Обзор трофических связей голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae) Палеарктики

А.Б. Жданко
Институт зоологии РК, аль-Фараби 93, Алматы, 050060, Казахстан

Голубянки (Lycaenidae) – одно из крупнейших в мире семейств дневных чешуекрылых, объединяющее в пределах Палеарктики около 800 видов. Отрывочные сведения по пищевым связям отдельных видов голубянок приводятся в обобщающей сводке А. Зейца по дневным бабочкам (Seitz, 1908, 1909), а более подробная информация по видам чешуекрылых, обитающим в западной части Палеарктики, дается в работе К. Ламперта (1913). Во второй половины XX столетия сведения по кормовым растениям голубянок публикуются в некоторых крупных монографиях, посвященных фауне чешуекрылых различных частей Палеарктики: Европе (Higgins, Rilay, 1970), Японии (Fucuda et al., 1984), России (Коршунов, Горбунов, 1995), Казахстану и Средней Азии (Щеткин, 1960; Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Zhdanko, 1997). В начале XXI века появляются публикации (Tuzov et all., 2000; Zhdanko, 2002; Жданко, 2005а), в которых приводятся пищевые связи для большого числа видов голубянок.

В настоящее время трофические связи видов семейства Lycaenidae изучены в Палеарктике примерно на 60-70%, слабо изученными в этом аспекте еще остаются восточные и юго-восточные азиатские территории Палеарктической области, в основном относящиеся к Китаю. В связи с этим в настоящей работе нами не рассматриваются роды, по которым нет данных о кормовых растениях и которые, в основном, обитают в Южном Китае. В этой статье дается анализ пищевых связей 545 видов, которые распределены по подсемействам следующим образом: Theclinae – 145, Lycaeninae-69, Polyommatinae – 338, Curetinae – 1.

В целом, голубянки освоили растения из 46 семейств: Fabaceae (347 видов), Polygonaceae (70 видов), Rosaceae (39 видов), Fagaceae (26 видов), Limoniaceae (24 вида), Geraniaceae (17 видов), Grassulaceae (14 видов), Elaeagnaceae (12 видов), Mimosaceae и Lamiaceae – по 10 видов, Rhamnaceae (9), Oleaceae и Ericaceae по 8 видов; Apiaceae, Primulaceae и Punicaceae по 4 вида; Juglandaceae, Betulaceae, Ulmaceae, Cistaceae, Corylaceae, Salicaceae, Saxifragaceae, Vacciniaceae по 3 вида; Caprifoliaceae, Asteraceae, Berberidaceae, Gentianaceae, Grossulariaceae, Chenopodiaceae, Vitaceae, Euphorbiaceae по 2 вида; Oxalidaceae, Boraginaceae, Caryophyllaceae, Cornaceae, Cuscutaceae, Empetraceae, Aceraceae, Hipocastanaceae, Lythraceae, Plantaginaceae, Rutaceae, Viburnaceae, Pinaceae, Poaceae по 1 виду.

В связи с тем, что большая часть видов живет на бобовых из порядка Fabales, необходимо уточнить используемые названия семейств. В энтомологической литературе при изучении пищевых связей для бобовых растений приводится обычно единственное название семейства - Fabaceae. Деление этого порядка на три семейства (Caesalpinaceae, Mimosaceae и Papilionaceae) поддерживается далеко не всеми ботаниками (Яковлев, 1981), вместе с тем различие между растениями этих семейств хорошо улавливают чешуекрылые. В Палеарктике голубянки-олигофаги почти не встречаются на представителях первых двух семейств, с которыми связаны исключительно выходцы из Африки. Основная же масса видов голубянок живёт на представителях нескольких триб семейства мотыльковых Papilionaceae, для которых характерна «закрытая» проводящая система, резко отличающаяся от

«открытой» проводящей системы остальных бобовых (Ковалёв, 2002). В этом контексте мы используем название Fabaceae в объёме Papilionaceae (Fabaceae = Papilionaceae).

Количество видов голубянок, живущих на деревьях и кустарниках семейств Fagaceae и Rosaceae на самом деле приближается, видимо, к 60 или 70. Это связано с тем, что неизвестные пока кормовые растения близких видов из родов *Chrysozephyrus, Neozephyrus, Favonius, Nordmannia* и *Ahlbergia* вероятно совпадают на родовом уровне. Поэтому на уровне семейств эти виды включены в общий анализ по кормовым связям, так же как и некоторые виды из других подсемейств, особенно представителей Polyommatinae. Терминология, связанная с широтой круга кормовых растений, используется согласно принятой в литературе (Kovalev, 1990c; Фалькович, 1996; Ковалев, 2002). Широкая полифагия – круг кормовых растений выходит за пределы одного подкласса; полифагия - питание растениями, относящимся к двум и более семействам; олигофагия (широкая олигофагия) - питание растениями, относящимся к одному семейству; узкая олигофагия - питание растениями, относящимся к одному роду растений.

