

Трофические связи разноусых чешуекрылых  
(Lepidoptera, Macroheterocera) —  
филлофагов древесных растений в Южном Зауралье

Trophic relationships of phyllophagous moths  
(Lepidoptera, Macroheterocera)  
on woody plants of the southern Trans-Urals

В.Ю. Крюков  
V.Yu. Kryukov

Кафедра зоологии, Новосибирский государственный педагогический университет, ул. Вилюйская 28, Новосибирск 630126 Россия.  
E-mail: [krukoff@mail.ru](mailto:krukoff@mail.ru).

Novosibirsk State Pedagogical University (Zoology department), Vilyuiskaya str. 28, Novosibirsk 630126 Russia.

**Ключевые слова:** разноусые чешуекрылые, Macroheterocera, дендробионтные филлофаги, трофические связи, Южное Зауралье.

**Key words:** butterflies, Macroheterocera, phillophagous dendrobionts, trophic relations, Southern Trans-Urals.

**Резюме.** В результате анализа трофических связей 199 видов хвоелистогрызущих чешуекрылых Южного Зауралья выяснено, что преобладающее число представителей группы приспособлено к питанию на ивовых и берёзовых. На древесных розоцветных и интродуцированных вязовых, клёновых, маслинных способно развиваться меньшее количество видов. Впервые изучена структура населения чешуекрылых основных древесных растений региона и установлено, что среди лиственных деревьев наиболее специфично население тополя, а группировки ивы, ольхи, яблони и черёмухи во многом производны от населения берёзы. Выявлен сдвиг в сторону увеличения числа трофически специализированных видов во второй половине тёплого сезона.

**Abstract.** Analysis of trophic relationships of 199 moths in the southern Trans-Urals showed that species prefer Salicaceae and Betulaceae in their diet, and fewer were dependent on Rosaceae and introduced Ulmaceae, Aceraceae and Olivaceae. The structure of moth populations inhabiting woody plants of South Urals is studied for the first time. Moth species composition inhabiting *Populus* is elaborated. The fact, that groups of moth species inhabit *Salix*, *Alnus*, *Malus* and *Padus* are the secondary part of the population formed on *Betula* is discussed. It is shown that at the second half of warm season the number of trophic-particularized species increases.

Разноусые чешуекрылые — основные дефолианты хвойных и лиственных лесов Сибири, в том числе Южного Зауралья. В литературных источниках отражены материалы о питании некоторых бабочек в регионе [Вредители..., 1953; Гниненко, 1973, 1998а, б; Рафес и др., 1979; Воскресенский, 1960; Василенко, 1992], но обобщающий анализ этих данных не проводился. В настоящее время в регионе известны 199 видов хвоелистогрызущих Macroheterocera,

входящих в состав 10 семейств. В период исследований 1999–2002 гг. в природе и лабораторных условиях зарегистрировано питание листвой древесных растений 80 видов (табл. 1). Данные о трофических связях чешуекрылых, известных в регионе только по находкам имаго, заимствованы из литературы по другим территориям [Ламперт, 1913; Кожанчиков и др., 1955; Золотаренко, 1961; Коломиец, Артамонов, 1985; Насекомые и клещи..., 1999; Мержеевская, 1967, 1971; Seppanen, 1970].

При характеристике широты пищевых связей использована следующая терминология: полифаги — виды, гусеницы которых могут питаться на растениях более чем из одного порядка; аликвантофаги (от лат. *aliquantum* — несколько) — виды, питающиеся на растениях разных родов одного семейства; олигофаги — чешуекрылые, личинки которых связаны с растениями одного рода. По времени питания гусениц, исследуемые насекомые разделены на 4 фенологические группы: 1) весенне-летняя (период развития личинок — май–июль); 2) летне-осенняя (питание гусениц преимущественно во второй половине тёплого сезона); 3) летне-весенняя (развитие молодых личинок во второй половине лета, затем их зимовка и продолжение питания весной и в начале лета); 4) весенне-осенняя (питание личинок с мая по сентябрь, что свойственно бивольтинным видам, зимующим в фазе куколки).

Первая часть статьи посвящена общему обзору пищевых связей чешуекрылых с широким привлечением литературных данных, вторая и третья части — анализу преимущественно собственных данных.

**Трофические группы.** Среди хвоелистогрызущих Macroheterocera наиболее распространено питание на лиственных растениях (189 видов). С хвойными

облигатно связаны только 10 видов. Как на древесной, так и на травянистой растительности способны развиваться 56 видов, причём для большинства из них питание травами является факультативным.

На исследуемой территории выявлено 115 видов полифагов (58%) из 8 семейств. Из них как на голосеменных (лиственница), так и на покрытосеменных растениях отмечен *Lymantria dispar*. По литературным источникам [Кожанчиков и др., 1955; Коломиец, Артамонов, 1985], подобный тип питания характерен для *Odontopera bidentata*, *Alcis repandata*, *Ectropis crepuscularia*, в меньшей степени для *Hypomecis punctinalis*, *Biston betularius*, *Lasiocampa quercus* и некоторых других представителей группы. Преобладающее число полифагов приспособлено к питанию на наиболее распространённых древесных растениях региона — ивовых и берёзовых (табл. 2). Наиболее обычны генералисты, связанные, в основном, с этими семействами растений (*Phalera bucephala*, *Ptilodon capucina*, *Calliteara pudibunda*, *Lymantria dispar*), а также с берёзовыми, ивовыми и розоцветными (*Biston betularius*, *Hypomecis punctinalis*, *Parectropis similaria*, *Teia recens*, *Euproctis similis*, *Acronicta psi*), реже — берёзовыми и розоцветными (*Acronicta alni*). Ряд политрофных чешуекрылых в Зауралье использует в пищу меньшее количество растений, чем указано в литературе [Крюков, 2002а, 2003]. Примечательно, что многие полифаги, развивающиеся на различных родах деревьев и кустарников (*P. bucephala*, *A. psi*, *C. pudibunda*, *E. similis*, *Gastropacha quercifolia*), весьма неохотно питаются листвой тополя или вовсе отвергают её, хотя *Populus* указывается в качестве кормового растения упомянутых видов.

Олигофаги и аликвантофаги представлены 84 видами (42%) из 9 семейств. Из них наиболее

характерны потребители ивовых (43 вида из 7 семейств), берёзовых (23 вида из 7 семейств) и хвойных (10 видов из 5 семейств). В сумме они составляют 91% от общего числа аликванто- и олигофагов. Другие специализированные виды (потребители розоцветных, крушиновых, клёновых, вязовых, маслиновых) составляют лишь 9%.

