

ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ ИВАНОВИЧА КУРЕНЦОВА

A. I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings

2010

вып. XXI

УДК 595.782

**ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ГУСЕНИЦ ЛИСТОВЁРТОК (LEPIDOPTERA,
TORTRICIDAE) НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ**

А.А. Богунова

Амурский гуманитарно-педагогический государственный университет,
г. Комсомольск-на-Амуре

Проведен анализ трофических связей 277 видов листовёрток Нижнего Приамурья. По связям с жизненными формами растений среди гусениц листовёрток доминируют дендрофильные виды (70,8%). Хортофилия среди тортрицид менее распространена (20,2%). Для большинства гусениц характерна филлофагия. По широте пищевой специализации среди листовёрток явно преобладают олигофаги, которые имеют трофические связи с растениями 25 ботанических семейств; основная их масса распределяется по семействам Salicaceae, Rosaceae, Asteraceae, Pinaceae, Betulaceae и Fabaceae.

Листовёртки – одно из крупнейших семейств микрочешуекрылых насекомых, представители которого большей частью приурочены к лесным ландшафтам. Это семейство объединяет большой комплекс вредителей сельскохозяйственных, садовых и лесных культур. Пищевая специализация гусениц листовёрток Нижнего Приамурья изучена недостаточно полно (Кузнецов, 2001, 2005). Для 91 вида (24,7% видового состава) кормовые растения остаются неизвестными. Можно догадываться, что по аналогии с пищевой специализацией родственных видов большинство из них связаны с травянистыми растениями. Учитывая литературные сведения о кормовых растениях европейских и дальневосточных листовёрток (Ермолаев, 1977; 1988; Кузнецов, 1973, 2001, 2005; Недошивина, 2004; Определитель вредных и полезных насекомых..., 1984; Razowski, 2002, 2003 и др.) и оригинальные материалы, опубликованные автором в ряде работ (Сячина, Дубатолов, 2008; Сячина, 2008), можно в общих чертах охарактеризовать трофические связи гусениц листовёрток района исследований.

Целью данной работы является обзор и анализ трофических связей гусениц листоверток Нижнего Приамурья в той степени, в которой позволяют это сделать накопившиеся к настоящему времени литературные данные и результаты полевых исследований.

Результаты и обсуждение

Пищевые связи насекомых-фитофагов принято классифицировать по отношению к жизненным формам растений, к используемым в пищу частям растений и по широте пищевой специализации (Кузнецов, 1969; Фалькович, 1969).

По приуроченности к жизненным формам растений среди выявленных нами на исследуемой территории листоверток преобладают дендрофилы, которые включают около 196 видов (70,8% от всех с известными кормовыми связями). Хортофилов выявлено в три раза меньше – 56 видов, что составляет 20,2%. Небольшую группу (дендрохортофилы) составляют листовертки, развивающиеся как на древесных, так и травянистых растениях (25 видов, 9%).

Среди дендрофилов отдельно следует выделить виды, гусеницы которых трофически связаны с лианами. Так гусеницы *Eudemopsis purpurissatana* Kenn. отмечались только на лимоннике китайском и актинидии коломикта. Гусеницы трех видов (*Acleris cribellata* Flkv., *Loxoterma pryerana* Wls., *Loxoterma symmathetes* Car.) преимущественно развиваются на деревьях, кустарниках и травах, но также отмечались и на лианах.