Подсемейство Teclinae

Представители подсемейства относятся к наиболее древним группам, которые в основном живут на древесно-кустарниковой растительности. Из палеарктических триб сюда в первую очередь относится триба **Teclini** (77 видов из 28 родов), виды которой живут только на деревьях и кустарниках. Многие роды состоят всего из 1-2 видов и относятся к реликтовым, являясь олигофагами и узкими олигофагами. Большинство видов этих родов связаны с различными видами дубов (*Quercus*) из семейства Fagaceae: *Shirosua* (2 вида), *Antigies* (2 вида), *Wagimo* (2 вида), *Japonica* (3 вида), *Favonius* (10 видов). Следующие 2 рода, близкие к последнему из перечисленных, живут в основном на дубах и реже на других деревьях. Представители рода *Neozephyrus* (14 видов), главным образом, живут на *Quercus* (Fagaceae) и 1 вид на ольхе (*Alnus*) из Betulaceae. Из рода *Chrysozephyrus* (10 видов), часть видов живёт на *Quercus* и часть на Rosaceae: *Pyrus* и *Cerasus*. По нашему мнению, “зеленые зефиры” (*Neozephyrus, Favonius*, *Chrysozephyrus,* видимо и *Teratozephyrus*) выбирают кормовое растение, в первую очередь по микроклиматическим условиям биотопа и способны, по–видимому, довольно легко переходить с растения одного семейства (Fagaceae) на растение из другого семейства (Betulaceae, Rosaceae). Реликтовый род *Laeosopis* (3 вида) связан деревьями из 3 семейств: *Juglans* (Juglanaceae), *Fraxinus* (Oleaceae) и *Alnus* (Betulaceae). Представители рода *Araragi* (2 вида) живут на *Juglans.* На ясене (*Fraxinus*) живут представители 2 родов: *Coreana* (1 вид) и *Ussuriana* (2 вида). Монотипический род *Protantigues* (*P. superans)* обитает на *Fraxinus, Ulmus, Alnus, Populus, Salix*. Монотипический род *Artopaetes* (*A. pryeri*) на *Syringa amurensis* (Oleaceae). Представители рода *Thecla* (2 вида) освоили наибольшее количество деревьев из разных семейств: *Betula* из Betulaceae; *Corylis* из Coryliaceae; *Padus, Malus, Crataegus, Armeniaca, Sorbus, Cerasus* из Rosaceae; *Ribis* из Grossulariaceae.

Безусловно, логично предположить, что в палеоцене, когда «полтавская» флора занимала огромную территорию от Европы до Дальнего Востока России и Кореи и состояла практически из большинства кормовых растений трибы **Teclini** (*Quercus***,** *Alnus, Fraxinus, Juglans Ulmus, Betula, Populus* и др. (Криштофович, 1955), многие из этих родов были богаче в видовом отношении. Позже, когда данная флора разделилась на западную (меньшую) и восточную (большую) части, которые в последующем значительно уменьшились в размере, многие виды, обитавшие в западной части Палеарктики вымерли. Большая часть видов осталась в восточной части Азии, где в большей степени сохранились подобные леса –

остатки «полтавской» флоры. Этому свидетельствуют евроазиатские дизъюктивные ареалы из двух реликтовых родов *Laeosopis* и *Favonius.* Эти роды демонстрируют пример дизъюктивного ареала, связанного с ландшафтной зоной, в данном случае амфиевро-азиатские неморальные ареалы (Лопатин, 1989). Для единственного вида из рода *Favonius* (*F. quercus*), обитающего в Западной Палеарктике, был описан даже отдельный род (*Quercusia*), что свидетельствует о значительном морфологическом обособлении этого вида от своих восточных собратьев. Центр видового разнообразия рода *Favonius* находится в Восточной Азии и его ареал примерно совпадает с северной частью ареала дуба (Меницкий, 1980). При этом, надо отметить, что большая часть видов трибы Teclini связано исключительно с дубами (43 вида из 77), которые имеют здесь наибольшее разнообразие и вероятно зону происхождения в этой части Азии. Сюда относятся процветающие в настоящее время роды *Neozephyrus, Chrysozephyrus, Favonius.* Остальные роды связаны с древесными породами, центры разнообразия которых - субтропические регионы Восточной Азии. Как было отмечено выше, подавляющее большинство представителей древней трибы Teclini **–** олигофаги или узкие олигофаги, поэтому интересно отметить тот факт, что есть всего только один вид - *Thecla betula*, который удивительно пластичен и живет на деревьях из 4 семейств: Betulaceae, Coryliaceae*,* Rosaceae и Grossulariaceae.

Триба **Deudorigini**

Таксономический состав трибы Deudorigini еще слабо изучен. Имеются сведения по двум родам, которые относятся к древним группам хвостаток (*Thecla* s. l.), обитающим на древесной растительности. Виды рода *Atara* (5) - широкие полифаги (ключевой вид *A. arata*) и живут на растениях более чем из 10 семейств (Fucuda et al., 1993). Наиболее часто указываются камнеломковые (Saxifragaceae), ивовые (Salicaceae), вересковые (Ericaceae), крушиновые (Rhamnaceae), буковые (Fagaceae), бобовые (Fabaceae). Представители рода *Bidaspa* (4 вида) обитают на *Acacea* из семейства Fabaceae, а виды рода *Virachola* (3 вида) по наблюдениям А. Зейца (Seitz, 1908) более чем вероятно живут на акациях (*Acacia*).