К аликванто- и олигофагам розоцветных отнесены 4 вида из 2 семейств: пяденицы *Venusia cambrica* (специалист на *Sorbus*), *Rhinoprora rectangularata* (олигофаг на *Malus* и *Padus*), *Abraxas sylvata* (региональный олигофаг на *Padus*) и совка *Acronicta strigosa* (аликвантофаг на Rosaceae) [Кожанчиков и др., 1955; Коломиец, 1983]. Олигофаги крушиновых представлены одним видом пяденицы *Philereme vetulata*, развивающимся на *Rhamnus* [Mikkola et al., 1985]. К олигофагам вязовых отнесена хохлатка *Dicranura ulmi*, одна гусеница которой найдена в южной части региона на вязе мелколистном [Крюков, 2002б]. Олигофаги клёновых представлены одним редким видом пяденицы *Cyclophora albicellaria*, связанным с растениями рода *Acer* [Кожанчиков и др., 1955]. Из олигофагов маслиновых в регионе зарегистрирована пяденица *Apiera syringaria*, развивающаяся, в основном, на ясене и сирени [Ламперт, 1913; Кожанчиков и др., 1955].

Как и для полифагов, для многих олиготрофных видов Зауралья свойственна региональная трофическая специализация. Ряд видов, известных в литературе в качестве аликвантофагов ивовых, в регионе развивается только на тополе. Такие фоновые представители как *Tethea or*, *Cerura vinula*, *Furcula bifida*, *Pheosia tremula*, *Leucoma salicis*, *Acronicta concerpta* никогда не встречались на ивах. У *Notodonta ziczac*, питающегося как на тополях, так и на ивах, выявлено достоверное предпочтение

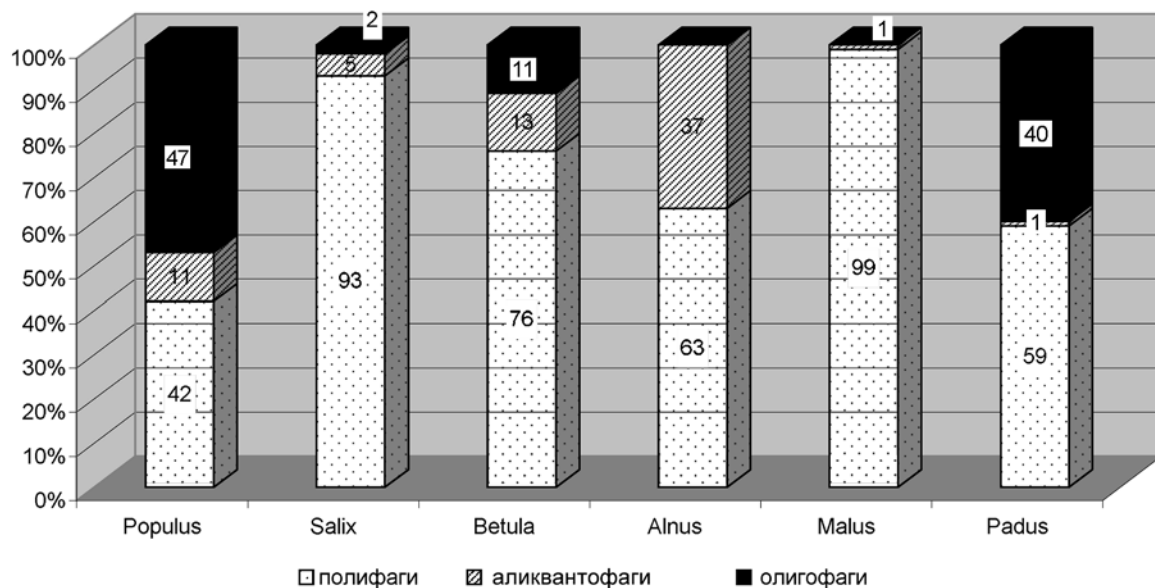


Рис. 1. Относительное обилие олиго-, аликванто- и полифагов на лиственных деревьях.  
Fig. 1. Relative abundance of oligo-, aliquanto- and poliphags in deciduous trees.

Таблица 1. Связи чешуекрылых с основными древесными растениями.  
Table 1. Relationships between moths and woody plants.

Вид	Кормовые растения						
	<i>Pinus</i>	<i>Populus</i>	<i>Salix</i>	<i>Betula</i>	<i>Alnus</i>	<i>Malus</i>	<i>Padus</i>
<b>Весенне-летняя группа</b>							
<b>Endromidae</b>							
<i>Endromis versicolora</i> (L.)			р	+	л		
<b>Geometridae</b>							
<i>Archiearis notha</i> (Hbn.)		л	р	р	р		
<i>A. parthenias</i> (L.)				Л			
<i>Hydriomena furcata</i> (Thunb.)			л		л		
<i>Dysstroma citrata</i> (L.)			р	р			
<i>Plemyria rubiginata</i> (Den. et Schiff.)			л		л		л
<i>Eulithis testata</i> (L.)		л	л	р			
<i>E. populata</i> (L.)		л	л				
<i>E. prunata</i> (L.)			р				л
<i>Thera obeliscata</i> (Hbn.)	л						
* <i>Operophtera brumata</i> (L.)		л	Л	Л	л	л	л
<i>Epirrita autumnata</i> (Borkh.)		л	л	л	л	л	л
<i>Rhinoprora rectangularata</i> (L.)						л	+
<i>Ennomos autumnaria</i> (Werneburg)		+	л	Л	л	л	
<i>Epione repandaria</i> (Hfn.)		л	л		л		
<i>E. parallelaria</i> (Den. et Schiff.)		л	л	л	л		
<i>Semiothisa rippertaria</i> (Dup.)			л				
<i>S. artesiararia</i> (Den. et Schiff.)			л				
<i>Itame loricaria</i> (Eversmann)			л	р			
<i>Cleora cinctaria</i> (Den. et Schiff.)		л	л	л	л		
<i>Lycia hirtaria</i> (Cl.)		+	х	+	л	л	л
<i>Crocallis elinguararia</i> (L.)		л	л	л	л		
<i>Epirrantis diversata</i> (Den. et Schiff.)		л					
<b>Thyatiridae</b>							
<i>Achlya flavicomis</i> (L.)		р		+			
<b>Lasiocampidae</b>							
<i>Trichiura crataegi</i> (L.)		л	л	л	л		л
<i>Malacosoma neusterium</i> (L.)		л	л	л	л	л	л
<i>Eriogaster lanestrus</i> (L.)		++	+++	++	л	Лх	х
<b>Lymantriidae</b>							
<i>Orgyia antiqua</i> (L.)	р	л	л	л	л	л	Л
<i>Teia antiquoides</i> (Hbn.)		л	л	л	л		
<i>Lymantria dispar</i> (L.)	р	++++	+++	++++	+	+	л
<i>L. monacha</i> (L.)	+++++	р	р	р	р	р	х
<b>Noctuidae</b>							
<i>Catocala fraxini</i> (L.)		+	л	р			
<i>C. nupta</i> (L.)		л	л				
<i>C. adultera</i> (Ménétriés)		л	л				
<i>C. pacta</i> (L.)			л				
<i>C. fulminea</i> (Scop.)			л				л
<i>Scoliopteryx libatrix</i> (L.)		л	л				
<i>Xylena vetusta</i> (Hbn.)		л	л				
<i>Conistra vaccinii</i> (L.)		л	л		л	л	л
<i>C. rubiginea</i> (Den. et Schiff.)		л	л				

