

МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ ГОЛУБЯНОК ПОДСЕМЕЙСТВА THECLINAE (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE) В ЮЖНОМ ПРИМОРЬЕ

М.М. Омелько, Н.В. Омелько

[Omelko M.M., Omelko N.V. Interspecific relationships in Lycaenidae (Lepidoptera) of the tribe Theclini in Southern Primorye]

Горнотаежная станция ДВО РАН, пос. Горнотаежное, Уссурийский р-н, Приморский край, 692533. E-mail: nomelko@mail.ru

Mountain-taiga station FEB RAS, Gornotaezhnoe vil., Ussuriyski dist., Primorskii krai, 692533 Russia. E-mail: nomelko@mail.ru

Ключевые слова: *Lepidoptera*, *Lycaenidae*, *Theclinae*, межвидовые взаимоотношения, Приморский край

Key words: *Lepidoptera*, *Lycaenidae*, *Theclinae*, interspecific relationships, Primorskii Krai

Резюме. Рассматриваются межвидовые взаимоотношения на имагинальной, эмбриональной и личиночной стадиях развития 24 видов голубянок из 11 родов, включаемых в подсемейство хвостатки. В Южном Приморье 14 видов хвостаток трофически связаны с дубом монгольским (*Quercus mongolica*), бабочки 12 видов появляются в первой половине июля. У видов, занимающих одну экологическую нишу, отмечена дифференциация времени дневной активности бабочек, разобщение мест кладок яиц, различия в поведении и окраске гусениц.

Summary. Interspecific relationships on the imaginal, egg and larval stages of development of 24 Theclini species from 11 genera are discussed. 14 species of Theclini are trophically related to *Quercus mongolica*; imagoes of 12 species appear in the first half of July. Niche separation in these species is obtained through the differentiation of the day activity pattern, the separation of the egg-laying preferences, the differences in behavior and coloration of the larvae.

В большом семействе голубянок (Lycaenidae) подсемейство хвостаток (Theclinae) представлено на юге Приморья 35 видами [Дубатолов и др., 2005], являясь важной составляющей фауны дневных чешуекрылых лесных сообществ. В середине лета разнообразные по видовому составу хвостатки, наряду с другими видами дневных чешуекрылых, формируют уникальный облик широколиственных и кедрово-широколиственных лесов Приморья. Они играют заметную роль в питании пернатых. Зимой яйца хвостаток поедают поползень, большая синица, черноголовая гаичка, москковка, длиннохвостая синица. В мае – июне гусеницы хвостаток входят в рацион питания многих насекомоядных птиц.

В настоящей работе мы рассматриваем 24 вида хвостаток из 11 родов, традиционно называемых зефирами. Из них 14 видов трофически связаны с дубом монгольским, гусеницы еще 10 видов развиваются на орехе маньчжурском, ясене горном, яблонях ягодной и маньчжурской, ольхах волосистой и японской, дубе зубчатом, черёмухе обыкновенной, сливе домашней, абрикосах сибирском и маньчжурском, трескуне амурском.

1. Межвидовые взаимоотношения на имагинальной стадии развития

Для большинства видов зефиров характерна высокая активность бабочек в определенные часы первой или второй половины дня (табл. 1). В эти часы происходит встреча конспецифических партнеров, а также самки часто откладывают яйца. У

видов с ярко выраженным половым диморфизмом («зеленые зефиры») активно летают только самцы, в полетах многих других видов участвуют и самки. Летают бабочки в кронах деревьев или в кроны не поднимаются, некоторые виды отдают предпочтение участкам лесов на склонах сопек, лесам долинным, либо редколесьям [Омелько, Омелько, 2013].

Плеяда зефиров, развивающихся на дубе монгольском. Наблюдения показали, что дневная активность разных видов зефиров не совпадает по времени. Границы дневной активности наиболее отчетливы в годы высокой численности бабочек, что важно для видов близкородственных, занимающих одну экологическую нишу. В лесах Приморья это зефиры рода *Favonius*, представленные 7 видами – *F. taxila*, *F. saphirinus*, *F. jezoensis*¹, *F. aquamarinus*, *F. korshunovi*, *F. cognatus*, *F. orientalis*. По внешним морфологическим признакам их можно разделить на 3 секции – *taxila*, *orientalis* и *saphirinus* [Shirozu, Yamamoto, 1956].

В секции *taxila* 3 вида – *F. taxila*, *F. cognatus* и *F. jezoensis*. У самцов внешний край задних крыльев с относительно широкой черной каймой. *F. taxila* – один из самых многочисленных видов. Бабочки появляются в начале июля и сразу обращают на себя внимание: самцы держатся у окраин леса, на прогалинах и небольших полянах. Здесь они активно летают, не поднимаясь в кроны деревьев. Сидят самцы на траве и невысоких деревьях, наблюдая за пролетающими соперниками, а после стремительных преследований и многократных облетов своего участка возвра-

¹Вид впервые достоверно приводится для фауны Приморья (цвет. таб. VII: 1, 2; рис. 1: 1, 2).