Триба **Eumeini**

Представители трибы Eumeini являются одним из самых показательных примеров перехода видов с древесных на травянистые растения. Здесь более древние роды живут на древесных породах, а более продвинутые, молодые на травянистых растениях. В самом крупном и процветающем роде - *Nordmannia* (31 вид), хотя у почти половины видов неизвестны кормовые растения (в основном китайские), общая картина вполне ясна. Этот род имеет такое распределение видов по растениям: на Rosaceae – *Prunus* (5 видов); *Padus* и *Pyrus* (по 3 вида), *Malus, Crataegus, Amygdalus* и *Rosa* (по 2 вида); *Armeniaca*, *Rubus, Cerasus*, *Spirea* (по 1 виду); на Rhamnaceae - *Rhamnus* (6 видов), *Berberis* (Berberidaceae), *Viburnum* (по 1 виду); на Fabaceae – *Robinia* (1 вид); на Caprifoliaceae – *Lonicera* (2 вида); на Fagaceae – *Alnus* (2 вида), *Quercus* (1 вид); на Ulmaceae – *Ulmus* и *Fraxinus* (по 1 виду); на Betulaceae – *Betula* (1 вид); на Corylaceae – *Corylis* (1 вид); на Salicaceae – *Salix* и *Populus* (по 1 виду); на Hipocastamaceae – *Aesculus* (1 вид). Таким образом, хвостатки рода *Nordmannia* живут на 25 родах растений из 10 семейств! Но предпочтение всё-таки отдано розоцветным (23 вида), на крушиновых отмечено 9 видов, а на остальных семействах по 1 виду.

Второй по величине азиатский род *Ahlbergia* включает 17 видов, с центром видового разнообразия в Восточной Азии. Кормовые растения достоверны известны только для 3 видов. Это древесные кустарники из семейства Rosaceae – *Spirea* (2 вида)*, Padus* и *Aruncus* (по

1 виду) и Caprifoliaceae – *Lonicera* (1 вид). Этот род можно считать консервативным в отношении кормовых растений. По крайней мере, переход на травянистые растения здесь не известен. Большинство представителей рода, по-видимому, являются олигофагами.

В роде *Callophrys* (11 видов) с голарктическим распространением, наблюдается следующая картина. Растения из семейства Papilionaceae освоены больше всего: *Onobrychis* (3 вида), *Chamaecytisus, Genista, Trifolium, Halimodendron, Hedysarum, Caragana* (по 1 виду); на Saxifragaceae – *Ribes* (1 вид); Elaeagnaceae – *Hippophaea* (1 вид); Apiacea – *Ferula* (2), *Prangos* (2); Vacciniaceae – *Vacciniinum* (1 вид); Ericaceae – *Arbutus*, и *Rhododendron* (по 1 виду); Polygonaceae – *Rheum* (1 вид). Меньшая часть представителей рода (2 вида) – полифаги, живущие на растениях из 6 выше перечисленных семейств. Но на их фоне хорошо заметны узкие олигофаги (9 видов), ареалы которых не выходят за границы Сетийской пустынной области и их кормовые растения, как правило, эндемичны для определенных провинций этого выдела. Узкие олигофаги живут, в ксерофильных стациях и на травянистых растениях.

К эволюционно продвинутым родам данной трибы относятся азиатские роды: *Armenia* (2 вида) обитают на *Athraphaxis* (Polygonaceae); *Superflua* (5 видов) обитают на *Cerasus* и *Amygdalus* (Rosaceae); *Neolycaena* (5 видов) обитают на *Caragana* (Fabaceae). В связи с тем, что ареалы этих родов не выходят за границу Ирано-туранской географичесчкой области, можно говорить об их становлении в период мощной аридизации климата на данной территории.

Виды трех последних родов, являющиеся близкими родственниками, можно рассматривать производными от рода *Nordmannia*, от которого эти таксоны отделились, по-видимому, в период аридизации климата в Передней и Средней Азии в олигоцене. Представители этих родов являются узкими олигофагами или монофагами, каждый из которых занимает особую экологическую нишу.

К следующему эволюционному этапу, можно отнести род *Rhymnaria* (15 видов). Появление этого таксона произошло, по-видимому в олигоцене, когда наблюдалось мощное горообразование в Средней Азии. У представителей рода *Rhymnaria* хорошо выражен переход с кустарниковых на травянистые бобовые растения. На роде *Caragana* живут 12 видов, на родах *Halimodendron* и *Calophaga* - по 1 виду; на *Astragalus* - 4 вида; наи *Onobrychis* - 2 вида. По этой причине я считаю род *Rhymnaria* ключевым в аспекте смены кормовых растений в трибе Eumeini. В связи с наблюдаемой в нём радиацией (интенсивным видообразованием) и минимальными хиатусами между видами, этот род можно признавать эволюционно наиболее молодым в данной трибе.

Триба **Tomarini**

Представители монотипичной трибы *Tomarini* (ключевой вид *T. callimachus*) живут только на 3 родах травянистых бобовых (Fabaceae): *Astragalus* - 7 видов, а на родах *Hedysarum* и *Hippocrepis* по одному виду. Морфологически род *Tomare*s сильно специализирован (Eliot, 1973), поэтому его происхождение не совсем ясно. Можно предположить его переход с древесных на травянистые растения в период ранней аридизации (ранний палеоген) на территории Сахаро-аравийской и Ирано-туранской подобластей.

Триба **Aphnaeini**

Специализированная триба, представители которой освоили главным образом аридные ландшафты Сетийской пустынной области. Виды рода *Cigaritis* (8 видов) живут на различных видах *Alhagi* и являются узкими олигофагами бобовых (Fabaceae). Кормовые растения видов рода *Spindasis,* обитающие в южных частях ареала этой трибы, неизвестны.

Подсемейство Lycaeninae

Это подсемейство почти полностью, за единичными исключениями, связано с растениями из подкласса Caryophyllidae.

