

УДК 595.789: 591.531.14

ВЯЧЕСЛАВ ВАСИЛЬЕВИЧ ГОРБАЧ

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии
и экологии эколого-биологического факультета ПетрГУ
gorbach@psu.karelia.ru

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ИМАГО МНЕМОЗИНЫ *PARNASSIUS MNEMOSYNE* (LEPIDOPTERA, PAPILIONIDAE) В ЗАОНЕЖЬЕ

В работе исследованы спектр пищевых связей и предпочтения в выборе источников нектара у взрослых особей (имаго) парусника мнемозины. Установлены трофические связи бабочек с 12 родами цветковых растений. Около 90 % всех зарегистрированных случаев питания приходится на растения, принадлежащие к трем родам. В начале июня только что вылетевшие бабочки кормятся в основном на одуванчиках, затем, по мере их отцветания, переходят на герань и, наконец, на зацветающие в последней декаде месяца ястребинки.

Ключевые слова: мнемозина, *Parnassius mnemosyne*, кормовые растения имаго, спектр пищевых связей, трофическая специализация

Мнемозина, или черный аполлон *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758), – одна из двух карельских бабочек, внесенных в списки охраняемых видов Международного союза охраны природы (IUCN) и Бернской конвенции (Bern), в Красные книги всех стран и регионов, где обитает или встречалась в недавнем прошлом [5]. В Карелии вид распространен в Восточном Приладожье (подвид *karjala* Врук, 1935) и в Заонежье (подвид *poppii* Врук, 1935), известен из юго-восточных районов на границе с Архангельской областью [6], [11]. В течение года у мнемозины развивается лишь одно поколение. Личинка 1-го возраста, как правило, зимует внутри яйцевых оболочек [3]. Гусеница в местных условиях является монофагом, питаясь на единственном виде растений – хохлатке плотной (*Corydalis solida*). Будучи типичным эфемероидом, хохлатка дает побеги и генеративные органы лишь весной, в период, предшествующий олиствлению деревьев. Именно в это время и происходит развитие личинки. Куколка лежит на земле в легком паутинном коконе, стадия длится около двух недель.

Взрослые особи встречаются в течение месяца – с начала июня до середины июля, кормятся на цветущих растениях (рис. 1). В местах обитания бабочки летают на небольших лугах, расположенных на ровных приподнятых участках или пологих склонах с западной, юго-западной или южной экспозицией, хорошо освещенных большую часть дня. Обычно эти луга представляют собой сеть более или менее обособленных пятен в лесу и по периферии лиственных и смешанных лесных массивов, где в достаточном числе присутствуют кормовые растения гусениц – хохлатки, и нет недостатка в нектароносных растениях – источниках пищи для бабочек.

Современные исследования показывают, что основной причиной сокращения численности многих видов дневных бабочек, населяющих традиционные сельские ландшафты Восточной Финноскандии, является изменение практики ведения сельского хозяйства [9], [10]. В частности, причина в том, что сейчас под сенокосы и пастбища преимущественно используют обширные