Нужно отметить, что среди листоверток ярко выражена экологическая приуроченность к жизненным формам растений на уровне триб и родов. Так большинство представителей триб Tortricini, Archipini, Olethreutini, Enarmoniini, Eucosmini, Grapholitini связаны с деревьями и кустарниками. Однако даже среди них есть роды (*Epiblema* Hb., *Eucosma* Hb., *Dichrorampha* Gn.) или отдельные виды (*Acleris shepherdana* Sph., *Aphelia paleana* Hb., *Ancyliis badiana* Den. et Schiff., *Phiaris micana* Den. et Schiff., *Celypha rurestrana* Dup., *Pelochrista decolorana* Frr., *Grapholita compositella* F., *G. delineana* Wlk., *Cydia nigricana* F., *Leguminivora glycinivorella* Mtsm. и др.), связанные с травянистыми растениями. Гусеницы листоверток трибы Cochylini развиваются преимущественно внутри тканей трав и только один вид, *Cochylis nana* Hw., питается внутри серёжек различных видов берёзы. К строго хортофильным трибам можно отнести две: Endotheniini и Vactrini (табл. 1).

Для двух видов (*Phiaris dissolutana* Stange., *Ph. palustrana* Lienig et Zell.) известно питание между стебельками мхов. Вероятно, переход к бриофагии явление вторичное, так как морфологически очень близкие к указанным виды развиваются на растениях из отдела покрытосеменных.

По широте пищевой специализации гусениц листоверток можно разделить на олигофагов и полифагов. Среди листоверток Нижнего Приамурья характерно преобладание олигофагов (196 видов, 70,8% от всех с известными кормовыми связями) над полифагами (81 вид, 29,2%). Настоящих монофагов среди листо-

Таблица 1

Экологические группы гусениц листовёрток (число видов по трибам)

Трибы	Дендрофилы	Хортофилы	Дендрохортофилы	Неизвестны
Tortricini	36	1	2	4
Cochylini	1	14	-	12
Euliini	2	-	-	-
Sparganothini	1	-	1	-
Cnephasiini	-	1	-	2
Archipini	27	1	12	9
Ramapesiini	1	-	-	-
Endotherniini	-	5	-	6
Bactrini	-	2	-	1
Olethreutini	36	10	9	19
Enarmoniini	13	2	-	7
Eucosmini	55	12	-	23
Grapholitini	24	8	1	8
Итого:	196	56	25	91

вёрток обычно не выделяют (Кузнецов, 1969б). Хотя в Нижнем Приамурье есть виды, гусеницы которых питаются только на одном виде растений, а именно на дубе монгольском или орехе маньчжурском. Но в других районах Дальнего Востока известно питание на других видах растений этого же рода или других близких родов. Так, гусеницы *Pammene orientana* Kuzn. в Нижнем Приамурье развиваются в желудях дуба монгольского, а в Приморье отмечены также на дубе зубчатом. Известные случаи выкармливания на одном виде растений, вероятно, объясняются недостаточной изученностью кормовых связей. Такие виды отнесены нами к группе узких олигофагов. Распределение олигофагов по ботаническим семействам представлено в таблице 2.

Среди олигофагов могут быть выделены группы, отличающиеся шириной кормовых связей. Узких олигофагов, к которым относятся гусеницы листовёрток, выкармливающиеся на представителях одного рода растений, известно 96 видов (49% от всех олигофагов) (табл. 3). Широкая олигофагия, понимаемая как питание на разных видах растений одного семейства или порядка, характерна примерно для такого же числа видов – 100 видов (51%).

Среди представителей триб Tortricini, Cochylini, Endotherniini, Olethreutini, Enarmoniini, Eucosmini, Grapholitini значительно преобладают олигофаги. Полифагия свойственна представителям трибы Archipini (табл. 3).

Можно предполагать, что среди оставшихся 91 вида листовёрток, для которых трофические связи не известны, по аналогии с пищевой специализацией близких видов, для которых указаны кормовые растения, будут преобладать хортофилы и олигофаги. Значительно слабее изучены трофические связи представителей триб Cochylini, Cnephasiini, Endotherniini, родов *Epiblema* Hb. и *Eucosma* Hb. (из 18 видов последнего рода трофические связи выявлены только для 7 видов), у которых гусеницы известных видов ведут внутрискелетной образ жизни, или питаются внутри соцветий, или живут в корнях.