Таблица 1. (продолжение).  
Table 1. (continuation).

Вид	Кормовые растения						
	<i>Pinus</i>	<i>Populus</i>	<i>Salix</i>	<i>Betula</i>	<i>Alnus</i>	<i>Malus</i>	<i>Padus</i>
<i>Lithophane hepatica</i> (Cl.)			л	л		л	л
<i>L. lambda</i> (F.)		л	л	л	л		
<i>L. consocia</i> (Borkh.)					л		
<i>Eupsilia transversa</i> (Hfn.)			л	л	л	л	л
<i>Xanthia togata</i> (Esp.)		л	л	л			
<i>X. icteritia</i> (Hfn.)		л	л	л			
<i>Lithomoia solidaginis</i> (Hbn.)			л				
<i>Brachionycha nubeculosa</i> (Esp.)		л	л	л	л	л	
* <i>Amphipyra pyramidea</i> (L.)		л	л			л	л
<i>A. perflua</i> (F.)		л	л			л	
<i>Enargia paleacea</i> (Esp.)		+++	х	х	л		
<i>E. ypsilon</i> ([Den. et Schiff.])		л	л	л			
<i>Cosmia trapezina</i> (L.)			л	л		л	л
<i>C. pyralina</i> ([Den. et Schiff.])		л	л	л	л	л	л
<i>C. affinis</i> (L.)							
<i>Parastichtis suspecta</i> (Hbn.)		л	л				
<i>Ipimorpha subtusa</i> ([Den. et Schiff.])		л	л		р		
<i>I. retusa</i> (L.)		л	л		р		
<i>Mesogona oxalina</i> (Hbn.)		л	л		л		
<i>Panolis flammea</i> ([Den. et Schiff.])	+		р	р	р		
<i>Orthosia incerta</i> (Hfn.)		л	л	++	л	л	
<i>O. populeti</i> (F.)		л					
<i>O. gothica</i> (L.)		л	л	л	л		л
<i>O. gracilis</i> ([Den. et Schiff.])		л	л			л	л
<i>O. opima</i> (Hbn.)			л				
<b>Летне-осенняя группа</b>							
<b>Saturniidae</b>							
<i>Eudia pavonia</i> (L.)		л	л	л	л	л	
<i>Aglia tau</i> (L.)			л	л	л	л	
<b>Sphingidae</b>							
<i>Sphinx ligustri</i> L.						л	
<i>Hyloicus pinastri</i> (L.)	+						
<i>Mimas tiliae</i> (L.)		р	р	+	р	р	
<i>Smerinthus caecus</i> Ménériès		р	л	р			
<i>S. ocellatus</i> (L.)		л	л	л	л	+	л
<i>Laothoe amurensis</i> (Std.)		л	л				
<i>L. populi</i> (L.)		++	л	р			
<b>Geometridae</b>							
<i>Electrophaes corylata</i> (Thunb.)		л	л	+	л	+	+
* <i>Venusia cambrica</i> Curt.				р			
<i>V. blomeri</i> Curt.				?			
<i>Hydrelia sylvata</i> ([Den. et Schiff.])			л	л	л	л	
<i>Rheumaptera hastata</i> (L.)			р	л	р		
<i>Hydria undulata</i> (L.)		л	л	л	л		
* <i>Eupithecia exigua</i> (Hbn.)			л			л	л
<i>Lobophora halterata</i> (Hfn.)		л	л	р			
* <i>Pterapherapteryx sexalata</i> (Retzius)		л	л				
<i>Trichopteryx carpinata</i> (Borkh.)		л	л	л			

Таблица 1. (продолжение).  
Table 1. (continuation).