Представители Lycaeninae (73 вида из 9 родов) встречаются на растениях из 7 семейств: Polygonaceae (гречишные), Limoniaceae (кермековые), Chenopodiaceae (маревые), Asteraceae (астровые), Fabaceae (бобовые), Lamiaceae (яснотковые), Plantaginaceae (подорожниковые). Главными кормовыми растениями всех видов голубянок этого подсемейства бесспорно являются виды двух семейств: Polygonaceae и Limoniaceae, это касается и видов живущих за пределами Палеарктической области (Жданко, 2000). На первом из них обитает 69, а на втором 14 видов. На представителях остальных семействах растений известно лишь 4 вида голубянок: *Lycaena phlaeas* (Linnaeus, 1761). – *Origanum*; *Solidago*; *Heodes virgaurea* (Linnaeus, 1758) – *Solidago, Plantago*; *H. tityrus* (Poda, 1761) – *Sarothamnus*; *Thersamonia thersamon* (Esper, 1784) - *Sarothamnus, Caragana.* Важно отметить, что основными кормовыми растениями этих перечисленных видов являются гречишные растения и именно эти виды являются “ключевыми” (широкие полифаги) в данных родах голубянок.

Представители 6 родов из 9 - узкие олигофаги, которые живут только на видах одного рода растений, сюда относятся роды, виды которых являются типичными ксерофилами: *Phoenicurusia* Verity, 1943 (2 вида) - на *Atraphaxis*; *Athamanthia* Zhdanko, 1983 (14 видов) - на *Atraphaxis*; *Hyrcanana* Bethune-Baker, 1916 (6 видов) - на *Polygonum*; *Heliophorus* Geyer, 1832 (14 видов) - на *Polygonum*; *Nesa* Zhdanko, 1997 (1 вид) - на *Atraphaxis*; *Thersamonia* Verity, 1943 (13 видов) - на *Acantholimon* (за исключением широкого полифага *T. thersamon* и монофага *T. alpherakyi*).

К мезофильным родам относятся *Thersamonolycaena* Verity, 1943 (13 видов), который также достаточно специализирован, но его виды живут в основном на двух родах растений: *Rumex* (7 видов) и *Rheum* (2 вида), также как и род *Heodes* (6 видов), представители которого живут на *Rumex* (6 видов) и *Polygonum* (1 вид). Из группы родов, живущих на мезофильных растениях, наиболее пластичным является *Lycaena* Fabricius, 1807, представители которого встречаются и в аридных биотопах (например *L. phlaeas*).

Таким образом, совокупность таких признаков (их можно считать «родовыми»), как приуроченность к кормовым растениям и морфологических особенностей строения гениталий говорит о более древнем происхождении мезофильных родов (их число 3) и свидетельствуют в пользу большей эволюционной «продвинутости» ксерофильных родов подсемейства (их 6). Вполне вероятно, что в процессе эволюции представители рода *Hyrcanana* перешли от питания на горных мезофильных растениях рода *Rumex* на потребление ксерофильных гречишных рода *Polygonum.*

В целом, наибольшее количество видов голубянок из подсемейства Lycaeninae живет на *Polygonum* (22), *Rumex* (20) и на *Atraphaxis* (19). Первый из родов растений один из самых крупных в семействе (около 300 видов) имеет космополитное распространение, второй

(около 200 видов) – голарктический (Байтенов, 2001), а ареал третьего охватывает аридные зоны Сетийской пустынной области и состоит из 30 видов (Ловелиус, 1978).

Видообразование в таких родах как *Thersamonia, Athamanthia* и *Hyrcanana* безусловно связано с увеличением сухости климата и образованием пустынь на территории Передней и Средней Азии в миоцене (Казенас, Байшашев, 1999), то есть появление новой экологической ниши вызывало лавиннообразный процесс адаптивной радиации. По-видимому, в это время происходила «быстрая» эволюция кормовых связей: смена мезофильных кормовых растений на ксерофильные, что особенно наглядно видно на примере представителей рода *Thersamonia,* некоторые виды которого оказались высоко пластичными. В подсемействе Lycaeninae имеется один морфологически переходный таксон от мезофильных родов (*Thersamonolycaena, Heodes, Lycaena*) к ксерофильным (*Thersamonia, Athamanthia, Hyrcanana*) - род *Phoenicurusia,* который приспособился к аридным условиям, изменив внешность (крыловой рисунок) и кормовые связи (перешел на *Atraphaxis*), но сохранил древнее строение генитальных структур (Жданко, 2000), характерных для мезофильных родов.

Сходные параллели мы находим и на южной границе Палеарктики (Ортрийская вечнозеленая область), где в процветающем роде *Heliophorus,* в котором известно около 30 видов (практически все мезофиллы). На северной границе ареала этого рода возник новый таксон *Nesa*, сменивший, по-видимому, мезофильные горцы, (такие как например, *Polygonum baldshuanicum*) на ксерофильную курчавку (*Atraphaxis*) (Жданко, 2005б), освоив тем самым новую экологическую нишу - остепненные каменистые склоны в Гималаях и в Каракуруме..