Таблица 2
Распределение узкоспециализированных листовёрток (число видов по трибам)
по ботаническим семействам

Семейства растений	Число видов в трибах												Всего видов:	
	Tortricini	Cochylini	Euliini	Sparganothini	Cnephasiini	Archipini	Ramaplesiini	Endotheniini	Bactrini	Olethreutini	Enarmonini	Eucosmini		Grapholitini
Мхи*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	2
Сосновые	1	–	–	–	–	6	–	–	–	6	–	9	3	25
Розоцветные	7	–	–	–	–	1	–	–	–	5	2	10	4	29
Бобовые	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	7	10
Жимолостные	2	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	1	–	5
Ивовые	4	–	–	–	–	–	–	–	–	10	2	12	1	29
Ильмовые	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	4
Буковые	4	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2	1	7	15
Березовые	4	1	–	–	–	–	–	–	–	3	–	7	1	16
Лещиновые	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	2	–	5
Кленовые	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	1	3
Ореховые	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
Липовые	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	3
Маслиновые	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	3
Гортензиевые	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
Вересковые	–	–	–	1	–	–	–	–	–	6	1	–	–	8
Норичниковые	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
Губоцветные	–	–	–	–	–	–	–	4	–	–	–	–	–	4
Астровые	–	8	–	–	–	–	–	–	–	1	–	11	4	24
Осоковые, или ситниковые	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	2
Бальзаминовые	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
Грушанковые	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
Лимонниковые	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
Крушиновые	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1
Коноплёвые	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
Неизвестны кормовые растения	4	12	0	0	2	9	0	6	1	19	7	23	8	91

Примечание: (*) – класс Мхи (Musci)

Полифаги на деревьях и кустарниках многочисленнее (62,7% числа всех полифагов, или 18,4% от числа видов с известными кормовыми растениями), чем полифаги на травянистых растениях (соответственно 13,5 или 3,9%) (табл. 4). Доля дендрохортофильных полифагов составляет 23,5% числа всех полифагов (или 6,9%). Дендрофильных олигофагов по сравнению с видами специализиро-

Таблица 3

Пищевая специализация листовёрток (число видов по трибам)

Трибы	Типы пищевой специализации		
	Узкие олигофаги	Широкие олигофаги	Полифаги
Tortricini	15	12	12
Cochylini	1	10	4
Euliini	-	1	1
Sparganothini	-	1	1
Cnephasiini	-	-	1
Archipini	2	5	33
Ramapesiini	-	-	1
Endotheniini	-	4	1
Bactrini	-	2	-
Olethreutini	20	21	14
Enarmoniini	6	6	3
Eucosmini	35	25	7
Grapholitini	17	13	3
Итого:	96	100	81

ванными на травах намного больше – 74% числа всех олигофагов или 52,3% от числа видов с известными кормовыми растениями. Доля хortoфильных олигофагов составляет 23% от числа олигофагов (16,2%). Распределение дендрофильных олигофагов по семействам растений характеризуется преобладанием листовёрток, связанных с ивовыми, розоцветными (по 20% от числа дендрофильных олигофагов) и сосновыми (17,2%). К берёзовым приурочено около 11% дендрофильных олигофагов. С широколиственными породами связано около 23,4% дендрофильных олигофагов. С хвойными, которые являются основными лесообразующими породами таёжной зоны, связано меньше видов листовёрток, чем с мелколиственными и широколиственными породами. Отдельные виды листовёрток найдены на вересковых, жимолостных, крушиновых. Основная же масса их распределяется по пяти семействам (сосновые, ивовые, розоцветные, берёзовые, буковые).

