

УДК 595.781

**ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
АПОЛЛОНОВ ГРУППЫ *BREMERI-PHOEBUS*  
(LEPIDOPTERA, PAPILIONIDAE) НА ЮГЕ  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И В ЗАБАЙКАЛЬЕ**

Ю. Н. Глущенко, А. Б. Мартыненко

Уссурийский государственный педагогический институт, г. Уссурийск

Рассматривается экологическая и географическая изменчивость аполлонов Бремера (*Parnassius bremeri* Felder, 1864) и феба (*P. phoebus* (Fabricius, 1793)) на юге Дальнего Востока России и в Забайкалье. На основе статистической обработки морфологических данных проводится ревизия подвидовой структуры данных видов. Из рассматриваемого района описано 2 новых подвида: *Parnassius bremeri sichotensis*, **subsp. n.** (центральный Сихотэ-Алинь) и *P. phoebus bulawskii*, **subsp. n.** (Становое нагорье). Устанавливается 2 новых синонима: *Parnassius bremeri bremeri* Felder, 1864 [= *Parnassius bremeri conjunctus* Staudinger et Rebel, 1901], **syn. n.**, *Parnassius phoebus amgunensis* Sheljuzhko, 1928 [= *Parnassius phoebus gulschenko* Iwamoto, 1997], **syn. n.** Установлена 1 новая комбинация: *Parnassius phoebus amgunensis* Sheljuzhko, 1928 [= *Parnassius bremeri amgunensis* Sheljuzhko, 1928], **comb. n.**

Аполлоны Бремера (*Parnassius bremeri* Felder, 1864) и феб (*P. phoebus* (Fabricius, 1793)) являются очень близкими видами, сходными как по строению генитального аппарата самцов (Куренцов, 1970), так и по облику гусеницы (Жоршунов, Горбунов, 1995). Значительное сходство морфологии самих бабочек привело к тому, что видовую са-

мостоятельность аполлона Бремера первым признал только К. Фельдер, получивший от самого О. Бремера материал, который был изначально определён как вариация аполлона феба (Bremer, 1861). Часть подвидов, описанных для аполлона Бремера имеет явные признаки смешанного с фебом характера, что позволило некоторым авторам указывать на возможное отнесение их к фебу (Eisner, 1960) или считать гибридными между этими двумя видами (Куренцов, 1970).

Феб является широкораспространённым политипическим видом, ареал которого (в разной степени мозаично) охватывает горы Западной Европы, северную часть Азии от Урала до побережья Тихого океана и значительные территории Северной Америки. В то же время ареал аполлона Бремера лежит в более южных широтах восточной Азии и его значительная часть расположена в пределах России, простираясь от Забайкалья до Южного Приморья. Из этой части ареала было описано 8 подвидов и 32 инфраподвидовые формы (Врук, 1935). Однако взгляды на реальность существования описанных форм были весьма разноречивыми. Так, К. Эйснером не приводился подвид *monguicaicus* Kard. (Eisner, 1960); А.И. Куренцов (1970) не указывал подвид *jaetensis* О. В.-Haas; В.К. Тузов оставил лишь 3 подвида, произвольно сведя в синонимы *graeseri* Honrath и *jaetensis* к номинативному подвиду, *monguicaicus* к *conjunctus* Stgr. et Reb., а *amgunensis* Shel. и *olgensis* Kard. к *orotschonicus* О. В.-Haas (Tuzov, 1993); Ю.П. Коршунов и П.Ю. Горбунов (1995) проигнорировали подвиды *monguicaicus* и *olgensis*, а в коллективной, монографии по бабочкам России и сопредельных территории (Tuzov et al., 1997) не упомянуты подвиды *jaetensis* и *monguicaicus*, в то время как *olgensis* сведен в синонимы к *orotschonicus*.

Характер взаимодействия ареалов аполлонов Бремера и феба в местах их вероятного контакта или пересечения не ясен. А.И. Куренцов (1970) признавал их симпатрию, проводя южную границу ареала феба в прибрежной части Приморья по 45 параллели. Таким образом, на ареале феба оказывались ареалы двух подвидов аполлона Бремера: *amgunensis* и *orotschonicus*. Изучение коллекционных материалов БНИ ДВО РАН, где хранятся сборы А.И. Куренцова и прочие материалы, которыми мог пользоваться этот автор, показало, что за вид феба им принимались отдельные экземпляры аполлона Бремера.

В то же время А.И. Куренцов считал, что подвиды *orotschonicus* и *graeseri* возникли симпатрически путём скрещивания аполлонов Бремера и феба в местах наибольшего контакта их ареалов (Куренцов,

1970: 18 с.). Следует указать, что автор имел весьма искаженное представление о морфологии и распространении подвидов аполлона Бремера и в данном конкретном случае он имел в виду не собственно подвид *graeseri*, а “уклонившуюся форму”, которая по его мнению встречается на р. Амгунь (Куренцов, 1970: 17 с.), то есть подвид *amgunensis*.