Вид	Кормовые растения						
	<i>Pinus</i>	<i>Populus</i>	<i>Salix</i>	<i>Betula</i>	<i>Alnus</i>	<i>Malus</i>	<i>Padus</i>
<i>Chlorissa viridata</i> (L.)		л	+	л	л		
<i>C. cloraria</i> (Hbn.)		л		л			
<i>Iodis lactearia</i> (L.)			л	+	л	л	л
<i>Abraxas sylvata</i> (Scop.)				р			+++++
<i>Lomaspilis marginata</i> (L.)		++	+	р	р		
<i>L. opis</i> (Butler)				л			
<i>Lomographa bimaculata</i> (F.)				л			л
<i>L. temerata</i> ([Den. et Schiff.])			л	л		л	л
<i>Cabera pusaria</i> (L.)		р	р	++++	++		
<i>C. exanthemata</i> (Scop.)		++	++	р	р		
<i>Odontopera bidentata</i> (Cl.)	л	л	л	Л	л		л
<i>Opistograptis luteolata</i> (L.)			л	л		+	л
<i>Plagodis dolabraria</i> (L.)			л	++		+	л
<i>Semiothisa notata</i> (L.)			+	+++	++	+	+
<i>S. alternata</i> ([Den. et Schiff.])		л	++	р	р		р
<i>S. liturata</i> (Cl.)	++++						
<i>Ematurga atomaria</i> (L.)			+	+			
<i>Bupalus piniarius</i> (L.)	+++++						
<i>Hypomecis punctinalis</i> (Scop.)	р	++	+++	+++	+	+++	+
<i>H. roboraria</i> ([Den. et Schiff.])				л	л	+	
<i>Ascotis selenaria</i> ([Den. et Schiff.])				л		л	
* <i>Paradarisa consonaria</i> (Hbn.)		л	л	Л	л		
<i>Perectropis similaria</i> (Hbn.)		+	++	++++	+++	++++	+++
<i>Aethalura punctulata</i> ([Den. et Schiff.])		л	л	л	л		
<i>Biston betularius</i> (L.)		++++	+++++	++++	+++	+++++	++++
<b>Thyatiridae</b>							
<i>Tethea ocularis</i> (L.)		+	р				
<i>T. or</i> ([Den. et Schiff.])		++++	р	+			
<i>Ochropacha duplaris</i> (L.)		р		+++	л		
<i>Tetheella fluctuosa</i> (Hbn.)				л			
<b>Lasiocampidae</b>							
<i>Macrothylacia rubi</i> (L.)		+	л	х		х	
<i>Phyllodesma tremulifolium</i> (Hbn.)		+	х	х	л		
<b>Notodontidae</b>							
<i>Cerura vinula</i> (L.)		++++	р				
<i>C. erminea</i> (Esp.)		л	л				
<i>Stauropus fagi</i> (L.)			л	Л		л	
* <i>Furcula furcula</i> (Hbn.)		л	л	р	р		
<i>F. bicuspis</i> (Borkh.)		р	р	Л	р		
<i>F. aeruginosa</i> (Christoph)			л				
<i>F. bifida</i> (Brahm)		+++	л	р			
<i>Notodonta dromedarius</i> (L.)		р	+	+++	+		
<i>N. ziczac</i> (L.)		+++	++	р	р	р	
<i>N. torva</i> (Hbn.)		+	+	р			
<i>N. tritophus</i> ([Den. et Schiff.])		л	л	р			
<i>Pheosia tremula</i> (Cl.)		++	р	р			
<i>P. gnoma</i> (F.)		х	х	Лх	л		
<i>Pterostoma palpina</i> (Cl.)		л	+	л	л		

Таблица 1. (продолжение).  
Table 1. (continuation).

Вид	Кормовые растения						
	<i>Pinus</i>	<i>Populus</i>	<i>Salix</i>	<i>Betula</i>	<i>Alnus</i>	<i>Malus</i>	<i>Padus</i>
<i>Ptilodon capucina</i> (L.)		++	++	+++	л		+
<i>Leucodonta bicoloria</i> ([Den. et Schiff.])				+++			
<i>Phalera bucephala</i> (L.)		Лх	++++	++++	л	+	
<i>Odontosia carmelita</i> (Esp.)				л	л		
<i>Gluphisia crenata</i> (Esp.)		л	л	р			
<i>Pygaera timon</i> (Hbn.)		л	л				
<b>Lymantriidae</b>							
<i>Calliteara pudibunda</i> (L.)	р	+	+	++		л	+
<b>Noctuidae</b>							
<i>Earias clorana</i> (L.)		р	л				
<i>Pseudoips prasinanus</i> (L.)		р	р	+++			
<i>Minucia lunaris</i> ([Den. et Schiff.])		л					
<i>Melanchra persicariae</i> (L.)		л	л	+	+	+	+
<i>M. pisi</i> (L.)		л	+	+	л	+	
<i>Lacanobia wlatinum</i> (Hfn.)		л	л	л			
<i>L. thalassina</i> (Hfn.)			л	л	л		
<i>L. contigua</i> ([Den. et Schiff.])		л	л	л	л		
* <i>Papestra biren</i> (Goeze)		л	л	л			л
<i>Calocasia coryli</i> (L.)		л	+	+	л	л	л
<i>Moma alpium</i> (Osbeck)		р		+	р		
<i>Acronicta conceпта</i> (Drdt.)		+++	р	р	р		
* <i>A. aceris</i> (L.)						л	
<i>A. leporina</i> (L.)		р	р	++	р		
<i>A. alni</i> (L.)		р	р	+	л	+	
<i>A. cuspis</i> (Hbn.)				+	+++		
<i>A. tridens</i> ([Den. et Schiff.])		л	++	+	л	л	++
<i>A. psi</i> (L.)		Л	++++	+++	л	++++	++
<i>A. strigosa</i> ([Den. et Schiff.])						+	л
<i>A. cinerea</i> (Hfn.)		л	л	л			
* <i>A. euphorbiae</i> ([Den. et Schiff.])		л	л	л	л		
<i>A. rumicis</i> (L.)		++	++	л	л	л	
<b>Летне-весенняя группа</b>							
<b>Geometridae</b>							
<i>Dysstroma truncata</i> (Hfn.)			л	л	л		л
<i>Geometra papilionaria</i> L.		р	р	++	л	р	р
<i>Hemitheia aestivaria</i> (Hbn.)			л	л	л	+	л
<i>Angerona prunaria</i> (L.)		х	л	+	+	х	х
<i>Ouarapteryx sambucaria</i> (L.)		л	л		л		
<i>Hylaea fasciaria</i> (L.)	л						
<i>Abraxas grossulariata</i> (L.)							л
<i>Alcis repandata</i> (L.)	л	л	л	л	л		л
<b>Lasiocampidae</b>							
<i>Lasiocampa quercus</i> (L.)	р	х	+	+	+	х	+
<i>Cosmotriche lunigera</i> (Esp.)	+						
<i>Dendrolimus pini</i> (L.)	++						
* <i>D. superans</i> (Butler)	л						
<i>Gastropacha quercifolia</i> (L.)		л	х	л	л	х	х
<i>G. populifolia</i> (Esp.)		л	л				
<i>Odonestis pruni</i> (L.)			л	л	л	л	

Таблица 1. (продолжение).  
Table 1. (continuation).