Среди хortoфильных олигофагов подавляющее большинство листовёрток, относящихся ко многим родам и разным трибам, развивается на представителях только одного семейства – астровые, на котором зарегистрировано 53,3% от числа олигофагов на травах. Небольшое число видов развивается на других семействах травянистых растений. Это происходит за счёт узкоспециализированных родов. Например, ряд представителей рода *Grapholita* Tr. развивается на бобовых, *Endothenia* Sph. на губоцветных, *Bactra* Sph. на осоковых и ситниковых, *Pristeroognatha* Obr. на бальзаминовых. В целом среди листовёрток наблюдается узкая специализация по пищевым связям на уровне триб и даже

Таблица 4

Пищевые связи листовёрток (число видов по трибам)

Триба	Дендрофилы		Хортофилы		Дендрохортофилы	
	полифаги	олигофаги	полифаги	олигофаги	полифаги	олигофаги
Tortricini	10	26	-	1	2	-
Cochylini	-	1	4	10	-	-
Euliini	1	1	-	-	-	-
Sparganothini	-	1	-	-	1	-
Cnephasiini	-	-	1	-	-	-
Archipini	24	3	1	-	8	4
Ramapesiini	1	-	-	-	-	-
Endotheniini	-	-	1	4	-	-
Vactrini	-	-	-	2	-	-
Olethreutini	2	34	4	6	8	1
Enarmoniini	3	10	-	2	-	-
Eucosmini	7	48	-	12	-	-
Grapholitini	3	21	-	8	-	1
Итого:	51	145	11	45	19	6

родов. Так виды триб Cochylini, Cnephasiini, Vactrini и родов *Epiblema* Hb., *Eucosma* Hb., *Dichrorampha* Gn. целиком специализированы на травянистых, подавляющее их число связано с астровыми.

Гусеницы всех листоверток ведут скрытый образ жизни и большинство видов, выявленных на исследуемой территории, являются филофагами (149 видов) и факультативными антофагами (30 видов), грубо объедая листья, хвою (14 видов), цветы, соцветия и завязи плодов кормовых растений. Питание в плодах (карпофагия) отмечено для 22 видов листоверток из триб Grapholitini (15 видов), Eucosmini (3 вида), Olethreitini (2 вида), Tortricini (1 вид), Archipini (1 вид). Галлофагия обнаружена у трех видов листоверток *Spilonota semirufana* Chr., *Pammene insulana* Gn. и *P. grunini* Kuzn. Гусеницы некоторых представителей семейства поедают мертвые ткани. Так, гусеницы *Capua vulgana* Fröl. употребляют опавшие и плесневевшие листья. Генеративными частями растений (соцветия, сережки) питаются 18 видов листоверток преимущественно из триб Eucosmini (8 видов) и Cochylini (6 видов), остальные принадлежат трибам Olethreutini и Grapholitini. Подкорневой образ жизни ведут три вида рода *Cydia*: *C. zebeana* Ratz., *C. leguminana* Zell., *C. seductana* Kuzn. В побегах развиваются гусеницы *Parapammene selectana* Chr., *Choristoneura murinana* Hbn., *Rhyacionia pinicolana* Dbld. Внутрестеблевой образ жизни ведут 5 видов триб Endotheniini, Vactrini, Olethreutini и Eucosmini, еще 2 вида помимо стеблей развиваются в соцветиях или плодах. Ризофагия характерна для 7 видов и гусеницы еще 6 видов помимо корней развиваются также в нижней части стебля, иногда в соцветиях и плодах. Все стеблежилы и ризофаги относятся к группе бурильщиков. Оставшиеся 28 видов ведут смешанный образ жизни.

Заключение

Таким образом, по приуроченности гусениц листоверток к жизненным формам растений в Нижнем Приамурье преобладают дендрофилы – 196 видов (70,8% от всех с известными кормовыми связями). Хортофилов выявлено в три раза меньше – 56 видов, что составляет 20,2%. К дендрохортофилам отнесено 25 видов (9%). По степени пищевой специализации среди листоверток преобладают олигофаги – 196 видов (70,8%), к группе полифагов относятся 81 вид (29,2%). Листовертки-олигофаги Нижнего Приамурья имеют трофические связи с растениями 25 ботанических семейств. Среди листоверток ярко выражена экологическая приуроченность к жизненным формам растений на уровне триб и родов. Большинство видов листоверток, выявленных на исследуемой территории, являются филлофагами (149 видов) и факультативными антофагами (30 видов).