Необходимо отметить, что в подсемействе Lycaeninae у близких видов (*Thersamonia solskyi* и *T. alpherakyi*) наблюдается удивительное явление смены кормового растения из семейства Limoniaceae на растение из семейства Chenopodiaceae. На Восточном Памире в связи с поднятием гор, на высотах 4000-4200 метров образовалось плато с очень суровыми аридными условиями (Бабаев, Зонн, Дроздов, Фрейкин, 1986), в которых обычное кормовое растение многих видов рода *Thersamonia – Acantholimon* (Limoniaceae) не растет. В этих условиях бабочки из этого рода вынуждены искать новое кормовое растение и, они его находят. Этим кормовым растением оказывается терескен (*Krascheninnikovia ceratoides*). Интересно отметить, что виды из подсемейства Polyommatinae, живущие в других горных системах на акантолимонах, в условиях на Восточного Памира также перешли на это растение семейства Маревых (Chenopodiaceae) (Жданко, 2005б). Таким образом, терескен, широко распространенный в равнинных аридных ландшафтах Средней Азии, становится кормовым растением у голубянок только в высокогорных пустынях Восточного Памира, где он является фоновым видом кустарников для этого региона. Видимо, по химическому составу терескен наиболее близок к растениям из семейства Гречишных, являющимися обычными кормовыми растениями голубянок из подсемейства Lycaeninae.

Подсемейство Polyommatinae

Триба **Niphandini**

Эта триба включает единственный род *Niphanda* (2 вида), с ареалом в Стенопейской неморальной области. Без всякого сомнения это реликтовый род – осколок палеоцено-эоценовой фауны Восточной Азии. На Дальнем Востоке России связан с дубами

(*Quercus*)(Коршунов, Горбунов, 1995), а в Японии (Fucuda et all., 1984) указывались такие растении как лох, жимолость, злак мискантус (!) и даже сосна (!), что по нашему мнению требует подтверждения.

Триба **Polyommatini**

Это самая крупная триба подсемейства, объединяющая 23 рода, которые освоили 42 рода растений из 10 семейств. Только на бобовых растениях (Fabaceae) обитают следующие роды: *Agrodiaetus* (75 видов), *Polyommatus* (40 видов), *Lysandra* (11 видов), *Plebicula* (7 видов), *Pamiria* (7 видов), *Neolysandra* (5 видов), *Cyaniris* (4 вида), *Meleageria* (3 вида), *Rimisia* (2 вида), *Plebejides* (9 видов), *Patricias* (8 видов), *Kretania* (4), *Farsia* (4 вида), *Albulina* (6 видов).

К специализированным относятся рода: *Agriades, Umpria, Aricia*, *Eumedonia.*

Род *Agriades* (7 видов, ключевой вид *A. pheretiades*). Его представители живут на Primulaceae (*Andrasace*) и на Saxifragaceae (*Saxifraga*). Внешне бабочки хорошо отличаются от других родов, они узко локальны, обитают только в высоких широтах и высоко в горах (2000-4400 м), в альпийских биотопах.

Следующие 3 рода *Umpria, Aricia* и *Eumedonia* объединяются в группу, которая живет на видах из семейства гераниевых (Geraniaceae).

Самый крупный род из этой группы *Aricia* (11 видов), занимающий западную часть Палеарктики (ключевой вид *A. agestis*). Именно этот вид живет на большем количестве растений: *Erodium* и *Geranium* (Geraniaceae), а также на *Helianthemum* (Cistaceae) и *Centaurea* (Asteraceae). Остальные виды рода – узкие олигофаги. Всего на *Geranium* живет - 11 видов, на *Erodium* - 6 видов и на *Helianthemum* - 3 вида.

Монотипический род *Umpria,* ареал которого охватывает Среднеазиатские и Центральноазиатские аридные ландшафты, связан с *Erodium oxyrhynchum* (Geraniaceae) – типичным растением этих мест и таким образом является узким олигофагом (?монофагом).

В роде *Eumedonia* 4 вида, которые связаны только с геранями *Geranium* spp., то есть являются узкими олигофагами.

Четыре рода из группы древних, обитают кроме мотыльковых еще на растениях из других семейств. Представители рода *Plebejus* (33 вида) живут в основном на мотыльковых (все виды, за исключением группы облипиховых голубянок). В меньшей степени освоены другие семейства: Elaeagnaceae (*Hippophae* - 10 видов) , Ericaceae (*Erica*, *Calluna* – 1 вид); Lamiaceae (*Thymus* -1 вид); Cistaceae (*Helianthemum* - 1 вид).

Род *Vacciniina* (4 вида) на Fabaceae (*Astragalus*) – 3 вида и на Vacciniaceae (*Oxicoccus, Vaccinium*) – один вид.

Род *Plebejidea* (3 вида) на Papilionaceae (*Astragalus*)(1 вид) и на Limoniaceae (*Limonium, Goniolimon*) (2 вида).

Род *Freyeria* (2 вида) на Fabaceae (*Astragalus*) и на Boraginaceae (*Heliophorum*).

Наиболее древним родом из этой трибы, и одновременно самым специализированным, является *Alpherakya* (3 вида). Его представители связаны с Grassulaceae (*Pseudosedum, Rosularia, Orastachys*) - это единственный случай в трибе.

В трибе Polyommatini все филогенетически молодые роды живут только на бобовых (Fabaceae), являясь олигофагами и монофагами. К олигофагам и монофагам также относятся виды из древних родов *Alpherakya* и *Umpria*. В сравнении с другими трибами подсемейства Polyommatinae наибольшее число видов на бобовых известно именно из трибы Polyommatini (224 из 257 учтённых - 86,9%), что указывает на ее наивысшую эволюционную продвинутость в данном подсемействе.