Идею симпатрии аполлонов Бремера и феба в районе Нижнего Приамурья и северо-восточного Приморья поддержали Ю.П. Коршунов и П.Ю. Горбунов (1995), отразив её на картосхеме их ареалов, однако впоследствии Ю.П. Коршунов (1996) оставил вопрос о пребывании феба в низовьях Амура открытым, ссылаясь при этом на мнение В.В. Дубатолова. Весьма своеобразно продолжил дискуссию по проблеме нахождения феба на нижнем Амуре И. Ивамото, описавший отсюда подвид *P. phoebus gulschenkoii* (Iwamoto, 1997). Следует заметить, что описание было выполнено по части серии, собранной одним из авторов настоящей статьи (Ю.Г.), который определил указанных бабочек как подвид *amgunensis*, проведя сравнение бабочек другой части этой серии с бабочками, собранными на Амгуни в окрестностях ст. Джамку (Глуценко, 1997). К этому добавим, что описание подвида *gulschenkoii* выполнено небрежно, краткий перевод на английском языке не даёт никакого представления об особенностях морфологии бабочек (кроме того, что подвид очень похож на аполлона Бремера, легко отличаясь от него окраской жилок и усиков), и, к тому же, изобилует массой ошибок. Это ошибки в названии места сбора (Chekety вместо Chokkety), фамилии сборщика (Gulschenko вместо Glushchenko) и датировки сборов (20 июля вместо 29–30 июня). Кроме того, не ясно место хранения типового материала: в статье в качестве депозитария указан Биолого-почвенный институт ДВО РАН, где они нами не обнаружены. Информация об их поступлении отсутствует в Книге регистрации поступления коллекционного материала в коллекционную Лаборатории энтомологии за соответствующие годы.

Наконец, находка феба на о. Сахалин (Клитин, 1989, 1991) и описание нового подвида с этого острова (Asahi et al., 1999) заставляют вернуться к рассмотрению вопроса о видовой принадлежности бабочек комплекса *bremeri-phoebus* на стыке их ареалов.

В задачу наших исследований входило решение следующих вопросов:

1. Изучение географической изменчивости и анализ морфологической обособленности подвидов *Parnassius phoebus* и *P. bremeri* с юга Дальнего Востока и из Забайкалья.

2. Уточнение видовой принадлежности валидных таксонов подвидового ранга группы *bremeri-phoebus* из рассматриваемого региона

3. Определение роли экологического фактора в изменчивости таксонов анализируемой группы

### Материал и методика

Материал собран авторами в 1986–1999 гг. в Забайкалье, на юге Дальнего Востока и в Восточной Якутии. Кроме того, были использованы сборы: В.В. Багликова (г. Магадан), А.Г. Белика (г. Саратов), А.В. Проплеткина (г. Владивосток), Ю.П. Сидельникова (г. Хабаровск), А.Ю. Чичвархица (г. Владивосток), С.В. Чуркина (г. Москва) и др. (табл. 1). По каждой географической точке мы стремились составить выборку из 20–30 самцов (самки из-за сильной затемненности и нечеткости рисунка в проводившемся анализе не использовались). Данный объем выборки был продиктован стремлением приблизиться к нормальному распределению, и, как следствие, получить более точные результаты.

Таблица 1

#### Изученный материал *Parnassius phoebus* и *P. bremeri* (самцы)

№	Место и дата сбора, коллектор	Кол-во экз.
1	Республика Якутия, Оймяконское нагорье, п. Томтор, 22.VI – 1.VII 1990 (Ю.Н. Глущенко)	22
2	Магаданская область, Тауйская губа, г. Магадан, бух. Гертнера и хр. Мадаун, 19.VII 1993, 26– 28.VI 1996 (В.В. Багликов, Ю.Н. Сидельников)	30
3	Амурская область, Становое нагорье, хр. Удокан, 24– 30.VII 1990 (А.А. Булавский); Читинская область, Становое нагорье, хр. Удокаан и Кодар, 16– 30.VII 1991, 8– 12.VII 1997 (Ю. Перунов, С.В. Чуркин)	25
4	Республика Бурятия, Восточный Саян, Тункинский хр., 4– 5.VII 1994 (А.Г. Белик)	16
5	Хабаровский край, Буреинское нагорье, р. Амгунь, ст. Джамку, 17– 20.VI 1993, 17– 18.VI 1995, 27– 29.VI 1995 (Ю.Н. Глущенко, А.Б. Мартыненко).	30
6	Хабаровский край, Буреинское нагорье, р. Силинка, п. Горный, 8– 10.VII 1999 (Ю.Н. Глущенко)	30