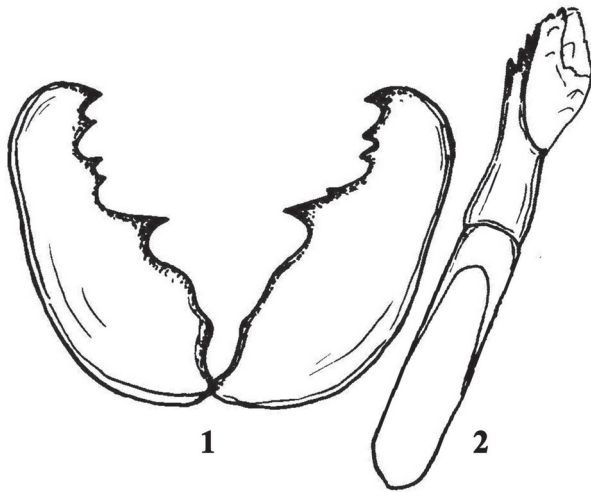


Рис. 1. *Favonius jezoensis* Mtsm., гениталии самца: 1 – вальвы, 2 – эдеагус

цаются обычно на прежнее место. Пик активности бабочек приходится на утренние часы, а к середине дня постепенно спадает. *F. cognatus*, как и *F. taxila*, один из самых массовых видов, но самцы держатся в кронах деревьев. Летают бабочки над самыми кронами, возвращаясь на одни и те же ветви после частых погонь за соперниками. Активны зефиры с 11 часов дня, когда лет самцов *F. taxila* начинает спадать, либо (в особенно жаркие дни) прекращается. Бабочек *F. jezoensis* мы обычно находили вдоль окраин леса на отдельных выступающих деревьях и в дубовых редколесьях. Зефиры проявляли активность с 15-16 часов и держались в кронах деревьев.

В секции *orientalis*, как и *taxila*, так же 3 вида – *F. orientalis*, *F. korshunovi* и *F. aquamarinus*. У самцов этой секции черная кайма вдоль внешнего края задних крыльев очень узкая. *F. orientalis* – обычный, но немногочисленный вид, распространённый в долинных широколиственных и смешанных лесах. Активно летающих самцов мы наблюдали в кронах деревьев около прогалин и вдоль просек с 11 часов дня. Они облетали небольшие участки и возвращались на одни и те же ветви. Поведение бабочек *F. korshunovi* близкое к поведению *F. orientalis*, но активны они во второй половине дня: нам приходилось наблюдать летающих самцов с 15 часов. Их брачные игры часто смещены на крутые склоны сопки и оврагов. *F. aquamarinus* встречается в дубово-широколиственных лесах на пологих склонах сопки, в биотопах, менее характерных для *F. orientalis* и *F. korshunovi*. Предположительно, бабочки летают в кронах деревьев во второй половине дня.

В секции *saphirinus* один вид – *F. saphirinus*, заметно отличающийся от других представителей рода сравнительно небольшими размерами, округлыми вершинами передних крыльев и очень короткими хвостиками на задних крыльях. Самцы *F. saphirinus* летают в кронах деревьев, быстро кружась над отдельными выступающими ветвями. Летать начинают во второй половине дня с 15-16 часов.

Neozephyrus brilliantinus – единственный представитель большого рода зелёных зефиром *Neozephyrus* в Приморье, развивающийся на дубе монгольском.

Таблица 1

Дневная активность зефиром, развивающихся на дубе монгольском

Виды	Время и продолжительность дневной активности															
	7ч	8ч	9ч	10ч	11ч	12ч	13ч	14ч	15ч	16ч	17ч	18ч	19ч	20ч	21ч	
<i>Neozephyrus brilliantinus</i>																
<i>Favonius taxila</i>																
<i>F. cognatus</i>																
<i>F. jezoensis</i>																
<i>F. orientalis</i>																
<i>F. korshunovi</i>																
<i>F. aquamarinus</i>																
<i>F. saphirinus</i>																
<i>Japonica lutea</i>																
<i>J. saepestriata</i>																
<i>Antigius butleri</i>																
<i>A. attila</i>																
<i>Wagimo signata</i>																
<i>Shirozua jonasi</i>																

Бабочки активны в ранние утренние часы и во второй половине дня ближе к сумеркам. Утром бабочки держатся на просеках, около прогалин и полян на древесном подросте, достигающем в высоту 2,5-3,5 м. В вечерние часы они летают в кронах деревьев, хорошо освещенных на заходе солнцем.

Из представителей рода *Japonica* дуб монгольский населяют *J. lutea* и *J. saepestriata*. Летают зephyры над кронами и не привязаны к отдельным деревьям. Бабочки *J. lutea* активны обычно с 17 часов, в особенно жаркую погоду летают с 18 или даже 19 часов, в пасмурные дни и в слабый дождь активны с 15 часов. В тихие ясные дни отдельных летающих зephyров можно видеть до наступления сумерек. Бабочки *J. saepestriata* появляются в середине июля – значительно позже *J. lutea*. Как и у зephyра желтого, они летают над кронами деревьев, но активны в первой половине дня. Численность *J. saepestriata* редко бывает высокой, и увидеть активно летающих бабочек можно не часто.

Бабочки *Shirozua jonasi*, как и *J. lutea*, с которыми они сходны и раскраской, летают во второй половине дня над кронами деревьев. Но появляются они в конце июля – середине августа. В отдельные годы летающих зephyров мы наблюдали лишь в первых числах сентября. Таким образом, *S. jonasi* и *J. lutea* разобщены по срокам лета.

Виды рода *Antigius* (*A. butleri* и *A. attilia*) активны в утренние часы. Бабочки летают над кронами деревьев в течение 1,5-2 часов. Уже через 20-30 минут после начала лёта они начинают копулировать. У бабочек *A. attilia* испод крыльев серебристо-белый и это, вероятно, важно при поиске партнера: несмотря на небольшие размеры, они хорошо заметны издали даже невооруженным глазом. Крылья *A. butleri* снизу серые с темными пятнами, у летающих бабочек не отсвечивают белизной как у *A. attilia*.