Триба Scolitantidini

Немногочисленная и компактная морфологически группа голубянок, включающая 14 родов с 54 видами. Представители трибы освоили 5 семейств растений: Polygonaceae - гречишные, Limoniaceae – кермековые, Fabaceae – бобовые, Saxifragaceae – камнеломковые, Lamiaceae – яснотковые (губоцветные), Rosaceae – розоцветные (кормовые растения родов *Phengaris,Caerulea, Subsolanoides* и *Micropsyche* неизвестны). Главной особенностью является освоение практически каждым родом голубянок "своего круга" (1-3 рода) кормовых растений. Большая часть видов трибы заселила растения семейства Яснотковых (18 видов растений). Из трех родов трибы: *Sinia* (4 вида), *Pseudophilotes* (5 видов), *Maculinea* (7 видов). Виды первых двух родов живут исключительно на *Thymus* и *Salvia*. Для представителей *Maculinea* известны кормовые растения из 3 семейств Lamiaceae (9 видов), Rosaceae (3 вида) и Fabaceae (3 вида), но большая часть видов все-таки живет на Lamiaceae. Род *Maculinea*, по-видимому относится к одному из древнейших в трибе. Близкие роды *Turanana* (10 видов) и монотипичный *Otnjukovia* живут на кермековых. Представители обоих родов являются исключительно узкими олигофагами, соответственно на *Acantholimon* и на *Goniolimon*. Причем, если первый заселил значительную часть Ирано-туранской подобласти Сетийской пустынной области, то второй (его ареал дизъюнктивный) является реликтом аридных ландшафтов Средней Азии и Казахстана.

Бобовые (Fabaceae) освоены 4 родами: *Glaucopsyche* (9 видов), *Shijimioides* (3 вида), *Iolana* и *Paleophilotes* (по 4 вида). Первый род явно процветающий, его виды пластичны, ежегодно многочисленны и встречаются в разнообразных биотопах: от пустынь и степей до лугов. Представители *Glaucopsyche* живут на 18 родах мотыльковых: *Astragalus* (5 видов), *Oxytropis, Lathyrus, Vicia* (по 3 вида), *Glycyrrhiza* (2 вида), *Lotus, Hedysarum, Onobrychis, Genista, Medicago, Melilotus, Cytisus, Chamaecytisus, Trifolium, Pisum*, *Alhagi, Doricnium* (по одному виду).

Виды родов *Iolana* и *Paleophilotes* – узкие олигофаги и, если первые живут на *Colutea* (4 вида), то вторые только на *Astragalus lasiophyllus* (3 вида) (кормовое растение *P. triphysina* неизвестно), а отдельные виды являются монофагами.

Три вида рода *Shijimioides* (3 вида) обитают на бобовых растениях.

Род *Scolitantides* (1 вид) живет только на камнеломковых (*Sedum, Orastachys*), являясь, таким образом, узким олигофагом, обитающим по всей умеренной зоне Палеарктики.

Два вида рода *Praphilotes* эндемики и узкие олигофаги, они живут в ирано-туранских песчаных пустынях и исключительно на жузгунах (*Calligonum* spp.) из семейства гречишных.

Таким образом, практически все виды трибы являются узкими олигофагами или монофагами (исключение 2-3 вида). По моему мнению, представители трибы изначально жили на бобовых растениях и уже позже, при смене климата на более засушливый, большая их часть перешла на растения других семейств.

Триба **Lampidini**

Виды рода *Tarucus* (7 видов), по-видимому, африканского происхождения , являются полифагами и живут на 3 семействах: Boraginaceae (*Heliotropium*), Vitaceae (*Paliurus*) и Rhamnaceae (*Ziziphus*).

Монотипический род *Lampides* – олигофаг мотыльковых: *Vicia, Alhagi, Phaseolus, Cicer, Pisum, Colutea.*

Два вида рода *Syntarucus* живут на мотыльковых (*Vicia* и *Trifolium*), так же как и виды - олигофаги рода *Lachides* (*Lagonychium, Lathyrus, Prosopis*). Кормовые растения родов *Cyclirius* и *Chilades* неизвестны.

Таким образом, представители трибы Lampidini в основном живут на Fabaceae и связаны с 13 родами этого семейства: *Prosopis* и *Vicia* (по 2 вида), *Lagonichium, Lathyrus, Pisum, Colutea, Cicer, Alhagi, Phaseolus, Trifolium, Spartocytisus, Cytisus, Acacea* (по одному виду).

Триба **Celastrini**

В Палеарктике из трибы обитает только род *Celastrina*, насчитывающий до 16 видов (ключевой вид *C. argiolus*). Большинство его видов являются полифагами, освоившими следующие семейства Rosaceae (6 родов - *Malus, Sorbus, Prunus, Princepia, Spiraea, Rubus)*; Papilionaceae (по одному виду из 5 родов - *Vicia, Lespedeza, Caragana, Chamaecytisus, Lupinus*); Rhamnaceae (*Rhamnus, Frangula*); Saxifragaceae (*Ribes*); Rutaceae (*Phellodendron*); Aceraceae (*Acer*); Hipocastamaceae (*Aesculus*); Cuscutaceae (*Cuscuta*) и Cornaceae (*Bothrocaryum*). Таким образом, представители трибы живут на растениях из 9 семейств 19 родов, часть видов трибы в выборе кормового растения перешли с древесных на травянистые формы.