№	Место и дата сбора, коллектор	Кол-во экз.
7	Хабаровский край, Буреинское нагорье, р. Горин, п. Галечный, г. Чоккеты, 13.VII 1991, 29–30.VI 1992, 1–2.VII 1993 (Ю.Н. Глуценко)	30
8	Сахалинская область, Восточносахалинские горы, пер. Чамгинский, кл. Хребтовый, 12–18.VII 1998, 18.VII 1999 (Дж. Асахи, А.Ю. Чичвархин)	18
9	Читинская область, Яблоновый хр., ст. Яблоново, 18.VI 1993, 10–12.VI 1994 (А.Ю. Чичвархин, Ю.Н. Глуценко)	30
10	Читинская область, р-н слияния рр. Шилка и Аргунь, р. Амазар, с. Покровка, 15–17.VI 1994, 18–20.VI 1994 (Ю.Н. Глуценко, С.Н. Стрельцов)	30
11	Еврейская автономная область, хр. Малый Хинган, г. Облучье 15–16.VII 1993, 18–19.VI 1994 (Ю.Н. Глуценко, А.Б. Мартыненко)	30
12	Хабаровский край, низовье р. Бикин, г. Бикин, 8.VI 1998 (Ю.Н. Глуценко)	30
13	Приморский край, Ханкайско-Раздольнинская равнина, с. Чернятино, 1.VI 1994, 31.V 1996, 23–26.V 1998, 23.V–3.VI 1998 (Ю.Н. Глуценко, А.Б. Мартыненко)	30
14	Приморский край, Ханкайско-Раздольнинская равнина, с. Дворянка, с. Комиссаровка, 3.VI 1986, 23–24.VI 1991, 22–24.VI 1991, 10.VI 1992 (В.В. Леонович, А.Б. Мартыненко, А.В. Проплеткин)	20
15	Приморский край, южный Сихотэ-Алинь, горы Пржевальского, с. Лукьяновка, 12.VI 1989, 13.VI 1990 (А.А. Булавский, А.Б. Мартыненко, А.В. Проплеткин)	14
16	Приморский край, центральный Сихотэ-Алинь, верх. р. Павловка, п. Шумный, 24.VI 1994, 29.VI 1998, 26–28.VI 1999 (Ю.Н. Глуценко, А.Б. Мартыненко, А.Ю. Чичвархин)	30
17	Приморский край, восточный Сихотэ-Алинь, р. Рудная, с. Садовое, 19–20.VII 1993, 21–23.VI 1994, 1–4.VII 1998 (Ю.Н. Глуценко, А.Б. Мартыненко)	30
18	Приморский край, Черные горы, р. Барабашевка, п. Барабаш, 11.VI 1993, 15.VI 1995 (Ю.Н. Глуценко)	30

Для дискриминантного анализа были использованы следующие 37 признаков: *a*) размах крыльев (мм), *b*) длина переднего крыла (мм), *c*) длина заднего крыла (мм), *d*) интенсивность темных колец на усиках (балл, 0 - 10), *e*) интенсивность темного напыления вдоль жилок на крыльях (балл, 0-10), *f*) ширина маргинальной полосы (далее М) в ячейке  $R_3-R_4$  переднего крыла (далее п. кр.) (мм), *g*) длина светлого штриха в области М в ячейке  $R_3-R_4$  п. кр. (мм), *h*) ширина М в ячейке  $M_1-M_2$  переднего крыла (мм), *i*) длина светлого штриха в области М в ячейке  $M_1-M_2$  п. кр. (мм), *j*) ширина М в ячейке  $Cu_1-Cu_2$  переднего крыла (мм), *k*) длина светлого штриха в области М в ячейке  $Cu_1-Cu_2$  п. кр. (мм), *l*) ширина субмаргинальной полосы (далее СМ) в ячейке  $R_3-R_4$  п. кр. (мм), *m*) ширина СМ в ячейке  $M_1-M_2$  п. кр. (мм), *n*) ширина СМ в ячейке  $Cu_1-Cu_2$  п. кр. (мм), *o*) ширина черного пятна постдискальной полосы (далее ПД) в ячейке  $R_3-R_4$  п. кр. (мм), *p*) ширина красной центровки (далее к. ц.) черного пятна ПД в ячейке  $R_3-R_4$  п. кр. (мм), *q*) ширина черного пятна ПД в ячейке  $R_5-M_1$  п. кр. (мм), *r*) ширина к. ц. черного пятна ПД в ячейке  $R_5-M_1$  п. кр. (мм), *s*) ширина черного пятна ПД в ячейке  $M_1-M_2$  п. кр. (мм), *t*) ширина к. ц. черного пятна ПД в ячейке  $M_1-M_2$  п. кр. (мм), *u*) ширина черного пятна ПД в ячейке  $M_2-M_3$  п. кр. (мм), *v*) ширина черного пятна ПД в ячейке  $Cu_2-2A$  п. кр. (мм), *w*) ширина к. ц. черного пятна ПД в ячейке  $Cu_2-2A$  п. кр. (мм), *x*) ширина внешнего дискального пятна (далее Д) на п. кр. (мм), *y*) высота внешнего Д на п. кр. (мм), *z*) ширина внутреннего Д на п. кр. (мм), *aa*) высота внутреннего Д на п. кр. (мм), *ab*) ширина СМ в ячейке  $R_3-R_4$  заднего крыла (далее з. кр.) (мм), *ac*) ширина СМ в ячейке  $M_1-M_2$  з. кр. (мм), *ad*) ширина СМ в ячейке  $Cu_1-Cu_2$  з. кр. (мм), *ae*) ширина черного пятна ПД в ячейке  $Sc+R-Rs$  з. кр. (мм), *af*) ширина к. ц. черного пятна ПД в ячейке  $Sc+R-Rs$  з. кр. (мм), *ag*) ширина белой центровки (далее б. ц.) черного пятна ПД в ячейке  $Sc+R-Rs$  з. кр. (мм), *ah*) ширина черного пятна ПД в ячейке  $M_1-M_2$  з. кр. (мм), *ai*) ширина к. ц. черного пятна ПД в ячейке  $M_1-M_2$  з. кр. (мм) и *aj*) ширина б. ц. черного пятна ПД в ячейке  $M_1-M_2$  з. кр. (мм).