Вид	Кормовые растения						
	<i>Pinus</i>	<i>Populus</i>	<i>Salix</i>	<i>Betula</i>	<i>Alnus</i>	<i>Malus</i>	<i>Padus</i>
<b>Notodontidae</b>							
<i>Clostera anastomosis</i> (L.)		+	л				
<b>Lymantriidae</b>							
<i>Dicallomera fascelina</i> (L.)		р	р	л		л	л
<i>Teia recens</i> (Hbn.)		++	+++	+++	л	++	+++
* <i>Euproctis chrysorrhoea</i> (L.)		Л	л	Л		л	
<i>E. similis</i> (Fuessly)		+	+++	++++	+++	+++	+++
<i>Leucoma salicis</i> (L.)		++++	р				
<b>Noctuidae</b>							
<i>Polia trimaculosa</i> (Esp.)			л	л			
<i>P. bombycina</i> (Hfn.)			л	л	л		л
<i>P. nebulosa</i> (Hfn.)		л	л	л	л		
<b>Весенне-осенняя группа</b>							
<b>Geometridae</b>							
<i>Cyclophora pendularia</i> (Cl.)		л	л	л	л		
<i>C. albicellaria</i> (Hbn.)							
<i>C. albipunctaria</i> (Hfn.)		р	р	л	л		
<i>Selenia lunularia</i> (Hbn.)					л		л
<i>S. tetralunaria</i> (Hfn.)		л	л	л	л	л	л
<i>S. dentaria</i> (F.)			л	л	л		л
<i>Ectropis crepuscularia</i> [(Den. et Schiff.)]	л	л	л	л	л		л
<b>Drepanidae</b>							
<i>Falcaria lacertinaria</i> (L.)				+	л		
<i>Drepana falcata</i> (L.)				++	л		
<i>D. curvatula</i> (Borkh.)				Л	л		
<b>Notodontidae</b>							
<i>Clostera curtula</i> (L.)		л	л				
<i>C. albosigma</i> (Fitch)		л	л				
<i>C. pigra</i> (Hfn.)		++	+				
<b>Noctuidae</b>							
<i>Acronicta auricoma</i> [(Den. et Schiff.)]		л	л	л			л
Итого (литер./собств. Данные)	13/7	111/35	132/32	109/46	83/12	60/24	57/17
Выборка (n)	168	809	428	1120	68	190	118

Обозначения: Л — литературные данные по Южному Зауралью; л — литературные данные по другим территориям; р — по собственным или литературным данным, растение может поедаться только в редких случаях; + — редок, ++ — малочислен, +++ — обычен, ++++ — многочислен, +++++ — очень многочислен (рассчитано по шкале Песенко для каждого комплекса по данным собственных сборов); х — питание отмечено только в лабораторных условиях; \* — вид приводится только на основании литературных данных.

к *Populus*. У многих видов зауральские популяции связаны с наиболее распространённой древесной породой региона — берёзой. Региональными берёзовыми олигофагами являются *Endromis versicolora*, *Mimas tiliae*, *Geometra papilionaria*, *Achlya flavicornis*, *Pseudoips prasinanus* и, вероятно, ряд других видов [Гниненко, 1983; Гниненко и др. 1983; Василенко, 1992; Крюков, 2002в].

Соотношение видов по спектрам их питания напрямую связано со спецификой населения филлофагов древесных растений (табл. 2). Присутствие олигофагов наиболее высоко на сосновых (77%),

ивовых (30%) и берёзовых (20%). На древесных розоцветных, крушиновых, липовых и интродуцированных вязовых, клёновых, маслиновых доля специализированных видов низка (от 0 до 11%). Их фауна представлена в основном полифагами. Количество видов, питающихся на растениях этих семейств, также невелико. Если на иве, тополе, берёзе способны развиваться более 100 видов, то на яблоне, рябине и черёмухе — по 57–60 видов, вязе — 27, клёне — 34, ясене — 15 и сирени — 9. Виды со специализированным питанием на интродуцированных деревьях являются редкими представителями

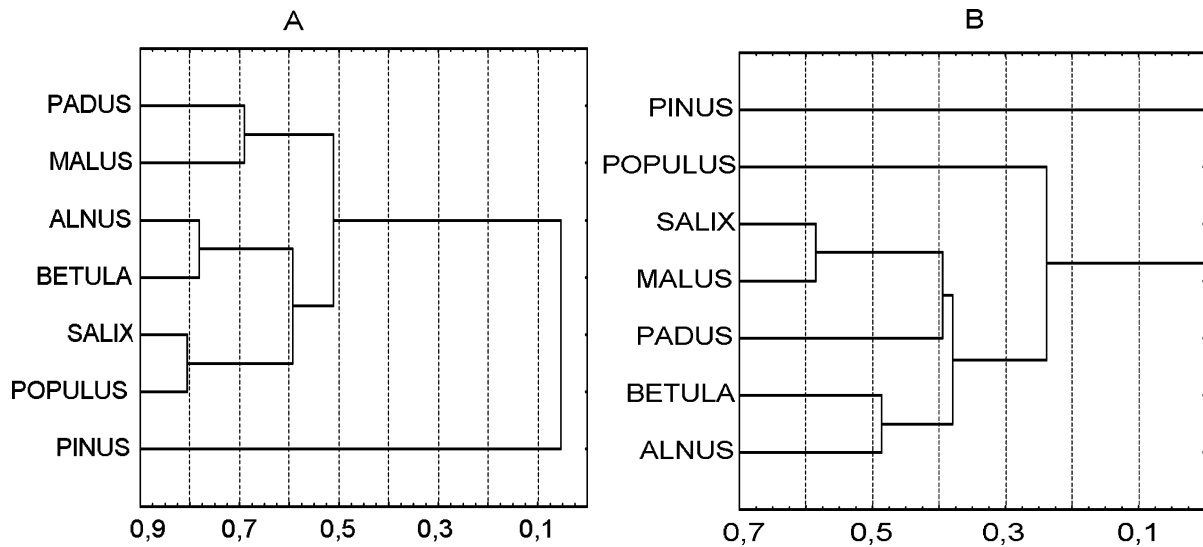


Рис. 2. Дендрограммы сходства населения чешуекрылых древесных растений: А — по видовому составу; В — по относительному обилию.

Fig. 2. Similarity dendrograms of moths inhabiting woody plants, A — by species composition, B — by relative abundance.

Таблица 2. Число питающихся видов и соотношение поли- и олигофагов на разных древесных растениях (литературные и собственные данные).

Table 2. Number of insect species and ratio of poly- and oligophagous caterpillars feeding on different woody plants.