Триба **Everini**

Небольшая по объему триба состоит из 4 родов, насчитывающих 29 видов.

Десять видов азиатского рода *Tongeia* являются узкими олигофагами, живущими только на Saxifragaceae: *Sedum* и *Pseudosedum* (по 1 виду), *Orastachys* (10 видов). Только один "ключевой" вид рода *T. fisheri* живет на всех трех родах растений, остальные предпочитают *Orastachys.* Этот род морфологически является наиболее древним в трибе, а также самым специализированным в отношении кормовых растений.

Представители рода *Cupido* живут в основном на Fabaceae: *Onobrychis* (3 вида), *Lathyrus, Astragalus, Pisum* (по 2 вида), *Trifolium, Vicia, Melilotus, Colutea, Coronilla, Sphaerophisa, Halimodendron, Orobus* (по одному виду). "Ключевой" вид рода - *C. osiris*.

Виды рода *Everes* также живут в основном на бобовых: *Medicago* (8 видов), *Trifolium* (5 видов), *Vicia* (4 вида), *Coronilla* (2 вида), *Onodrichisa, Melilotus, Genista, Lotus, Pisum, Colutea, Antyllis* (по одному виду). "Ключевой" вид рода *E. argiades*.

Все три вида рода *Azanus* являются олигофагами, живущими на различных видах акациий. Они проникли в южные части Евразии из Африки, которую можно считать центром происхождения рода.

Таким образом, представители трибы Everini освоили, главным образом, 18 родов бобовых: *Medicago* (8 видов), *Trifolium* (5 видов), *Vicia* (4 вида), *Onobrychis, Acacea* и *Coronilla* (по 3 вида), *Lathyrus, Oxytropis, Astragalus, Colutea, Melilotus* и *Antyllis* (по 2 вида), *Sphaerophisa, Halimodendron, Onodrichisa, Lotus, Pisum, Orobus* (по одному виду). Семейство Saxifragaceae освоено в меньшей степени, в качестве кормовых отмечено всего 3 рода растений: *Orastachys, Sedum* и *Pseudosedum*).

Триба **Zizeerini**

Известна из Сетийской пустынной области. Три вида рода *Zizeeria*, два вида *Zizina* и один вид рода *Zizula* живут на травянистых Fabaceae (6 видов рода *Medicago*) и Oxalidaceae (виды рода*Oxalis*). Эти роды голубянок являются эволюционно молодыми с высокой морфологической и биологической специализацией.

В заключение следует отметить, что представители двух триб из семи известных в подсемействе Polyommatinae живут только на бобовых.

Подсемейство **Curetinae**

В палеарктической фауне из подсемейства известен единственный род ***Curetis***, который имеет, видимо, тропическое происхождение. Оба пока известных в Палеарктике видов обладают оригинальной морфологией и являются узкими олигофагами, связанными с родом *Pongamia* из семейства бобовых.

Выводы

1. Палеарктические голубянки биологически связаны с растениями из 45 семейств. Подавляющее число видов живет на 4-х из них: Fabaceae (355 вида), Polygonaceae (69 видов), Rosaceae (37 видов), Fagaceae (26 видов). К древним семействам растений - Chenopodiaceae, приурочены единичные виды, а к Polygonaceae – целое подсемейство Lycaeninae. Самое молодое семейство Asteraceae оказалось совершенно не освоенным голубянками.

2. Пищевые связи голубянок с таксонам растений очень неравномерны. Палеарктические представители семейства Lycaenidae освоили только двудольные растения из 5 подклассов: Rosidae (Rosales, Fabales, Geraniales, Rutales), Asteridae (Lamiales, Polemoniales, Gentianales, Dipsacales), Caryophyllidae (Polygonales, Caryophyllales), Dilleniidae (Primulales, Ericales) и Hamammelididae (Urticales, Fagales); около 90% видов связаны с Rosidae.

3. Питание таксонов определенного ранга часто приурочено к строго очерченному кругу кормовых растений. Например, виды одного рода ролубянок развиваются только за счет растений, относящихся к одному семейству или одному роду. При характеристике видовых и надвидовых таксонов этот критерий по своей важности стоит на втором месте, после климато-географического. При изменении климатических условий биотопа, виды или вымирают, или переходят на другое кормовое растение, которое не обязательно является близко родственным предыдущему и может относиться к другому семейству, порядку и даже подклассу.

4. Кормовые растения подавляющего числа видов голубянок являются обычными или массовыми, часто идентификаторами данных биотопов.

5. Анализ трофических связей семейства показывает, что по происхождению все виды Lycaenidae можно отнести к полифагам. Полифагия в процессе эволюции дала такие формы как широкая олигофагия, олигофагия и, наконец, монофагия.

6. Эволюционно продвинутые виды большей частью питаются генеративными органами растений, а более древние их вегетативными частями.

7. Монофагами или узкими олигофагами являются виды или очень древние (реликты), или виды из молодых, эволюционно продвинутых групп.

Литература

Бабаев А.Г., Зонн И.С., Дроздов Н.Н., Фрейкин З.Г., 1986. Пустыни. *М.: 1-319.*

Жданко А.Б. 2000. Родственные связи и эволюция голубянок подсемейства Lycaeninae (Lepidoptera, Lycaenidae). *Tethys Entomol. Research, 2: 223-232.*

Жданко А.Б., 2005а. Дневные бабочки (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) Казахстана. *Tethys Entomol. Research, 11: 85-152*.