Лет зephyра *Wagimo signata* мы наблюдали в первой половине дня с 10 часов и во второй половине дня с 18-19 часов. Летают бабочки очень быстро над кронами деревьев, кружась над выступающими вершинами ветвей. Крупное синее пятно сверху крыльев может играть немаловажную роль в поиске партнеров.

Население зephyров на **дубе зубчатом** сравнительно небольшое. Трофически с этим дубом связаны *Favonius ultramarinus*, *Japonica adusta* и развивающиеся также на дубе монгольском *F. jezoensis*, *F. orientalis*, *F. saphirinus*. Бабочки *J. adusta* и *J. lutea* отличаются слабо, но у первого вида они заметно крупней, ярче и появляются значительно позже – во второй половине июля. У зephyра *F. ultramarinus* в поведении и окраске много общего с *F. taxila*, но летают бабочки не утром, а с 15-16 часов и придерживаются раскидистых крон отдельно стоящих деревьев дуба зубчатого. Численность бабочек *F. jezoensis* и *F. orientalis* небольшая,

а поведение такое же, как в лесах с дубом монгольским. Бабочки *F. saphirinus* летают в одно время с *F. ultramarinus*, отличаясь серебристым исподом крыльев и ранее описанным поведением. Интересно отметить, что в лесах с дубом зубчатым они крупнее, чем в лесах с дубом монгольским.

У зephyров, развивающихся на других древесных породах, дневная активность бабочек также ярко выражена. Нами изучены 8 видов из 6 родов. Виды рода *Neozephyrus* трофически связаны с черемухой обыкновенной (*N. smaragdinus*) и ольхами (*N. japonica*), рода *Thecla* – яблонями (*T. betulina*) и косточковыми розоцветными (*T. betulae*), *Ussuriana michaelis* и *Coreana raphaelis* – с ясенем горным, *Araragi enthea* – орехом маньчжурским, *Arthopoetes pryeri* – трескуном амурским.

Летают бабочки в первой (*T. betulina*, *T. betulae*, *Arthopoetes pryeri*) или второй (*U. michaelis*, *C. raphaelis*, *Araragi enthea*, *N. japonica*) половинах дня. Бабочки *U. michaelis*, как и *J. lutea*, летают в течение 3-4 недель. В годы высокой численности они везде кружатся над кронами деревьев, то собираясь группами (нередко по 10-15 особей), то разлетаясь в разные стороны. В солнечные дни бабочки начинают летать обычно с 15 часов, а в особенно жаркие – с 16-17 часов. Охотно летают зephyры в пасмурную погоду, и когда идет небольшой дождь. В ненастные дни бабочки могут летать с 11 часов. Более крупные и яркие самки, теряясь в круговорты многочисленных самцов, вероятно, в меньшей степени подвержены гибели от насекомоядных птиц. Вместе с бабочками *U. michaelis* нередко летают и бабочки зephyра *C. raphaelis*. Этот малочисленный, но более яркий вид, возможно, менее уязвим для хищников, теряясь среди бабочек вида массового.

Самцы *N. smaragdinus* активны на протяжении всего дня. Бабочки обычны в лесах по ручьям и ключам. Придерживаются невысоких деревьев и кустов травы на прогалинах и лесных дорогах, высоко в кроны деревьев не поднимаются.

У зephyра *A. enthea* конкурентов на орехе маньчжурском нет. Появляются бабочки чаще всего в начале августа, реже в самом конце июля. Самцы активно летают в кронах высоких орехов, обращая внимание серебристой окраской испода крыльев. Здесь же они и копулируют. Преимущество имеют самые активные самцы, контролирующие большие участки кроны.

Бабочки *A. pryeri* не привязаны к отдельным деревьям и небольшим участкам. Летают в утренние часы в долинных лесах, в местах произрастания сирени амурской. За зephyрами легко наблюдать у стен леса. Здесь хорошо видно, что они не поднимаются выше крон сирени, находящейся во втором и третьем ярусах. Сидящие на деревьях самки при готовности к спариванию раскрывают крылья, вы-

давая себя крупными синеватыми пятнами.

2. Межвидовые взаимоотношения на эмбриональной стадии развития

Из яиц зефиров, отложенных во второй половине лета и в начале осени, гусеницы выводятся в конце апреля и первой половине мая. Для многовидовой плеяды зефиров, развивающихся на дубе монгольском, необходимы механизмы, позволяющие избежать больших скоплений кладок, которые бы привлекали пернатых, охотно их поедающих в осенне-зимний период [Омелько М.М., Омелько Н.В., 2010]. Размещение кладок на разных частях деревьев (почки, ветви, ствол), способы маскировки яиц (криптическая окраска, скрадывание в складках коры, маскировка частичками коры или волосками с черешков листьев), приуроченность к деревьям разных возрастных групп, дифференциация биотопов – важная часть таких механизмов (табл. 2, рис. 2).

Дуб монгольский. На концевые веточки около почек и почки откладывают яйца зефиры *F. taxila*, *F. sapphirinus*, *N. brilliantinus*, *W. signata* и *J. lutea*.