Семейство, род растений	Полифаги	Аликвантофаги	Олигофаги	Общее число видов
Pinaceae, <i>Pinus</i>	3* (23)**	7 (54)	3 (23)	13
Salicaceae	103 (70)	23 (16)	20 (14)	146
<i>Populus</i>	76 (68)	23 (21)	12 (11)	111
<i>Salix</i>	99 (74)	23 (18)	10 (8)	132
Betulaceae	93 (80)	11 (9)	12 (11)	116
<i>Betula</i>	87 (80)	10 (9)	12 (11)	109
<i>Alnus</i>	72 (86)	11 (14)	-	83
Rosaceae	88 (96)	2 (2)	2 (2)	92
<i>Malus</i>	58 (97)	2 (3)	-	60
<i>Padus</i>	54 (95)	2 (3)	1 (2)	57
<i>Crataegus</i>	48 (98)	1 (2)	-	49
<i>Sorbus</i>	55 (96)	1 (2)	1 (2)	57
Rhamnaceae, <i>Rhamnus</i>	19 (95)	-	1 (5)	20
Ulmaceae, <i>Ulmus</i>	27 (97)	-	1 (3)	29
Aceraceae, <i>Acer</i>	33 (97)	-	1 (3)	34
Tiliaceae, <i>Tilia</i>	46 (100)	-	-	46
Oleaceae	20 (95)	1 (5)	-	21
<i>Fraxinus</i>	14 (93)	1 (7)	-	15
<i>Syringa</i>	8 (89)	1 (11)	-	9

Примечание: \* — число видов, \*\* — проценты.  
Note: \* — number of species, \*\* — percent.

фауны. Кроме того, освоение интродуцированных растений фитофагами, по сравнению с дикорастущими, намного слабее. Исследования, проведённые в очагах массового размножения летне-осеннего комплекса, показали, что количество гусениц на берёзах, тополях, ивах и розоцветных исчислялось десятками, сотнями, а иногда и тысячами, тогда как на вязе (*Ulmus laevis*) и клёне (*Acer negundo*) личинки встречались единично, а на ясене (*Fraxinus pensylvanica*) отсутствовали полностью.

Структура населения чешуекрылых основных древесных растений. Наиболее детально были изучены филофаги сосны (*Pinus sylvestris*), тополя (*Populus tremula*, *P. balsamifera*), ивы (*Salix pentandra*, *S. triandra*, *S. caprea*, *S. cinerea*), берёзы (*Betula pendula*), ольхи (*Alnus glutinosa*), яблони (*Malus baccata*, *M. prunifolia*) и черёмухи (*Padus avium*).

Основные характеристики населения этих растений отражены в таблице 3 и на рисунке 1. Высокое видовое разнообразие свойственно группировкам ивовых и берёзовых (особенно *Betula* и *Populus*). Население розоцветных отличается более низкими показателями РИЕ. Самое низкое видовое разнообразие характерно для комплекса филофагов сосны, что связано с большими различиями в обилии консортов и отсутствием обычных видов.

В период исследований на сосне отмечены только специализированные чешуекрылые. Из листовых деревьев, наибольшее участие олигофагов характерно для тополя. Также их обилие высоко на черёмухе, но за счёт только одного вида (*Abraxas sylvata*). Обилие специалистов значительно на ольхе. Олигофаги здесь отсутствуют, хотя обычен фитофаг, явно предпочитающий *Alnus* — *Acronicta cuspis*. На иве и яблоне участие олигофагов оказалось весьма незначительным.



Таблица 3. Особенности структуры населения чешуекрылых древесных растений.  
Table 3. Peculiarities of moth population structure inhabiting wooden plants.

Растения	Число видов с разной специализацией питания			Количество видов с разным обилием*					Видовое богатство	PIE	n
	Полифаги	Аликвантофаги	Олигофаги	Массовые	Многочисленные	Обычные	Малочисленные	Редкие			
<i>Pinus</i>	-	5	2	1	2	-	2	2	7	0,26	168
<i>Populus</i>	15	5	11	-	5	4	10	12	31	0,88	809
<i>Salix</i>	22	4	1	1	2	5	7	12	27	0,84	428
<i>Betula</i>	26	5	10	-	6	9	7	19	41	0,93	1120
<i>Alnus</i>	8	4	-	-	-	4	2	5	12	0,87	68
<i>Malus</i>	18	1	-	1	2	2	1	13	19	0,77	190
<i>Padus</i>	12	1	1	1	1	3	2	7	14	0,77	118

Примечание: \* — рассчитано по шкале Песенко для каждой группировки

Таблица 4. Распределение олиго-, аликванто- и полифагов по основным древесным растениям в очаге летне-осеннего комплекса (Кетовский лесхоз, 2000 г).

Table 4. Distribution of oligo-, aliquanto- and polyphags on basic woody plants in the summer insect complex of Ketovsky leshoz, 2000.

Виды	Обилие на кормовых растениях (%)					Общее обилие (%)
	<i>Populus</i>	<i>Salix</i>	<i>Betula</i>	<i>Padus</i>	<i>Malus</i>	
<b>Полифаги</b>	<b>52</b>	<b>92</b>	<b>61</b>	<b>41</b>	<b>96</b>	<b>64</b>
<i>Biston betularius</i>	48	51	18	21	41	36
<i>Parectropis similaria</i>	1	7	16	6	21	10
<i>Hypomecis punctinalis</i>	-	1	4	-	6	2
<i>Ptilodon capucina</i>	2	5	9	3	-	5
<i>Acronicta psi</i>	-	10	6	6	19	6
<i>Melanchra pisi</i>	-	4	3	-	1	2
Другие полифаги	1	5	5	5	7	3
<b>Аликванто- и олигофаги</b>	<b>46</b>	<b>7</b>	<b>31</b>	<b>49</b>	<b>-</b>	<b>32</b>
<i>Tethea or</i>	14	-	-	-	-	5
<i>Cerura vinula</i>	16	-	-	-	-	5
<i>Furcula bifida</i>	6	-	-	-	-	2
<i>Notodonta ziczac</i>	6	5	-	-	-	2
<i>Cabera pusaria</i>	-	-	17	-	-	7
<i>Ochropacha duplaris</i>	-	-	4	-	-	2
<i>Leucodonta bicoloria</i>	-	-	3	-	-	1
<i>Pseudoips prasinanus</i>	-	-	3	-	-	1
<i>Abraxas sylvata</i>	-	-	-	49	-	4
Другие олигофаги	4	2	4	-	-	3
<b>Неидентифицированные</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>8</b>	<b>10</b>	<b>4</b>	<b>4</b>
Выборка (n)	254	82	297	63	84	780

Сходство видового состава чешуекрылых — консументов древесных растений определялось при помощи индекса общности Чекановского-Съёренсена для качественных данных. При этом учитывались как собственные, так и литературные сведения

Таблица 5. Трофическая специализация в разных фенологических группах гусениц (литературные и собственные данные).