ЛИТЕРАТУРА

- Ермолаев В.П.* Материалы к фауне и экологии листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) Южного Приморья // Энтомофауна Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 60–65.
- Ермолаев В.П.* Семейство листовертки – Tortricidae // Бабочки-вредители сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 65–99.
- Кузнецов В.И.* Экологические связи листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) с растительностью юга Дальнего Востока // Доклады на XXI ежегодных чтениях памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука, 1969. С. 27–52.
- Кузнецов В.И.* Листовертки (Lepidoptera, Tortricidae) южной части Дальнего Востока и их сезонные циклы // Чешуекрылые фауны СССР и сопредельных стран. Л.: Наука, 1973. С. 44–161. (Труды всесоюзного энтомологического общества. Т. 56)
- Кузнецов В.И.* Сем. Tortricidae (Olethreutidae, Cochilidae) // Лер П.А. (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 5. Ручейники и чешуекрылые. Ч. 3. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 11–473.
- Кузнецов В.И.* Сем. Tortricidae (Olethreutidae, Cochilidae). Триба Grapholitini (Laspeyresini) – плодожорки // Лер П.А. (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 5. Ручейники и чешуекрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 11–146.
- Недошивина С.В.* Листовертки гербифильные (Lepidoptera, Tortricidae: Cochylini) фауны Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья. Сб. научных трудов VI региональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирско-Ульяновском крае». Ульяновск, 2004. Вып. 5. С. 71–76.
- Определитель вредных и полезных насекомых и клещей плодовых и ягодных культур в СССР / В.С. Великань, А.М. Гегечкори, В.Б. Голуб и др.: Сост. Л.М. Копанева. Л.: Колос. 1984. 228 с.
- Сячина А.А.* Обзор фауны листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) окрестностей г. Комсомольска-на-Амуре (Хабаровский край) // Колесникова Л.Г. (ред.). Проблемы экологии Верхнего Приамурья. Благовещенск, 2008. Т. 2, вып. 10. С. 98–125.

Сячина А.А., Дубатов В.В. К фауне листовёрток (Lepidoptera, Tortricidae) северной части Буреинских гор // Евразийский энтомологический журнал. 2008. Т. 7, вып. 1. С. 83–90.

Фалькович М.И. О пищевых связях пустынных чешуекрылых (Lepidoptera) в Средней Азии // Доклады на XXI ежегодных чтениях памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука, 1969. С. 53–88.

Razowski J. Tortricidae of Europe. Tortricinae and Chlidanotinae. Bratislava: Slamka, 2002. Vol. 1. 301 p.

Razowski J. Tortricidae of Europe. Olethreutinae. Bratislava: Slamka, 2003. Vol. 2. 301 p.

TROPHIC RELATIONSHIPS OF CATERPILLARS OF THE LEAF-ROLLERS (LEPIDOPTERA, TORTRICIDAE) OF THE LOW AMUR TERRITORY

A.A. Bogunova

Amurskii Humanities-Pedagogical State University, Komsomolsk-na-Amure, Russia

The trophic relationships of 277 species of Tortricidae distributed in the Low Amur territory are analyzed. The caterpillars of the most species of the family are dendrophilous (70,8%). The chortophilous caterpillars are less numerous (56 species, or 20,2%). The number of the oligophagous species (70,8%) is greater than polyphagous ones (29,2%). The oligophagous caterpillars have trophic relationships with plants of 25 botanical families. The most of leaf-rollers (138 species, or 49,8%) specialized to the feeding on the plants of the families Salicaceae, Rosaceae, Asteraceae, Pinaceae, Betulaceae, and Fabaceae.