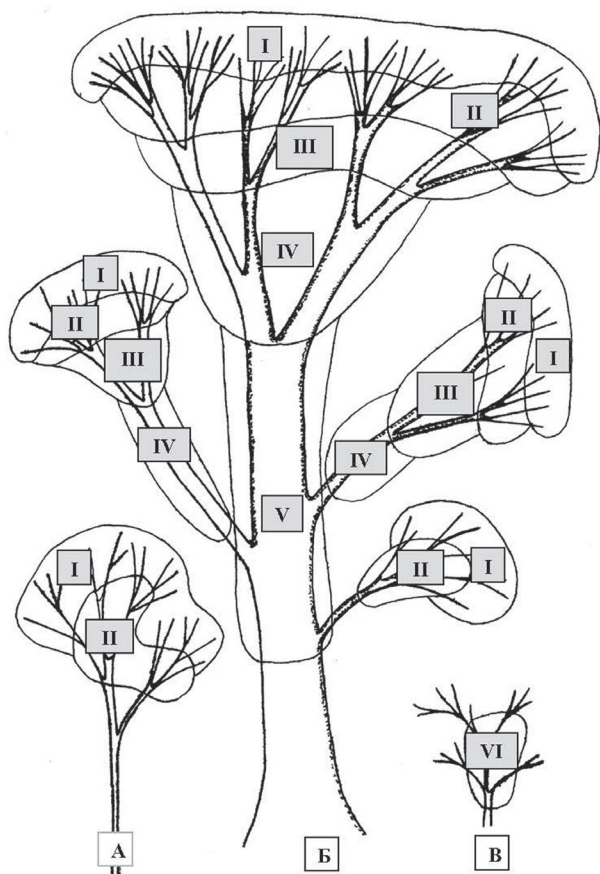


Рис. 2. Схема расположения кладок зефиров на дубе монгольском: I – ветви около почек и почки: *N. brilliantinus*, *F. taxila*, *F. sapphirinus*, *J. lutea*, *W. signata*; II – ветви до 1,5-2 см в диаметре: *F. korshunovi*, *J. saepestriata*, *A. attilia*, *A. butleri**; III – ветви от 2 до 4 см в диаметре: *F. jezoensis*, *A. butleri**, *A. attilia**; IV – ветви более 4 см в диаметре и верхняя половина ствола: *F. cognatus*, *S. jonasi*; V – ствол: *A. butleri*, *S. jonasi*; VI – поросль дуба: *F. orientalis* (Примечания: А – подрост, Б – взрослые деревья, В – поросль; * – нетипичные места кладок)

Яйца первых 4 видов белые и на темном фоне почек и коры хорошо заметны. В кладках *F. taxila* и *F. sapphirinus* обычно 1, редко 2 яйца, *W. signata* – чаще 2-4, реже 5-8 яиц, *N. brilliantinus* – 1-2, реже 3-4 яйца. В годы высокой численности бабочек нередко «совместные» кладки 2-3 видов с общим числом яиц в них от 2-6 до 8-13. Самки *J. lutea* искусно маскируют яйца под цвет почек, прикрывая их соскобленными с черешков листьев волосками и оседающими на них пылинками.

На ветви до 4 см в диаметре откладывают яйца зефиры 6 видов: *F. jezoensis*, *F. aquamarinus*, *F. korshunovi*, *J. saepestriata*, *A. butleri*, *A. attilia*. На коре ветвей кладки заметны меньше, чем на концевых веточках около почек. Яйца *F. jezoensis*, *F. aquamarinus*, *F. korshunovi*, *A. attilia* белые, но пестрая раскраска коры дуба хорошо их скрадывает. *J. saepestriata* идеально маскирует яйца на ветвях частичками коры и мелкими соринками. *A. butleri* прячет кладки в глубокие складки коры, поэтому на ветвях они встречаются сравнительно редко, лишь когда самка находит на них углубления и складки, нередко появляющиеся при механических повреждениях. Кладки *F. jezoensis* мы находили на отдельно стоящих дубах около лесных массивов. Число яиц в них может достигать 20-25.

На стволе и толстых ветвях откладывают яйца зефиры 3 видов: *F. cognatus*, *A. butleri* и *S. jonasi*. *F. cognatus* откладывает яйца открыто на стволе и толстых ветвях верхней половины деревьев – в той их части, где кора становится гладкой. В кладках одно, редко два яйца. *A. butleri* прячет кладки в глубоких трещинах коры в средней части ствола. Они часто недоступны для проведения даже приблизительного учета, хотя яиц в них может быть больше 20. У *S. jonasi* невысоко-конусовидные яйца грязно-сиреневые с буроватыми мазками и крапинками, хорошо маскирующими их на коре стволов и толстых ветвей.

В годы высокой численности бабочек кладки *N. brilliantinus* обычны на веточках-отпрысках, а кладки *F. aquamarinus* – на небольших ветвях на высоте 1,7-2,5 м от земли и подросте 1-1,5 м высотой. *F. orientalis* всегда откладывает яйца на стволики поросли дуба высотой 30-50 см.

Биотопическая приуроченность у дубовых зефиров неотчетливая, слабо выражена лишь у некоторых видов. Например, *F. korshunovi* отдает предпочтение деревьям на крутых склонах сопки. Плотность *F. orientalis* высокая в равнинных широколиственных лесах. Бабочки *F. jezoensis* встречаются чаще в дубовых перелесках, где придерживаются их окраин с отдельно стоящими деревьями. Места обитания *F. sapphirinus* приурочены к дубовым лесам вдоль морской акватории и прилегающим к озеру Ханка.