Для того чтобы исключить функциональную зависимость от размера особи, все меристические признаки (*f* - *aj*) в дискриминантном анализе использовались не в абсолютных значениях (табл. 2), а "взвешивались" относительно длины переднего или заднего крыла, соответственно. Таким образом, мы располагали 3 абсолютными признаками (*a*, *b*, *c*), 32 относительными (*f* - *aj*) и 2 балльными (*d*, *e*) признаками.

Средние значения признаков *Parnassius phoebus* и *P. bremeri*

Признаки	Выборки																	
	<i>Parnassius phoebus</i>									<i>Parnassius bremeri</i>								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>a</i>	58,3	53,1	50,1	55,4	59,4	59,2	61,2	58,0	63,4	63,0	64,5	66,9	68,4	69,1	66,0	63,3	60,3	63,1
<i>b</i>	33,4	30,7	29,2	31,6	34,9	34,3	35,7	33,7	35,9	36,8	37,6	37,5	40,0	39,7	37,9	36,5	33,3	34,9
<i>c</i>	27,0	24,9	23,7	25,4	28,5	27,9	28,8	27,3	29,1	29,5	30,5	29,7	32,1	32,0	31,1	29,4	29,3	28,3
<i>d</i>	1	1	1	1	4	4	4	2	10	9	10	10	10	10	10	9	8	10
<i>e</i>	1	1	1	2	3	3	2	2	10	10	10	10	10	10	9	8	7	10
<i>f</i>	3,6	3,2	2,8	3,4	3,7	4,0	3,7	3,8	3,1	3,2	4,3	3,7	4,0	4,0	3,5	3,6	3,9	3,8
<i>g</i>	0,1	—	—	—	0,3	0,6	0,3	2,0	0,4	0,2	0,6	0,6	1,9	1,1	0,5	1,8	1,0	0,2
<i>h</i>	2,4	2,2	2,1	2,6	2,7	2,9	2,8	2,6	2,3	2,4	3,6	2,7	2,6	2,9	2,6	2,5	2,8	2,8
<i>i</i>	—	0,1	—	—	0,4	0,6	0,3	1,3	0,3	0,2	0,4	0,5	1,2	0,7	0,3	1,3	0,7	0,2
<i>j</i>	0,6	0,2	0,7	1,0	1,2	1,1	1,3	—	0,3	0,4	1,4	1,0	0,4	1,1	0,7	0,6	0,8	1,5
<i>k</i>	—	0,1	—	—	0,4	0,6	0,3	—	0,1	0,1	0,2	0,2	0,2	0,4	0,2	0,5	0,3	0,2
<i>l</i>	1,9	2,0	2,0	1,9	1,3	1,5	1,4	1,7	2,3	1,9	2,3	1,5	0,9	1,0	1,8	1,7	2,0	1,8
<i>m</i>	0,6	0,8	1,8	1,1	0,4	0,5	0,7	0,5	1,3	1,3	1,3	0,4	0,3	0,1	0,7	0,7	0,3	1,2
<i>n</i>	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>o</i>	1,7	1,2	1,7	1,5	1,5	1,4	1,9	1,6	1,9	1,5	1,6	0,5	0,8	1,1	0,7	1,6	1,8	1,2
<i>p</i>	0,9	0,3	0,4	0,5	0,4	0,5	1,0	0,5	0,9	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>q</i>	0,3	0,4	0,5	0,6	0,4	0,5	0,6	0,5	1,0	0,5	0,5	0,2	0,5	0,6	0,4	1,2	0,6	0,8

Признаки	Выборки																	
	<i>Parnassius phoebus</i>									<i>Parnassius bremeri</i>								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>r</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>s</i>	1,5	1,0	1,5	1,5	1,4	1,3	1,8	1,7	2,1	1,6	1,7	0,4	1,0	1,2	0,7	1,8	1,6	
<i>u</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,1	0,7	0,2	0,2	—	0,1	—	—	0,2	0,5	
<i>v</i>	0,5	0,2	0,2	0,3	0,7	1,0	1,4	1,4	2,1	1,3	1,5	0,4	1,1	0,8	0,6	2,0	2,1	
<i>w</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1	0,1	—	—	—	—	0,1	—	—	
<i>x</i>	1,7	2,0	2,2	2,3	1,8	2,2	1,4	2,2	2,3	2,0	2,0	2,1	2,2	2,2	2,6	2,2	1,9	
<i>y</i>	3,4	3,8	3,1	3,8	3,0	3,1	2,9	4,1	2,8	2,7	3,1	3,5	3,4	3,3	3,3	3,1	3,2	
<i>z</i>	1,8	2,4	2,3	2,4	1,8	2,2	1,3	2,6	2,3	1,6	2,2	2,2	2,2	2,4	2,7	2,2	2,1	
<i>aa</i>	3,0	3,0	3,0	3,4	2,8	3,1	2,4	3,6	2,9	2,2	3,1	3,4	3,2	3,5	3,5	3,1	3,2	
<i>ab</i>	—	—	0,1	0,1	—	—	—	—	0,5	0,2	—	—	—	—	—	—	0,3	
<i>ac</i>	—	—	0,2	0,1	—	—	—	—	0,9	0,3	—	—	—	—	—	—	0,3	
<i>ad</i>	—	—	0,1	0,1	—	—	—	—	1,1	0,3	—	—	0,1	—	—	0,1	0,3	
<i>ae</i>	2,8	2,2	2,2	2,3	2,8	2,6	3,1	3,3	3,9	3,7	3,8	3,3	3,8	3,5	2,7	3,1	3,6	
<i>af</i>	2,2	1,4	1,3	1,4	2,2	1,9	2,4	2,7	3,3	2,9	2,7	2,2	2,2	2,0	1,4	2,4	2,2	
<i>ag</i>	0,7	0,1	0,1	—	0,2	0,2	0,2	0,2	—	—	—	—	—	—	—	0,1	—	
<i>ah</i>	2,9	2,2	1,9	2,0	2,5	2,5	3,0	3,1	3,3	2,6	3,3	2,9	3,4	3,3	2,7	2,9	3,4	
<i>ai</i>	2,2	1,2	0,5	0,9	1,8	1,7	2,3	2,6	2,6	1,6	1,8	1,4	1,3	0,9	0,7	1,8	1,6	
<i>aj</i>	0,8	0,1	—	—	0,1	0,1	0,2	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>t</i>	0,5	—	—	—	0,3	0,2	0,7	0,4	0,9	0,3	—	—	—	—	0,1	—	0,1	