угодья, позволяющие применять интенсивные технологии, в то время как малые лесные луга, для которых характерны, пожалуй, самые богатые группировки бабочек, выводят из оборота. Со временем эти участки зарастают мелколесьем и становятся непригодными для обитания большинства видов. Чувствительность мнемозины к изменению среды объясняют наличием облигатных трофических связей личинок с хохлатками – растениями, повсеместно имеющими локальное распространение, и ограниченными возможностями бабочек к расселению. Трофические связи взрослых особей справедливо рассматривают в качестве второстепенного фактора, поскольку бабочки, будучи полинектаротрофами, могут питаться нектаром многих видов цветковых растений [1]. Отсутствие очевидной избирательности в питании снижает интерес исследователей к изучению специфики связей вида с нектароносными растениями, лишь немногие авторы уделяют этому вопросу должное внимание [7]. Тем не менее можно назвать по меньшей мере две причины, которые делают изучение этого аспекта экологии мнемозины весьма актуальным. Во-первых, потенциальная возможность использования фитофагом определенного набора кормовых растений является важнейшей видовой характеристикой. Не имея надлежащих знаний, невозможно судить о ширине экологической ниши вида и его функциональной роли в экосистемах. Во-вторых, для реализации мероприятий по сохранению популяций мнемозины необходимы сведения о пищевых предпочтениях бабочек, поскольку недостаток излюбленных источников нектара в некоторых случаях может стать столь же мощным лимитирующим фактором, как и недостаток кормовых растений для личинок. Например, в процессе зарастания местообитаний хохлатки еще долгое время сохраняются под пологом мелколесья, тогда как многие нектароносные растения исчезают довольно быстро. В отсутствие альтернативных источников нектара их дефицит может стать основной причиной, ведущей к локальному вымиранию вида. В данной работе мы попытались восполнить дефицит знаний о спектре пищевых связей взрослых особей мнемозины и их избирательности к источникам нектара.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на Большом Клименском острове Онежского озера в окрестностях села Сенная Губа (62° с. ш., 35° в. д.) [2]. Трофические связи имаго мнемозины изучали в июне 2004 года. Посещая населенные видом местообитания, фиксировали все случаи питания бабочек. Обилие цветущих растений оценивали визуально по пятибалльной шкале от 1 (цветут одиночные растения) до 5 (массовое цветение). Для последующего анализа данные из различных местообитаний были обобщены, добавлены сведения о растениях, на которых отмечено питание бабочек в другие годы.



Рис. 1. Самка мнемозины на соцветии купыря

Предпочтения в выборе источника нектара определяли по числу посещений бабочками различных растений. Критерий χ^2 использовали для сравнения наблюдаемого и равномерного распределений частот. Статистический вывод о значимых различиях между распределениями предполагает существование избирательности по отношению к нектароносным растениям. В качестве излюбленного источника нектара в таком случае следует рассматривать наиболее часто посещаемое бабочками растение. Сравнение частоты посещения первого в иерархии вида с каждым следующим позволяет выявить круг предпочитаемых кормовых растений – группу, отличия между членами которой статистически незначимы. Связь частоты посещений и обилия цветущих растений исследовали с помощью корреляционного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В течение периода исследования отмечено 142 случая питания взрослых особей мнемозины. Установлены трофические связи вида с 12 родами цветковых растений (табл. 1). Посещаемые растения, за исключением земляники и шиповника, имели высокую встречаемость в исследованных местообитаниях. Наиболее многочисленны были манжетка и купырь. Другие обильно цветущие в июне растения – купальницу (*Trollius europaeus*), смолку (*Steris viscaria*), мышиный горошек (*Vicia cracca*), чину луговую (*Lathyrus pratensis*), клевер (*Trifolium* spp.), зверобой четырехгранный (*Hypericum maculatum*) и поповник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*) – бабочки не посещали. На васильках (*Centaurea* spp.), уже начинающих цвести к концу лета мнемозины, питание взрослых особей также не отмечено.

Имаго мнемозины демонстрируют избирательность по отношению к источникам нектара, частоты посещения различных растений значимо отличаются от равномерного распределения ($\chi^2 = 225,0$, $df = 9$, $p < 0,001$). Около 90 % всех отмеченных случаев питания приходится на герань, одуванчик и ястребинки. Бабочки с равной частотой посещали

эти растения (наблюдаемые отличия статистически незначимы, $\chi^2 < 2,4$, $df = 1$, $p > 0,122$). Остальные источники нектара использовали редко, частоты посещения первых трех видов достоверно отличаются от всех следующих по списку растений ($\chi^2 > 21,6$, $df = 1$, $p < 0,001$).