Table 5. Trophic specialization in different phenological groups of caterpillars.

Фенологические группы	Число видов	Трофическая специализация, (число видов и % в скобках)					
		Полифаги	Аликванто- и олигофаги				
			<i>Pina-seae</i>	<i>Salica-seae</i>	<i>Betula-seae</i>	<i>Rosa-seae</i>	Прочие
Весенне-летняя	67	44 (66)	3 (4)	13 (20)	4 (6)	1 (1)	2(3)
Летне-осенняя	94	49 (52)	3 (3)	24 (26)	14 (15)	3 (3)	1 (1)
Летне-весенняя	24	16 (67)	4 (17)	3 (12)	1 (4)	-	-
Весенне-осенняя	14	6 (43)	-	3 (21)	4 (29)	-	1 (7)
Все группы	199	115 (58)	10 (5)	43 (22)	23 (11)	4 (2)	4 (2)

о кормовых растениях фитофагов. Сходство структур населения исследуемых растений определено по коэффициенту общности Чекановского-Съёренсена для количественных данных в форме b. Дендрограммы построены по кластерному методу «средние группы» [Песенко, 1982].

На дендрограмме сходства видового состава (рис. 2А) резко обособляется комплекс филлофагов сосны, а наибольшее сходство отмечено между растениями, принадлежащими к одним семействам. Оценка индексов сходства по относительному обилию видов даёт иную картину (рис. 2В). Общность между группировками сосны и лиственных деревьев равна нулю, так как их общих видов в природе не найдено. Значительно обособляется кластер тополя, что связано с несколькими причинами. Во-первых, ряд обычных и многочисленных видов в Зауралье развивается только на тополе (*Tethea or*, *Cerura vinula*, *Leucoma salicis* и др.), поэтому наибольшую долю в сборах личинок на данном растении составляют олигофаги (рис. 1). Во-вторых, на тополе значителен процент аликвантофагов, большинство из которых (*Lomaspilis marginata*, *Notodonta ziczac*, *Clostera pigra*) предпочитают тополь

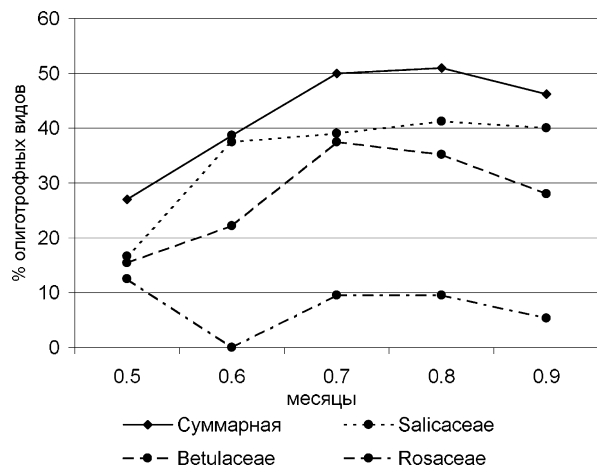


Рис. 3. Сезонные изменения широты трофических связей чешуекрылых-консортов лиственных деревьев.

Fig. 3. Seasonal alterations of trophic relationships of moths with deciduous trees.

иве. О последнем свидетельствует и то, что доля аликвантофагов на иве составляет только 5%. В-третьих, как уже было показано, многие полифаги, обычные и многочисленные на берёзовых, розоцветных и ивах, на тополе встречаются редко. К массовым видам, развивающимся равно как на тополе, так и на других лиственных деревьях, можно отнести лишь *Biston betularius* и *Limantria dispar*. Относительное обилие политрофных видов на *Populus* составляет только 42% — меньше, чем на каком-либо другом лиственном растении.

Другая группировка включает население берёзы, ольхи, ивы, яблони и черёмухи, где преобладают генералисты. Наибольшая общность характерна для населения ивы и яблони. На этих растениях высоко относительное обилие таких полифагов, как *Hypomecis punctinalis*, *Parectropis similaria*, *Biston betularius*, *Acronicta psi*, *Teia recens*, *Euproctis similis*, а доли олигофагов в сборах наименьшие (менее 7%). На черёмухе отмечены те же виды полифагов, что на иве и яблоне, но их относительное обилие меньше, потому как значительна доля олигофага *Abraxas sylvata*. Отсюда некоторая обособленность черёмухи от яблони и ивы. Относительно высокое сходство группировок берёзы и ольхи обусловлено довольно высоким обилием общих специализированных и политрофных видов (*B. betularius*, *P. similaria*, *E. similis*, *A. psi*, *Cabera pusaria*, *Semiothisa notata* и др.).

Таким образом, если сходство фаунистического состава демонстрирует наибольшую общность между группировками систематически близких растений, то анализ структур населения показывает значительную производность группировок деревьев нижнего яруса (ива, яблоня, черёмуха) от группировок деревьев верхнего яруса (берёза, тополь). Не имеющая широкого распространения в регионе ольха заселяется в основном консортами берёзы.

Эта схема может быть хорошо проиллюстрирована на примере распределения гусениц по кормовым растениям в одном из очагов летне-осеннего комплекса (табл. 4). Большинство доминирующих видов комплекса связано с берёзой. При высокой плотности личинок в кронах возникает интерференция, вызывающая вертикальные миграции гусениц. Подробно это явление описано П.М. Рафесом и Ю.И. Гниненко [1973]. Интерференция особенно характерна для гусениц пядениц, которые при большом обилии вынуждены делать частые падения и поднятия в кроны. При этом оказавшаяся на земле гусеница взползает на первое попавшееся дерево независимо от того, пригодно оно для её питания или нет. Поскольку преобладающая часть видов связана с берёзой, от неё во многом производно население деревьев нижнего яруса. Так, яблоня и ива заселяются политрофными гусеницами, связанными, кроме того, с берёзой или тополем. Относительное обилие таких филлофагов составляет на иве и яблоне более 90%. Сходная ситуация характерна и для черёмухи, несмотря на высокую долю одного стенотрофного вида. В отличие от черёмухи, на тополе формируется более специфичный комплекс, включающий не одного, а нескольких специализированных филлофагов.

*Трофическая специализация в разных фенологических группах.* Весенне-летняя фауна хвоелистогрызущих *Macroheterosera* представлена преимущественно многоядными видами, тогда как летне-осенняя характеризуется большим числом специализированных (табл. 5). Это также касается видов, зимующих в фазе гусеницы и питающихся как молодым, так и взрослым листом. Осенью они проявляют большую кормовую избирательность, нежели в старших возрастах весной, когда личинки могут переходить на несвойственные для них растения.