В результате была получена матрица  $m \times p$ , где  $m$  число реализаций (особей) и  $p$  число признаков. В дальнейшем  $m \times p$  матрица и ее отдельные части ( $m_1 \times p$  и  $m_2 \times p$ ) подвергалась стандартному дискриминантному анализу (Афифи и Эйзен, 1982) с помощью пакета программ Statistica for Windows 5.0.

### Дискриминантный анализ

#### ***Parnassius bremeri* Felder, 1864 и *P. phoebus* Fabricius, 1793**

Поскольку вопрос о границе *Parnassius bremeri* и *P. phoebus* нельзя признать решенным (см. выше), изначально дискриминантному анализу были подвергнуты выборки особей обоих видов (выборки 1–18, то есть  $m \times p$  матрица). На основе чего была построена дискриминантная модель, которая наглядно иллюстрируется расположением исследуемых выборок в плоскости двух первых канонических переменных, представляющих собой наиболее успешные дискриминантные функции, охватывающие вместе большую часть межгрупповой дисперсии (81%).

В данной модели по первой канонической переменной, описывающей 74% межгрупповой дисперсии, происходит разделение анализируемых выборок на два неперекрывающихся кластера: *A* и *B* (рис. 1). Как следует из матрицы факторных весов, наибольший вклад в межгрупповую дисперсию вносят признаки *a, b, c, d, e, g, o, p, u, v, y, aa, ad, ae, ag* и *aj*.

Кластер *A* объединяет выборки *P. phoebus*. Основными отличительными признаками аполлона феба являются небольшие размеры (размах крыльев в среднем 56,9 мм, а у большинства подвидов не более 55,0 мм), пестрые усики (за счет чередования темных и светлых колец), отсутствие темного напыления вдоль жилок на крыльях, редукция субмаргинальной перевязи в кубитальном секторе переднего крыла, наличие в постдискальных пятнах радиального сектора переднего крыла красной центровки и частое присутствие белой центровки в постдискальных пятнах заднего крыла.

Кластер *B* образован выборками *P. bremeri*. Основными признаками бабочек этого вида являются относительно крупные размеры (размах крыльев в среднем 65,0 мм), равномерно черные усики (за редким исключением), наличие темного напыления вдоль жилок на крыльях, присутствие, как минимум, следов субмаргинальной перевязи в кубитальном секторе переднего крыла, отсутствие в постдискальных пятнах радиального сектора переднего (если таковые вообще выраже-

пы) крыла красной центровки и отсутствие белой центровки в постдискальных пятнах заднего крыла.

Степень различия сравниваемых видов оценивалась при помощи расстояния Махаланобиса (SMD), отражающего удаленность друг от друга центроидов этих видов в многомерном пространстве канонических переменных (табл. 3). Очевидно, что уровень различий между *P. phoebus* и *P. bremeri* очень высок  $SMD=43,3 \ 291,0 \ (172,9)$ . О высоком уровне различий говорит и анализ классификационной матрицы. Из нее следует, что только 3 особи аполлона феба (выборки 5 - 7)