Таблица 1

Частота посещения бабочками нектароносных растений

Вид (род) растений	Зарегистрированные посещения	
	общее число	доля, %
Герань лесная – <i>Geranium sylvaticum</i>	48	34
Одуванчики – <i>Taraxacum</i> spp.	41	29
Ястребинки – <i>Hieracium</i> spp.	34	24
Фиалка трехцветная – <i>Viola tricolor</i>	5	4
Лютики – <i>Ranunculus</i> spp.	5	4
Купырь – <i>Anthriscus sylvestris</i>	3	2
Манжетка обыкновенная – <i>Alchemilla vulgaris</i>	3	2
Вероника дубравная – <i>Veronica chamaedrys</i>	1	< 1
Земляника обыкновенная – <i>Fragaria vesca</i>	1	< 1
Шиповник иглистый – <i>Rosa acicularis</i>	1	< 1
Короставник полевой – <i>Knautia arvensis</i>	+	+
Марьянник дубравный – <i>Melampyrum nemorosum</i>	+	+

Примечание. + – виды, не отмеченные в качестве кормовых растений бабочек в 2004 году, питание на которых наблюдали в другие сезоны.

Спектр трофических связей мнемозины менялся в соответствии с фенологическими особенностями кормовых растений (рис. 2). В начале июня только что вылетевшие бабочки кормились почти исключительно на одуванчиках, затем, по мере их отцветания, переходили на герань и, наконец, на зацветающие в последней декаде месяца ястребинки. При этом если переход с одуванчиков на герань был постепенным, то на питание нектаром ястребинок бабочки перешли почти одновременно, сразу после появления первых цветков. В ряде местобитаний цветение ястребинок началось с некоторым запозданием, поэтому герань еще некоторое время сохраняла заметное место среди кормовых растений. Изучение динамики посещений бабочками основных источников нектара выявило тесную корреляционную связь между частотами этих посещений и обилием цветущих одуванчиков и ястребинок, а также отсутствие значимой зависимости в случае с геранью (табл. 2).

Таблица 2

Зависимость частоты посещений от обилия основных источников нектара

Источники нектара	r	df	t	p
Одуванчик лекарственный	0,95	14	11,0	< 0,001
Герань лесная	0,22	18	0,91	0,373
Ястребинки	0,96	7	8,30	< 0,001

Примечание. r – коэффициент корреляции, df – число степеней свободы, t – критерий Стьюдента, p – значимость t .

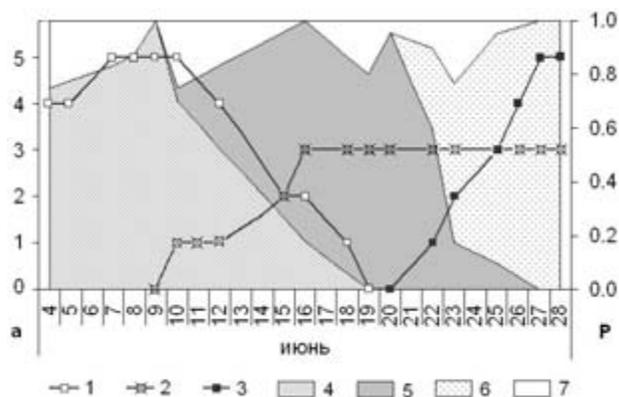


Рис. 2. Спектр трофических связей мнемозины и обилие основных источников нектара:

а – обилие (балл) цветущих одуванчиков (1), герани (2), ястребинок (3). Р – доля одуванчиков (4), герани (5), ястребинок (6) и других источников нектара (7) в питании бабочек

