development (two hibernations, usually as egg and then pupa) appeared within this family. Some nymphalids hibernate twice at the larval stage, this feature having allowed them to turn into truly arctic species. Geometrids come to the northern tree line virtually without changing their typical feeding and seasonality patterns, thriving there largely due to small sizes.