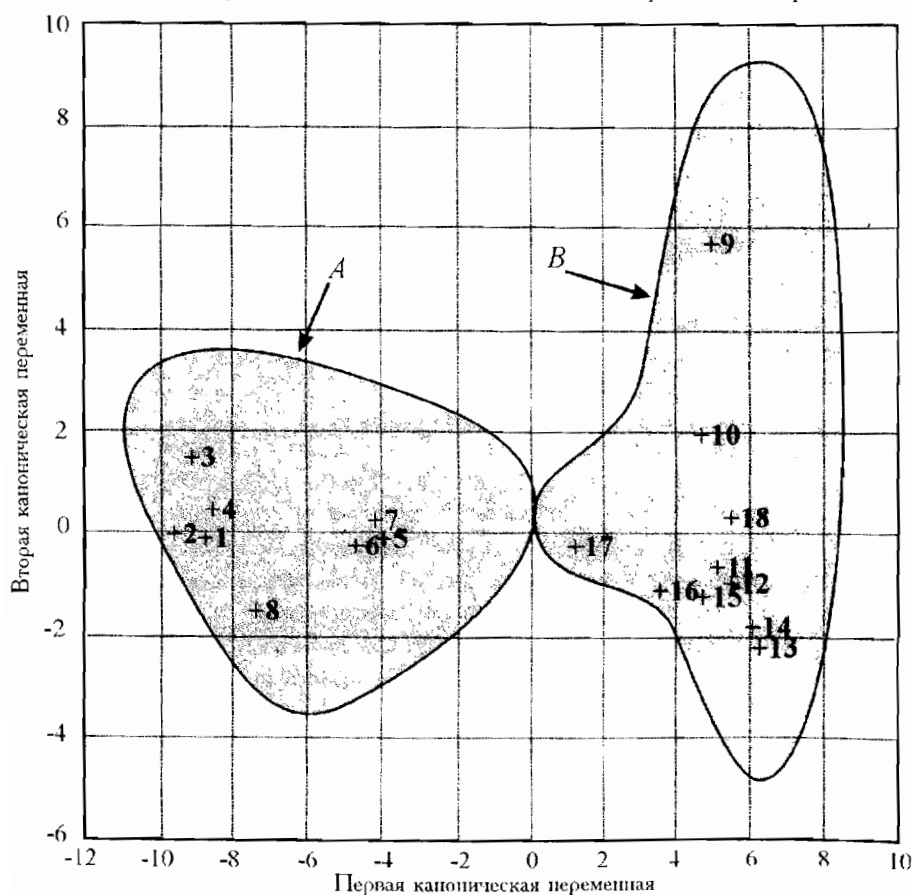


Рис. 1. Распределение выборок *Parnassius bremeri* и *P. phoebus* в плоскости первых двух канонических переменных

+ - центроиды выборок, нумерация центроидов соответствует нумерации выборок в табл. 1 A - *Parnassius phoebus*, B - *P. bremeri*

Матрицы расстояний Махаланобиса для выборок *Parnassius phoebus* и *P. bremeri*

№	<i>Parnassius phoebus</i>								<i>Parnassius bremeri</i>									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	0	27,0	52,6	29,4	40,2	42,2	41,6	41,5	247,0	210,3	221,9	218,1	255,4	241,5	207,1	187,1	131,6	241,3
2	19,3	0	28,9	9,7	51,1	47,6	59,4	31,9	256,0	232,8	231,9	228,1	268,1	253,2	210,8	191,7	136,3	249,4
3	70,9	54,2	0	18,9	66,2	62,5	76,9	63,1	255,1	232,0	243,9	255,0	291,0	269,1	219,3	200,6	140,1	266,1
4	24,6	12,3	36,9	0	42,0	38,0	52,6	34,4	228,2	199,2	205,7	203,7	242,7	223,7	185,5	167,8	114,6	221,3
5	29,8	45,5	93,5	40,0	0	4,4	7,4	47,5	131,2	95,0	103,5	102,8	129,3	115,8	93,7	77,0	43,5	127,7
6	29,3	38,8	85,6	34,7	5,2	0	13,3	42,5	131,2	101,9	103,8	103,5	128,9	115,6	90,6	74,1	43,3	124,1
7	32,9	55,4	109,8	54,3	7,0	13,7	0	53,1	143,4	104,7	116,5	118,4	140,4	132,0	111,1	90,7	61,1	140,3
8	46,3	45,8	120,7	57,4	47,5	39,9	51,1	0	225,4	195,8	188,4	190,5	208,3	207,5	181,0	139,8	104,6	217,1
9									0	32,8	55,0	62,9	72,7	68,6	55,6	58,6	66,9	49,4
10									29,4	0	20,2	26,1	34,5	34,9	28,6	28,9	39,6	31,8
11									52,4	21,3	0	15,4	19,8	17,4	15,6	21,9	33,3	19,0
12									58,7	28,5	15,7	0	13,9	10,1	11,5	25,2	40,3	21,1
13									66,4	34,7	17,2	13,9	0	6,5	17,4	25,1	54,7	27,6
14									60,3	34,5	15,4	10,1	6,6	0	8,9	24,7	44,9	25,9
15									48,3	27,7	15,3	12,4	16,2	8,5	0	20,3	28,5	26,1
16									62,3	35,6	31,0	31,1	33,6	30,2	22,8	0	18,7	36,6
17									82,6	57,2	59,5	62,8	78,2	64,5	45,0	22,2	0	61,7
18									53,6	36,0	17,7	17,2	23,7	22,9	25,0	45,0	88,3	0

Примечание. Верхний треугольник – значения расстояний между выборками при межвидовом сравнении, нижние малые треугольники – при внутривидовом сравнении выборок для каждого вида соответственно.

соответствуют генерализованному облику аполлона Бремера, в то время как ни одна особь последнего вида не приближалась по морфологии к фебу. Отсутствует даже частичное перекрывание выборок (имеющимся можно пренебречь, так как оно составляет только 0,6% от общего числа особей), характерное для полувидов, например, *Driopa (eversmanni) eversmanni* Men. и *D. (eversmanni) felderi* Brem. (Глущенко, Мартыненко, 1998). Степень удаленности *P. phoebus* и *P. bremeri* в дискриминантной модели более всего соответствует ситуации с такими хорошими видами, как *P. nomion* F.-W. и *P. bremeri* или *Sachaia tenedius* Ev. и *S. arctica* Eisn. (Глущенко, Мартыненко, 1997, 2000).