Расположение кладок зефиров на дубе монгольском

Виды	Группы видов по расположению кладок на деревьях					
	I	II	III	IV	V	VI
	На вершинах ветвей около почек	Ветви диаметром до 1,5-2 см	Ветви диаметром от 2 до 4 см	Ветви диаметром более 4 см и верхняя треть ствола	Ствол от 1,5 м над землей до верхней трети	Поросль дуба высотой 50-60 см
<i>Neozephyrus brilliantinus</i>	+					
<i>Favonius taxila</i>	+					
<i>F. cognatus</i>				+		
<i>F. jezoensis</i>			+			
<i>F. orientalis</i>						+
<i>F. korshunovi</i>		+				
<i>F. aquamarinus</i>						
<i>F. saphirinus</i>	+**					
<i>Japonica lutea</i>	+**					
<i>J. saepestriata</i>		+				
<i>Antigius butleri</i>		(+)**	(+)**		+**	
<i>A. attilia</i>		+	(+)			
<i>Wagimo signata</i>	+					
<i>Shirozua jonasi</i>				+**	+**	

Примечания: (+) – кладки встречаются редко, ** – яйца замаскированы, имеют покровительственную окраску, либо спрятаны в складках коры

На дубе зубчатом в Приморье развиваются *F. ultramarinus*, *J. adusta* и ряд видов, известных с дуба монгольского (*N. brilliantinus*, *F. saphirinus*, *F. jezoensis*). Виды здесь разобщены так же, как на дубе монгольском: *F. ultramarinus*, *F. saphirinus*, *N. brilliantinus* и *J. adusta* откладывают яйца на почки и концевые веточки около почек; *J. adusta*, как и *J. lutea*, маскируют яйца, прикрывая их соскобленными с черешков листьев и веточек волосками; *F. jezoensis* откладывает яйца открыто на ветви.

Население зефиров на других древесных растениях представлено 1-2 видами.

Розоцветные. Зефиры *T. betulae* и *N. smaragdinus* в долинных лесах встречаются в одних станциях и развиваются на черемухе обыкновенной. В кладках этих видов 1, редко 2-3 яйца, и на многочисленных ветвях и нетолстых стволиках черемухи они хорошо рассеяны. Зефир *N. smaragdinus* обычен по рекам и ключам в долинных хвойно-широколиственных лесах. Распространение *T. betulae* более широкое: он встречается повсеместно, где есть косточковые розоцветные, бабочки летают в садах даже в черте городов до глубокой осени. Второй вид из рода *Thecla* – *T. betulina* развивается на яблонях маньчжурской и ягодной. Распространен он в широколиственных редколесьях. Здесь бабочки откладывают яйца на стволики и ветви подроста яблонь.

Яйца *N. japonica* на ольхах волосистой и японской на тонких ветвях рассеяны по 1-3, но на стволиках молодых деревьев их число в одной кладке достигает нескольких десятков и таких кладок на одном деревце может быть несколько.

Зефиры *U. michaelis* и *C. raphaelis* развиваются на ясенях горном. Встречаются бабочки в долинных широколиственных лесах. Яйца они откладывают на ясенях разных возрастных групп. Зефир *U. michaelis* прячет кладки обычно на взрослых деревьях в глубокие складки коры и другие укрытия, иногда образующиеся на стволах и ветвях в результате повреждений. Кладки, в которых может быть и более 20 яиц, самки покрывают сверху полупрозрачным, отражающим свет, субстратом. Зефир *Coreana raphaelis* откладывает яйца на подросте ясеня толщиной 1-3 см около основания. Кладки находятся на стволиках около основания, нередко даже ниже опавших осенью листьев. В кладках от 3-4 до 10-15 белых яиц.

На орехе маньчжурском развивается *A. enthea*. У него нет конкурентов и яйца бабочки откладывают на ветви и нетолстые стволики орехов разного возраста – от небольшой поросли, достигающей в высоту 1,5-2 м, до взрослых деревьев. Окраска яиц белая и они хорошо заметны на буроватых и серых ветвях и стволиках.

На ветви и нетолстые стволики трескуна

амурского откладывает яйца *A. pryeri*. Яйца у этого зефира малинового цвета и едва заметны в окружении частых чечевичек.

3. Межвидовые взаимоотношения на личиночной стадии развития

Разнообразие комбинаций окраски и рисунка гусениц зефиrow позволяет им маскироваться под чешуйки почек, листья, молодые побеги, кору ветвей и стволов. Раскраска гусениц многовидового населения дубовых зефиrow интересна вариациями, хорошо скрадывающимися гусениц даже нескольких видов среди чешуек почек, на листьях, коре ветвей деревьев (табл. 3). Поэтому гусениц сложно находить не только потому, что они не образуют скоплений, которые бы привлекали хищников, но и благодаря искусной раскраске.

Дуб монгольский. Отрождение гусениц происходит в основном на третью декаду апреля – первую декаду мая, до распускания почек на дубе (гусеницы *S. jonasi* выводятся в начале июня). Окраска гусениц первого возраста вначале темно-бурая, они покрыты жесткими загнутыми назад длинными волосками. Волоски, вероятно, способствуют проникновению гусениц в набухшие почки между довольно плотно прилегающими покровными чешуйками. С распусканием почек окраска гусениц изменяется на сизовато-зеленую, скрадывающую их на молодых листьях, густо опушенных светлыми волосками. После первой линьки гусеницы окрашены в зеленоватый, коричневатый и сероватый цвета, надежно их скрадывающие среди не полностью развернувшихся листьев и многочисленных покровных чешуек почек. Отчетливые видоспецифические изменения формы и окраски гусениц происходят после второй линьки, которая совпадает с полным распусканием листьев на дубе.