Доля учтённых в разные месяцы олигофагов представлена на рисунке 3. Процент специализированных консортов лиственных деревьев составляет 27% в мае и 39% в июне. В июле–августе этот показатель увеличивается до 50–51%. Сезонный сдвиг в сторону увеличения доли стенотрофных видов во второй половине тёплого сезона определяют олигофаги ивовых и берёзовых.

Наблюдаемому явлению можно дать следующее объяснение. В весенне-летнем периоде явно доминирует один вид — *Limantria dispar*. Напротив, вспышки численности летне-осенних видов имеют, как правило, комплексный характер, — происходит подъём численности нескольких десятков видов, что приводит к напряжённой конкуренции между ними. Результатом конкуренции является дробление адаптивной зоны исследуемой группы, приводящее к формированию более узкой пищевой специализации и ослаблению конкурентных отношений.

Таким образом, в результате исследований было установлено, что: 1) преобладающее число видов изученной группы чешуекрылых приспособлено к

питанию на наиболее распространённых древесных растениях региона (ивовые и берёзовые). На древесных розоцветных и интродуцированных деревьях способно развиваться меньшее число видов. Процент питающихся на них олигофагов незначителен; 2) из исследуемых лиственных деревьев наибольшее видовое разнообразие чешуекрылых характерно для населения берёзы и тополя, а наименьшее — для яблони и черёмухи. Высокой специфичностью отличается группировка тополя. Число и обилие олигофагов на этом растении наиболее высоко. Население ивы, ольхи, черёмухи и яблони во многом производно от населения берёзы и, в меньшей степени, тополя; 3) Выявлен сдвиг в сторону увеличения числа стенотрофных видов во второй половине тёплого сезона, что, вероятно, связано с комплексным характером вспяшек численности видов летне-осенней группы и более напряжённой конкуренцией между ними.

## Литература

- Василенко С.В. 1992. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) лесостепной зоны Западно-Сибирской равнины. Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 183 с.
- Воскресенский Н.М. 1960. Вредители сельскохозяйственных культур, складов и насаждений Курганской области из отряда чешуекрылых насекомых // Труды Курганского СХИ. Вып.5. С.135–140.
- Вредители и болезни леса Курганской области. 1953. Курган. 42 с.
- Гниненко Ю.И. 1973. Особенности экологии некоторых хохлаток в Зауралье // Экология. No.5. С.79–82.
- Гниненко Ю.И. 1983. Биология берёзового шелкопряда в условиях Южного Зауралья // Вестник зоологии. No.2. С.75–76.
- Гниненко Ю.И. 1998а. Вспяшки массового размножения бражников в лесах юга Сибири и Северного Казахстана // Лесоведение. No.4. С.67–72.
- Гниненко Ю.И. 1998б. Стрельчатка (Lepidoptera, Noctuidae, Acronictinae) в лесостепной зоне юга Западной Сибири и Северного Казахстана // Вестник зоологии. No.4. С.97–100.
- Гниненко Ю.И., Распопов П.М., Ковалевская Н.И. 1983. Особенности биологии липового бражника *Mimas tiliae* (Lepidoptera, Sphingidae) в Зауралье // Зоологический журнал. Т.62. No.7. С.1009–1014.
- Золотаренко Г.С. 1961. Материалы к изучению разноусых чешуекрылых береговой зоны Новосибирского водохранилища // Новосибирск. С.209–227.
- Коломиец Н.Г. 1983. Биология вязовой пёстрой пяденицы в Западной Сибири // Известия СО АН СССР. Вып.3. Серия биологическая. С.104–108.
- Коломиец Н.Г., Артамонов С.Д. 1985. Чешуекрылые — вредители берёзовых лесов. Новосибирск: Наука. 129 с.
- Кожанчиков И.В., Данилевский А.С., Дьяконов А.М. 1955. Отряд Lepidoptera — чешуекрылые или бабочки // Вредители леса. Справочник. Т.1. М.–Л. С.35–285.
- Крюков В.Ю. 2002а. К изучению летне-осенней группы чешуекрылых (Macrolepidoptera) — консортов ивовых и древесных розоцветных в Южном Зауралье // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. Вып.2. Новосибирск: Изд-во НГПУ. С.78–85.
- Крюков В.Ю. 2002б. Новые и малоизвестные разноусые чешуекрылые (Lepidoptera, Macroheterocera) Курганской области // Вестник Челябинского гос. пед. ун-та. Вып.3. Сер.10. С.101–105.
- Крюков В.Ю. 2002в. Совковидки (Lepidoptera, Thyatiridae) Южного Зауралья // Биологическая защита леса и лесопатологический мониторинг в России. Пушкино. С.166–171.
- Крюков В.Ю. 2003. Жизненные циклы некоторых дендробионтных чешуекрылых (Lepidoptera, Macroheterocera) в Южном Зауралье // Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах. Вып.3. Новосибирск: Изд-во НГПУ. С.23–27.
- Ламперт К. 1913. Атлас бабочек и гусениц Европы и отчасти Русско-Азиатских владений // Холодковский Н.А., Кузнецов Н.Я. (ред.): СПб. С.488.
- Мержеевская О.И. 1967. Гусеницы совков (Noctuidae), их биология и морфология. Определитель. Минск: Наука и техника. 452 с.
- Мержеевская О.И. 1971. Совки (Noctuidae) Белоруссии. Минск: Наука и техника. 448 с.
- Насекомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. 1999. Т.3. Чешуекрылые. Ч.2. СПб.: Наука. 410 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Рафес П.М., Гниненко Ю.И. 1973. О зависимости выживания листогрызущих гусениц (Lepidoptera) от их поведения // Энтомологическое обозрение. Т.52. Вып.2. С.292–303.
- Рафес П.М., Распопов П.М., Гниненко Ю.И. 1979. Конкуренция за пищу между видами летне-осенней группы вредителей берёзы в Зауралье // Известия АН СССР. Серия биологическая. No.1. С.63–71.
- Mikkola K., Jalas I., Peltonen O. 1985. Suomen perhoset. Tampere. Mittarit 1. 260 S.
- Seppanen E.J. 1970. Suurperhostoukkien ravintokasvit. [The food-plants of the larvae of the Macrolepidoptera of Finland. Porvoo]. Helsinki: Werner soderstrom osakeyhtio. 179 p.