### ***Parnassius phoebus* Fabricius, 1793**

В дискриминантной модели, построенной только для *P. phoebus* (выборки 1--8,  $m_1 \times p$  матрица) анализируемые выборки группируются в 6 частично перекрывающихся кластеров:  $A_1$ – $A_6$  (рис. 2). Наибольший вклад в описание межгрупповой дисперсии в данном случае вносят две первые канонические переменные (51% и 23%, соответственно). Как следует из матрицы факторных весов, с первой канонической переменной наиболее тесно связаны признаки  $a, b, c, d, e, l, m, n, v, x, y, z, aa$  и  $ai$ , а со второй —  $d, e, g, i, j, n, y, z, aa, af, ah$  и  $ai$ . Таким образом, первая каноническая переменная положительно связана с изменчивостью размеров бабочек, потемнением усиков и выраженностью темного папыления вдоль жилок, и отрицательно с выраженностью крылового рисунка, в первую очередь дискальных пятен на переднем крыле. Вторая каноническая переменная описывает изменчивость выборок по смещению маргинальной перевязи вдоль жилок к основанию крыла, размеру постдискальных глазков на задних крыльях и выраженности у них красной и белой центровки (положительный вклад) и выраженности субмаргинальной и маргинальной перевязей в кубитальном секторе переднего крыла (отрицательный вклад).

Кластер  $A_1$  объединяет особей выборки *P. phoebus bulawskii* **subsp. n.** (описание см. ниже) со Стапового нагорья (хребты Кодар и Удокан). Данный подвид отличается очень мелкими размерами (в размахе крыльев 50,1 мм), хорошо выраженными дискальными пятнами, а также маргинальной и субмаргинальной перевязями на переднем крыле, крайней редукцией постдискальных пятен на заднем крыле, лишенных не только белой, а нередко и красной центровки.

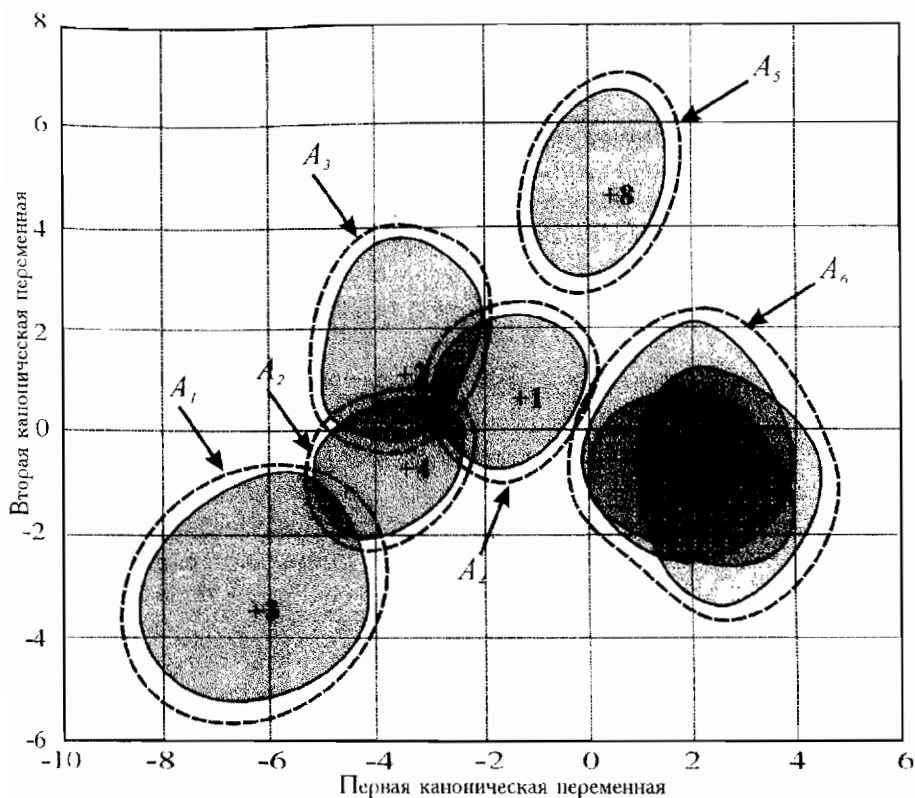


Рис. 2. Распределение выборок *Parnassius phoebus* в плоскости первых двух канонических переменных

+ - центры выборок, нумерация центров соответствует нумерации выборок в табл. 1.  $A_1$  - *P. p. bulawskii*,  $A_2$  - *P. p. sedakovi*,  $A_3$  - *P. p. ochotskensis*,  $A_4$  - *P. p. interpositus*,  $A_5$  - *P. p. nikolaii*,  $A_6$  - *P. p. amgunensis*.

Кластер  $A_2$  объединяет особей выборки *P. phoebus sedakovi* Mén из Восточного Саяна (Тункинские Гольцы). Несколько напоминая предыдущую выборку, выделяется большими размерами (размах крыльев в среднем 55,4 мм) и более крупными постдискальными пятнами на задних крыльях с хорошо выраженной красной центровкой, составляющей в ширину 1,0–1,5 мм.