В маскировке гусениц на дубе большое значение имеют покровные чешуйки почек. Кроющие и подстилающие чешуйки отличаются окраской и формой, долго сохраняются на ветвях, что расширяет возможности маскировки. Гусеницы *F. taxila* бурокоричневые, искусно маскируются под кроющие чешуйки почек. Более светлые буроватые гусеницы *F. saphirinus* копируют подстилающие чешуйки. Гусеницы *N. brillantinus* каплевидной формы. Их широкие сегменты груди черновато-коричневые, а плавно суженные назад сегменты брюшка коричневые. Окрашенные так гусеницы идеально копируют кроющие чешуйки почек. Пестрая раскраска гусеницы *W. signata*, сочетающая зеленый, бурый и черноватый цвета, копирует молодой зеленый побег с покровными чешуйками почек. Сидят гусеницы на зеленых побегах ближе к веточке, где долго сохраняются покровные чешуйки почек.

Окраска гусениц ряда видов зефиrow зеленая и

маскируются они на листьях. Гусеницы зефиrow *A. attilia* и *A. butleri* сидят на верхней стороне листьев дуба. Форма тела гусениц в сечении треугольная, при боковом освещении его затененная сторона теряется на фоне листа, хорошо их маскируя. У гусениц *A. butleri* дорзальная полоса коричневая, *A. attilia* – желтоватая. Отличия небольшие, но эффективно расширяют межвидовую дифференциацию. Форма тела гусениц *Japonica lutea* и *J. saepestriata* каплевидная. Питаются они, находясь обычно на нижней стороне листьев. Окраска гусениц зеленая, но у гусеницы *J. saepestriata*, как и у гусеницы *A. butleri*, развита коричневая дорзальная полоса.

Гусеницы зефиrow *F. jezoensis*, *F. aquamarinus*, *F. korshunovi*, *F. cognatus* и *S. jonasi* прячутся на ветвях и стволе, маскируясь под кору. Окрашены они в черноватые и серые цвета, а отличаются деталями рисунка, темным или светлым основным фоном. Довольно пестрая окраска коры и неровности на ней позволяют гусеницам надежно прятаться. Гусеницы *F. korshunovi* перед последней линькой сидят на ветвях в местах их ветвления под укрытием из натянутых нитей шелковицы. Взрослые гусеницы этого зефира часто садятся поперек веточек или на выступах, копируя утолщения. Общий фон окраски гусеницы *F. cognatus* серый – более светлый, чем у гусениц *F. jezoensis*, *F. aquamarinus* и *F. korshunovi*. Гусеницы *S. jonasi* буровато-коричневые, копируют окраску коры конечных веточек дуба.

Гусеницы *Favonius orientalis* развиваются на поросли дуба. В их окраске преобладает серосизый цвет. Так окрашена кора ветвей и стволиков молодых дубков под пологом леса.

Взрослые гусеницы большинства видов зефиrow, развивающихся на дубе монгольском, надрезают ближе к основанию центральную жилку листьев, на которых питаются. Поврежденные листья подвывают и обвисают. Во время питания гусеницы прячутся в складках постепенно увядающих листьев. Нередко гусеница надрезает жилки на нескольких или всех листьях листовой розетки.

На **дубе зубчатом** развиваются зефиры *J. adusta*, *F. ultramarinus*, а также трофически связанные и с дубом монгольским *N. brillantinus*, *F. saphirinus*, *F. jezoensis*. Гусеницы *F. saphirinus* и *N. brillantinus* маскируются под покровные чешуйки почек. Зеленовато-серые гусеницы *F. ultramarinus* копируют кору концевых веточек дуба. Гусеницы *F. jezoensis*, как и на дубе монгольском, окрашены под кору ветвей. Основная окраска гусениц *J. adusta* зеленая, скрадывающая их на листьях.

Розоцветные. На многих видах косточковых розоцветных (черемухе обыкновенной, вишенке войлочной, сливе, абрикосе) развивается зефир *Thecla betulae*. В долинных смешанных лесах он может встречаться в одних биотопах с *Neozephyrus*

Особенности маскировки гусениц зефиров на дубе монгольском

Органы и части дерева	Виды	Окраска гусеницы	Форма тела гусеницы
Листья	<i>Antigius butleri</i>	Зеленая с коричневой дорсальной полосой	Треугольная
	<i>A. attilia</i>	Зеленая с желтоватой дорсальной полосой	
	<i>Japonica lutea</i>	Зеленая	Каплевидная
	<i>J. saepestriata</i>	Зеленая с коричневой дорсальной полосой	
Молодые побеги	<i>Favonius taxila</i>	Буро-коричневая – цвет наружных чешуек почки	Мокрицевидная
	<i>F. saphirinus</i>	Светло-коричневая – цвет подстилающих чешуек почки	
	<i>Wagimo signata</i>	Сочетание зеленого, бурого и коричневого цветов	
	<i>Neozephyrus brilliantinus</i>	Черновато-бурая и коричневая – цвет наружных и подстилающих чешуек почек	Каплевидная
Ветви	<i>F. cognatus</i>	Серая, темно-серая и черноватая – копирует окраску коры ветвей	Мокрицевидная
	<i>F. jezoensis</i>		
	<i>F. korshunovi</i>		
	<i>F. aquamarinus</i>		
	<i>F. orientalis</i>	Буровато-сизая – окраска ветвей и стволиков поросли	
	<i>Shirozua jonasi</i>	Буро-коричневая – окраска молодых уже одревесневающих побегов	

smaragdinus. Здесь эти виды развиваются на черемухе обыкновенной. Зеленая окраска гусениц *T. betulae* скрадывает их на листьях черемухи. Гусеницы *N. smaragdinus* светло-желтые с темными крупными стигмами. Такая окраска, вероятно, позволяет им маскироваться под рано опадающие пожелтевшие прилистники. Зефир *T. betulina* трофически связан с яблонями ягодной и маньчжурской. Его гусеницы голубовато-зеленые с узкой оливково-зеленой дорсальной полосой, хорошо маскируются на нижней стороне листьев.