Жданко А.Б., 2005б. О новой находке перьеносной пяденицы *Cheimoptena pennigera* Danilevsky, 1969 (Lepidoptera, Geometridae) и о биологии малоизвестной центральноазиатской голубянки *Nesa sena* (Kollar, 1884) (Lepidoptera, Lycaenidae). *Тр. ин-та зоол. МОН РК, 49: 273-274.*

Казенас В. Л., Байшашев Б. У., 1999. Геологическая история и фауногенез Казахстана и сопредельных территорий в эпохи развития млекопитающих и антофильных насекомых. *Tethys Entomol. Research, 1: 5-46.*

Ковалев О. В., 2002. Коэволюционные связи растений и насекомых – олигофагов. *Автореф. доктор. диссерт., Санкт-Петербург: 1- 52.*

Коршунов Ю.П., Горбунов П. Ю., 1995. Дневные бабочки Азиатской России. (Справочник). *Уральский Гос. Универ., Екатеринбург: 1-202.*

Криштофович А.Н., 1955. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. *Вопросы геологии Азии , 2. М.-Л.*

Ламперт К., 1913. Атлас бабочек и гусениц Европы и отчасти Русско-Азиатских владений. *Издание А. Ф. Девриена. С-Петербург: 119-127.*

Ловелиус О.Л., 1978. Род *Atraphaxis. Новости систематики высших растений, Л.: 1-215.*

Лопатин И.К., 1989. Зоогеография. *Минск, Высшая школа: 1-318*.

Меницкий Ю.Л., 1980. Порядок буковые (Fagalis). Жизнь растений. Том 5(1). *М., Просвещение: 293-311.*

Фалькович М.И. 1996. Пищевые связи чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae). I. *Энтомол. обозр. 75, 4: 732-755.*

Щеткин Ю.Л., 1960. Чешуекрылые (Lepidoptera) Вахшской долины. *Душанбе, 1 (1): 1-103.*

Яковлев Г. П., 1981. Порядок бобовые (Fabales). Жизнь растений. Т. 5(2). *М., Просвещение: 189-201.*

Fucuda H, Hama E., Kuzuya T., Takahashi A., Takahashi M., Tanaka B., Tanaka H., Wakabayashi M., Watanabe Y., 1984. The life histories of butterflies in Japan, vol. 3. *Osaka: 1-373* (in Japanese).

Higgins, L.G., Rilay N. D., 1970. Butterflies of Britain and Europe. *London: 1-380*.

Kovalev O. V. 1990. The role of evalution of the dominant species of succession processes in Cenozoic ecosystems in the formation of oligophagy of recent phytofages. *Proc. VII Int. Symp. "Insect-Plant Relationships", Biol. Hung., 39: 327-330.*

Lukhtanov V.A.& Lukhtanov A.G., 1994. Die Tagfalter Nordwestasians (Lepidoptera, Diurina). *Herbipoliana, 3: 1-440.*

Seitz A., 1908, 1909. Lycaenidae. Die Gross-Smetterlinge der Erde. Ed. A. Seitz 1. Abt. Die Gross-Smetterlinge des Palaeaerktischen Faunengebietes. Bd.1. Die Palaeaerktischen Tagfalter. *Stuttgart.: 257-328.*

Tuzov V. et all., 2000. Guide to the Butterflies of Russia and adjacent territories. Vol. 2. *Sofia-Moscow, Pensoft: 1-580.*

Zhdanko, A.B. 1997. Food plant in Lycaenidae (Lepidoptera) of Kazakhstan and Midlle Asia. *Atalanta, 28 (½): 97-110.*

Zhdanko A.B. 2002. An annotated list of species of the family Lycaenidae (Lepidoptera) occurring in Kazakhstan. *Tethys Entomol. Research., 4: 125-146.*

Тұжырым

Жданко А.Б. **Палеарктика көгілдір көбелектерінің (Lepidoptera, Lycaenidae) қоректік байланысына шолу**

Палеарктикадағы Lycaenidae (Lepidoptera) фаунасы 6 тұқымдас тармағы, 26 триба, 138 туыс пен 724 түрден тұрады. Мақалада көгілдір көбелектердің қоректік өсімдіктері мен олардың қоректік машықтануына талдау жасалған, сонымен қатар көгілдір көбелектердің әртүрлі өсімдік тұқымдастарын меңгеру ерекшеліктері мен себептері берілген. Көгілдір көбелектер өсімдіктердің 46 тұқымдасын игерген, олардың басым көпшілігі олигофагтар, яғни мына өсімдік тұқымдастарында: Fabaceae (көгілдір көбелектердің 347 түрі), Polygonaceae (70 түрі), Rosaceae (39 түрі) және Fagaceae (26 түрі) кездеседі.

Summary

Zhdanko A.B**. Review of host-plant relationships of blue butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae) of Palaearctic region.**

Lycaenidae **(**Lepidoptera) fauna of Palaearctic region consists of 724 valid species classified in 138 genera, 26 tribes and 6 subfamilies. The review of different aspects of host-plant relationships in the family Lycaenidae is presented (ranger of food specialization distribution species on botanical taxa). Peculiarities and causes of populating by blue betterflies of the plant families are elucidated. In total 46 families of plants are populated. The blue butterfly oligophages prefer 4 families of plants - Fabaceae (347 species), Polygonaceae (70 species), Rosaceae (39 species), Fagaceae (26 species). Data on the host-plants of the most part