ОБСУЖДЕНИЕ

Имаго мнемозины в Заонежье используют в пищу нектар весьма широкого круга кормовых растений. По крайней мере половина всех обильно цветущих в течение лета травянистых растений посещалась бабочками. Для исследованной Ваясяненем и Сомермой финской популяции мнемозины отмечено питание лишь на геранях – лесной (*Geranium sylvaticum*) и кроваво-красной (*G. sanguineum*) [12]. Они же приводят сведения об использовании бабочками из других популяций в качестве источников нектара клевера (*Trifolium* sp.) и бодяка (*Cirsium* sp.). Для европейского Северо-Востока России известны трофические связи имаго вида с 6 видами нектароносных растений [3]. К их числу относятся чертополох курчавый (*Carduus crispus*), скерда сибирская (*Crepis sibirica*), дудник лесной (*Angelica sylvestris*), валериана волжская (*Valeriana wolgensis*), герани лесная и белоцветковая (*Geranium albiflorum*). Конвичка с соавторами, подробно изучив питание бабочек одной из чешских популяций, указывают, что из всего многообразия цветущих растений бабочки посещали лишь 13 видов – дрёму красную (*Melandrium rubrum*), *Rubus* spp. (ежевика, косянику?), звездчатку жестколистную (*Stellaria holostea*), незабудку дубравную (*Myosotis nemorosa*), землянику (*Fragaria vesca*), веронику дубравную (*Veronica chamaedrys*), живучку (*Alliaria officinalis*), лютик ползучий (*Ranunculus repens*), кукушкин горичвет (*Lychnis flos-cuculi*), короставник полевой (*Knautia arvensis*), окопник лекарственный (*Symphytum officinale*) и одуванчик (*Taraxacum* spp.) [7]. Отличия в спектре трофических связей различных популяций вида логично объясняются тремя причинами. Во-первых, видовым составом флоры в пределах каждой области распространения мнемозины: бабочки выбирают кормовые растения из числа имеющихся местных видов. Во-вторых, осо-

бенностями предпочитаемых местообитаний. Поскольку растительные ассоциации на лугах, населенных мнемозиной, весьма изменчивы по составу и структуре, в спектре питания бабочек в одних местообитаниях могут преобладать представители ксеромезофильного, а в других – мезофильного, влажного или лесного разнотравья. В-третьих, богатством цветущей растительности в выбранных для исследования биотопах. Обычно бабочки демонстрируют узкую специализацию в питании, если вынуждены выбирать из весьма ограниченного круга имеющихся в местообитании кормовых растений. Только высокое видовое богатство источников нектара позволяет изучить все разнообразие трофических связей вида. Исследования в местообитаниях, где в достаточном числе встречаются почти все потенциально подходящие для питания имаго растения, позволили нам довольно полно выявить пищевые связи мнемозины в местных условиях. Тем не менее нельзя исключить возможность использования бабочками, пусть и в более редких случаях, других источников нектара.

Как следует из приведенных выше данных, трофические адаптации имаго мнемозины не являются жестко лимитированными. Между тем полученные нами результаты указывают на вполне определенные предпочтения в выборе источников нектара. Сильная корреляционная связь между обилием одуванчика лекарственного и ястребинок и частотой посещения их бабочками подчеркивает ведущую роль этих растений в питании имаго. Что же касается герани лесной, то, несмотря на ее главенствующее положение в иерархии источников нектара, мы не склонны рассматривать этот вид в качестве излюбленного. Отсутствие значимой связи между обилием цветущей герани и частотой ее посещений объясняется вынужденным использованием данного растения в условиях дефицита одуванчиков и ястребинок. Этот вывод хорошо иллюстрирует динамика посещения бабочками основных источников нектара. Продолжая мысль, можно предположить, что на лесных лугах, где нет или очень мало одуванчиков и ястребинок, мнемозине приходится питаться почти исключительно нектаром герани. И если питание бабочек изучать в подобных