С **ясенем горным** трофически связаны два вида зефиров – *Ussuriana michaelis* и *Coreana raphaelis*. Их гусеницы развиваются на деревьях разных возрастных групп: *U. michaelis* – на взрослых деревьях, *C. raphaelis* – на поросли, достигающей в высоту 1-2 м. Гусеницы *U. michaelis* буровато-серые, с 3-4 возрастов маскируются под раскраску коры ветвей ясеня. Гусеницы *C. raphaelis* темно-зелёные. На молодых ясенях они надрезают черешки листьев и прячутся в складках увядающих листочков.

На ольхах **волосистой и японской** развиваются гусеницы *N. japonica*. Гусеницы этого зефира светло-зеленые с зелеными полосками, копирующими жилки листьев. Гусеницы прячутся на листьях, изогнутых пополам вдоль центральной жилки и скрепленных шелковиной.

На **орехе маньчжурском** развиваются гусеницы *A. enthea*. Они зеленые, как и гусеницы *N. japonica* и также скрепляют шелковиной края молодых листочков, изогнутых вдоль центральной жилки.

С **сиренью амурской** трофически связан зефир *A. pryeri*. Его гусеницы каплевидной формы, а в

сечении высоко-треугольные. Такая форма и зеленая окраска идеально маскирует гусениц на небольших листьях сирени снизу, словно изогнутых вдоль центральной жилки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подсемейство хвостаток (Theclinae) на юге Приморья представлено 35 видами. В настоящей работе из этого подсемейства нами рассмотрены так называемые «зефиры», насчитывающие 24 вида из 11 родов.

В Южном Приморье 14 видов зефиров из 6 родов трофически связаны с дубом монгольским, бабочки 12 видов появляются в первой половине июля. На имагинальной стадии развития в разобщении видов, занимающих одну экологическую нишу, немаловажное значение имеет дифференциация времени дневной активности бабочек. Наблюдения показали, что границы дневной активности особенно отчетливы в годы высокой численности зефиров. У видов таксономически близких, с незначительными отличиями в окраске, как, например, представители рода *Favonius*, разобщение по времени дневной активности может иметь особое значение. В брачных полетах видов рода *Favonius*, как и других зеленых зефиров с ярко выраженным половым диморфизмом, участвуют только самцы. Самки выдают себя, если поведение самцов отвечает требованиям, понуждающим их к спариванию. Самцы наиболее активные, занимающие большие участки и выделяющиеся ярко выраженным видоспецифичным поведением, имеют самый высокий шанс встретить самку.

У видов со слабо выраженным половым ди-

морфизмом (*J. lutea*, *J. adusta*, *U. michaelis*, *S. jonasi*) активно летают самцы и самки, и самки вскоре начинают откладывать яйца. Теряясь среди более многочисленных самцов, самки, вероятно, не так подвержены гибели от насекомоядных птиц. Летают бабочки в течение 3-4 недель.

На эмбриональной стадии развития плеяду зефиром с дуба монгольского можно разделить на группы видов по расположению кладок на деревьях и, в ряде случаев, по способам их маскировки. На концевые веточки около почек и почки откладывают яйца зефиры 5 видов: *F. taxila*, *F. saphirinus*, *N. brilliantinus*, *W. signata*, *J. lutea*. На нетолстых ветвях (до 4 см в диаметре) мы находили кладки 6 видов: *F. jezoensis*, *F. aquamarinus*, *F. korshunovi*, *J. saepestriata*, *A. butleri* и *A. attilia*. Кладки *A. butleri* на тонких ветвях можно рассматривать как исключение. На ветви свыше 4 см в диаметре и ствол откладывают яйца 3 вида зефиром: *F. cognatus*, *A. butleri*, *S. jonasi*. Покровительственную окраску имеют яйца только у *S. jonasi*. Самки зефиром *J. lutea* и *J. saepestriata* яйца маскируют: *J. lutea* – волосками с черешков листьев, *J. saepestriata* – частичками коры. *A. butleri* прячет яйца в глубокие складки коры. Наблюдается смещение части кладок на веточки-отпрыски у *N. brilliantinus* и на небольшие ветви в нижней части стволов деревьев у *F. aquamarinus*. Только на поросли дуба высотой 30-50 см откладывает яйца *F. orientalis*. Яйца 10 видов дубовых зефиром белого цвета. И если на коре ветвей и стволов они неплохо маскируются, то на концевых веточках около почек и на почках хорошо заметны. Вероятно, яйца этих видов, рассеянные на многочисленных концевых веточках крон дуба, обеспечивают жизнестойкость популяций и без маскировки. Съедая большое количество яиц, в том числе и пораженных яйцеедами, птицы могут влиять на численность этих паразитов зефиром [Омелько, Омелько, 2010].

Дуб зубчатый населен меньшим числом видов, чем дуб монгольский, а размещение на нем кладок имеет ту же картину, что и на дубе монгольском.

Там, где нет конкуренции видов, нет и большой приуроченности кладок к отдельным частям деревьев. Например, яйца *A. enthea* на орехе маньчжурском рассеяны на толстых и тонких ветвях на взрослых деревьях и молодых деревцах. Та же картина и у *N. japonica* на ольхах волосистой и японской, но на стволиках молодых деревьев количество яиц в кладках часто большое. Зефиры *U. michaelis* и *C. raphaelis*, развивающиеся на ясене горном, откладывают яйца на деревья разных возрастных групп: на взрослые деревья – *U. michaelis*, поросль – *C. raphaelis*.