местообитаниях, то герань будет неизбежно восприниматься в качестве не только излюбленного, но и, возможно, единственного кормового растения имаго мнемозины в местных условиях. В отличие от Заонежья, в чешской популяции бабочки редко посещают одуванчики, более половины всех зарегистрированных случаев питания приходится на дрёму красную [7]. Вполне возможно, что межпопуляционные отличия в выборе источников нектара определяются не только морфофизиологическими адаптациями особей к имеющимся кормовым растениям, но и закрепляются в результате отбора. В частности, половая и пространственная дифференциация в питании имаго показана для испанских популяций аполлона *Parnassius apollo* [4]. К сожалению, имеющиеся в литературе сведения не позволяют сделать сколько-нибудь обоснованные предположения о специфике трофических связей в популяциях мнемозины, поскольку даже в тех немногих работах, где приведены количественные показатели посещаемости, нет оценки участия нектароносных растений в структуре растительных ассоциаций исследуемых местообитаний. Без учета обилия всех растений, потенциально подходящих для питания бабочек, любые выводы о пищевых предпочтениях вряд ли можно считать вполне адекватными. Например, если частота посещений зависит от встречаемости растений, то говорить об избирательности вовсе не приходится – бабочки питаются на растениях, которые легче всего найти. Совсем другое дело, когда бабочки игнорируют самые многочисленные виды, а в качестве источника нектара выбирают растения, участие которых в формировании ассоциаций не столь значимо. В нашем случае почти все упомянутые нектароносные растения в местообитаниях, населенных мнемозиной, имели сходное относительное обилие. Преобладающие в составе растительных сообществ манжетки и купырь, так же как и наиболее редкие шиповник и земляника, посещались бабочками, но заметного участия в формировании их рациона не принимали. Поэтому мы можем с уверенностью говорить о наличии избирательности по отношению к источникам нектара у имаго мнемозины в исследуемой популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горбач В. В. Анализ трофических связей булавоусых чешуекрылых Карелии (Insecta, Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) // Труды кафедры зоологии и экологии. Новая серия. Вып. 1. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2005. С. 97–104.
2. Кабанен Д. Н., Горбач В. В. Особенности пространственного размещения и взаимодействия внутривидовых группировок мнемозины (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья // Труды кафедры зоологии и экологии. Новая серия. Вып. 2. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. С. 70–79.
3. Татаринов А. Г., Долгин М. М. Булавоусые чешуекрылые // Фауна европейского северо-востока России. Т. 7. Ч. 1. СПб.: Наука, 1999. 131 с.
4. Vaz A. Nectar plant sources for the threatened Apollo butterfly (*Parnassius apollo* L. 1758) in populations of central Spain // Biol. Conserv. 2002. Vol. 103. P. 277–282.
5. Heath J. Threatened Rhopalocera (butterflies) in Europe. Strasbourg: Council of Europe, Nature & Environment, 1981. Ser. 23. 157 p.

6. Humala A. E. New findings of *Parnassius mnemosyne* Linnaeus (Lepidoptera, Papilionidae) in Russian Karelia // Entomol. Fenn. 1997. Vol. 8. № 4. P. 224.
7. Konvička M., Duchoslav M., Harastova M., Benes J., Foldynova S., Milos J., Kuras T. Habitat utilization and behavior of adult *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidea) in Livovelske Pomoravi, Czech Republic // Nota lepid. 2001. Vol. 25. № 1. P. 39–51.
8. Marttila O., Saarinen K., Aarnio H., Haahtela T., Ojalainen P. Päiväperhosopas. Suomi ja lähialueet. Helsinki: Tammi, 2000. 231 p.
9. Rassi P., Alanen A., Kanerva T., Mannerkoski I. Suomen lajien uhanalaisuus 2000 // Helsinki: Ympäristöministerio & Suomen ympäristökeskus, 2001. 432 p.
10. Saarinen K. A comparison of butterfly communities along field margins under traditional and intensive management in SE Finland // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2002. Vol. 90. P. 59–65.
11. Vaisanen R., Somerma P. The status of *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera, Papilionidae) in Finland // Notul. entomol. 1985. Vol. 65. P. 109–118.
12. Vaisanen R., Heliovaara K., Somerma P. Morphological variation of *Parnassius mnemosyne* (L.) in Eastern Fennoscandia (Lepidoptera, Papilionidae) // Entomol. Scandinavica. 1991. V. 22. № 3. P. 353–363.