На личиночной стадии развития в разобщиении многовидовых группировок зефиром большое значение имеет окраска гусениц. На дубе монгольском

у гусениц выработались разнообразные комбинации покровительственной окраски под чешуйки почек, листья, молодые побеги, кору ветвей и стволов. Окраска гусениц меняется, когда набухают почки и распускаются листья. Гусеницы первого возраста вначале темно-бурые и покрыты длинными, жесткими и загнутыми назад волосками, способствующими их проникновению в набухшие почки, прикрытые довольно плотно прилегающими покровными чешуйками. С распусканием листьев окраска гусениц изменяется на сизовато-зеленую, скрадывающую их на молодых листьях, густо опушенных светлыми волосками. После первой линьки гусеницы окрашены в зеленоватый, коричневатый и сероватый цвета. Они незаметны на еще небольших молодых листьях и среди многочисленных покровных чешуек почек. Окраска и форма гусениц резко меняется после второй линьки, совпадающей с полным распусканием листьев на дубе. Немаловажную роль в маскировке гусениц играют многочисленные покровные чешуйки почек, отличающиеся формой, цветом и долго не опадающие. Покровные чешуйки копируют гусеницы *F. taxila*, *F. saphirinus*, *N. brilliantinus* и *W. signata*. В окраске гусениц *W. signata* сочетаются зеленый, бурый и черноватый цвета, копирующие молодой побег с покровными чешуйками почек. Гусеницы *A. attilia*, *A. butleri*, *J. lutea*, *J. saepestriata* зеленого цвета и маскируются на листьях дуба. Они отличаются веретеновидной или треугольной формой тела, деталями рисунка (окраска дорсальной полосы, копирование жилкования), могут питаться на верхней либо нижней стороне листьев. Пестрая окраска коры и ее неровности позволяют надежно прятаться на ветвях и стволах дуба гусеницам *F. jezoensis*, *F. aquamarinus*, *F. korshunovi*, *F. cognatus*, *F. orientalis* и *S. jonasi*. Окрашены гусеницы чаще в черноватые и серые цвета и отличаются лишь деталями рисунка, темным или светлым основным фоном. Серо-сизые гусеницы *F. orientalis* копируют кору ветвей и стволиков невысокой поросли дуба под пологом леса. Буровато-коричневые гусеницы *S. jonasi* копируют кору одревесневающих веточек дуба.

Другие древесные породы населены 1–2 видами зефиром, и только с дубом зубчатым связано большее число видов. Но и при населении 2 видами гусеницы могут развиваться на деревьях разных возрастных групп, отличаются окраской и поведением (*U. michaelis* и *C. raphaelis* на ясене горном, *T. betulae* и *N. smaragdinus* на черемухе азиатской).

ЛИТЕРАТУРА

Дубатов В.В., Стрельцов А.Н., Сергеев М.Г., 2005. Сем. Lycaenidae – Голубянки // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Ручейники и чешуекрылые, т. 5, часть 5. Владивосток: Дальнаука. С. 341-393. [Dubatolov, V.V., Streltsov, A.N., Sergeev, M.G. 2005. Family Lycaenidae – grossamer-winged

butterflies. *Key to the insects of Russian Far East*. Vol. V. Trichoptera and Lepidoptera. Part 5. Vladivostok: Dalnauka. pp. 341-393. (In Russian)].

Омелько М.М., Омелько Н.В., 2010. Межвидовые взаимоотношения голубянок трибы Theclini (Lepidoptera, Lycaenidae) на эмбриональной стадии развития в южном Приморье // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока 4-7 октября 2010 г., Новосибирск. С. 154-155. [Omelko, M.M., Omelko, N.V. 2010. Interspecific relationships in Lycaenidae of the tribe Theclini (Lepidoptera, Lycaenidae) in embryonic stage in South Primorye. *Entomological Researches in Northern Asia. Proceedings of the 8th trans-regional session of the entomologists of Siberia and the Far East. 4-7th October, 2010*. Novosibirsk. pp. 154-155. (In Russian)].

Омелько М.М., Омелько Н.В., 2013. Межвидовые взаимоотношения голубянок трибы Theclini (Lepidoptera, Lycaenidae) на имагинальной стадии развития в южном Приморье // Состояние лесов и актуальные проблемы лесопользования: материалы всерос. конф. с междунар. участием / отв. ред. А.П. Ковалев. Хабаровск: Изд-во ФБУ «ДальНИИЛХ». С. 369-372. [Omelko, M.M., Omelko, N.V. 2013. Interspecific relationships of Lycaenidae of the tribe Theclini (Lepidoptera, Lycaenidae) in adult stage in South Primorye. *Current state of forests and issues of forest administration: Proceedings of Russian national conference with foreign participants*. Ed. by A.P. Kovalyov. Khabarovsk: FSFI DalNIILK. pp. 369-372. (In Russian)].

Shirozu T., Yamamoto H., 1956. A generic revision and phylogeny of the tribe Theclini (Lepidoptera, Lycaenidae) // Sieboldia, Acta boil. Vol. 1. P. 329-421, pl. 35-85.

ЦВЕТНАЯ ТАБЛИЦА VII

COLOR PLATE VII



1



2

Favonius jezoensis Mtsm., ♂, внешний вид бабочки сверху (1) и снизу (2), Приморский край, п-ов Де-Фриза, 25.06 1972, Омелько (бабочка выведена из кладки яиц, отложенных самкой в августе 1971 г.)