Кластер  $A_3$  объединяет особей выборки *P. phoebus ochotskensis* Bryk et Eisner из окрестностей Магадана. От обоих предыдущих выборок отличается частичной редукцией субмаргинальной перевязи в медиальном секторе и его полной редукцией в кубитальном секторе переднего

крыла, полным отсутствием субмаргинальных пятен на заднем крыле и присутствием хотя бы малозаметных белых ядрышек в постдискальных пятнах на задних крыльях.

Кластер *A<sub>4</sub>* объединяет особей выборки *P. phoebus interpositus* Herz с Оймяконского нагорья. От всех рассмотренных выборок отличается крупными размерами (размах крыльев в среднем 58,3 мм), присутствием хорошо выраженной красной центровки в постдискальных пятнах радиального и медиального секторов на переднем крыле, гипертрофией красной и белой центровки в постдискальных пятнах на заднем крыле (2,2 и 0,8 мм, соответственно).

Кластер *A<sub>5</sub>* объединяет особей выборки *P. phoebus nikolaii* Asahi, Kohaga, Kanda et Kawata с центрального Сахалина. Данный крупный подвид (размах крыльев 58,0 мм) от всех рассмотренных ранее отличается узкой маргинальной перевязью, оттесненной вдоль жилок внутрь крыла светлыми прикраевыми пятнами, отсутствием как маргинальной, так и субмаргинальной полос в кубитальном секторе, крупными дискальными пятнами переднего крыла и крупными постдискальными пятнами на заднем крыле (3,1–3,3 мм в ширину), содержащими не только красную, но и незначительную белую центровку (около 0,2 мм).

Кластер *A<sub>6</sub>* объединяет особей выборки *P. phoebus amgunensis* Shel. с восточной части Буренского нагорья. Это наиболее крупный подвид (размах крыльев 60,0 мм) от всех прочих, помимо размеров, резко дифференцируется относительно темными усиками, иногда лишенными характерной для вида пестроты, наличием хотя бы незначительного затемнения вдоль жилок на крыльях, оттеснением маргинальной перевязи вдоль жилок внутрь крыла светлыми прикраевыми пятнами (подобно *P. p. nikolaii*), крупными постдискальными пятнами на задних крыльях, содержащими красную центровку с мелкой белой точкой внутри.

Уровень различий сравниваемых подвидов *P. phoebus* между кластерами неоднороден  $SMD=12,3-120,7$  (50,8) (табл. 3). В основном приблизительно соответствует подвидовому, установленному нами для подвидов *S. tenedius*, *S. arctica*, *D. eversmanni*, *D. felderi* (Глуценко, Мартыненко, 1998, 2000). Последнее заключение вполне согласуется с числом правильных классификаций (80–90%), т.е. отнесения того или иного экземпляра на основе дискриминантных функций к соответствующему ему кластеру (подвиду).

В дискриминантной модели, построенной только для *P. phoebus* (выборки 9–18,  $m_2 \times p$  матрица) анализируемые выборки группируются в 6 частично перекрывающихся кластеров:  $B_1$ – $B_6$  (рис. 3). Значительный вклад в описание межгрупповой дисперсии вносят две первые канонические переменные, причем вклад первой лишь незначительно выше (40% и 30%, соответственно). Как следует из матрицы факторных весов, с первой канонической переменной наиболее тесно связаны признаки *a*, *d*, *e*, *o*, *ae* и *ah*, а со второй — *l*, *m*, *n*, *p*, *t*, *u*, *ab*, *ac*, *ad*, *af* и *ai*. Таким образом, первая каноническая переменная положительно связана с размерами постдискальных пятен и их красной центровки в радиальном секторе на переднем крыле и отрицательно с размерами бабочек, выраженностью темных колец на усиках и темного напыления вдоль жилок, а также размером постдискальных пятен на заднем Крыле. Вторая каноническая переменная описывает изменчивость выборок отрицательно связанную с выраженностью субмаргинальной перевязи на переднем и заднем крыльях и размером постдискальных пятен и красных центровок на переднем и заднем крыльях

Кластер  $B_1$  объединяет особей 3 выборок *P. bremeri bremeri* Feld. с хребта Малый Хинган, низкогорных отрогов западного Сихотэ-Алиня и Ханкайско-Раздольнинской равнины. Высокий уровень морфологического сходства позволяет нам, сводя в синонимы *P.b. conjunctus* Stgr., отнести все эти особи к номинативному подвиду. Последний характеризуется крупными размерами (в размахе крыльев 64,5–69,1 мм), сильной редукцией маргинальной, субмаргинальной и постдискальной полос на переднем крыле, отсутствием субмаргинальной перевязи на заднем крыле, слабой выраженностью вплоть до отсутствия красной центровки во втором постдискальном пятне на заднем крыле.

Кластер  $B_2$  объединяет особей выборки *P. bremeri sichotensis* **subsp. n.** (описание см. ниже) из центрального Сихотэ-Алиня. По морфологии данный подвид является промежуточным между номинативным и *P. bremeri orotschonicus* (рассматриваемым ниже). Меньше номинативного подвида (размах крыльев в среднем 63,3 мм) с нормально выраженными элементами рисунка на переднем крыле (пятна постдискального ряда в радиальном секторе в отдельных случаях даже могут содержать красную центровку).

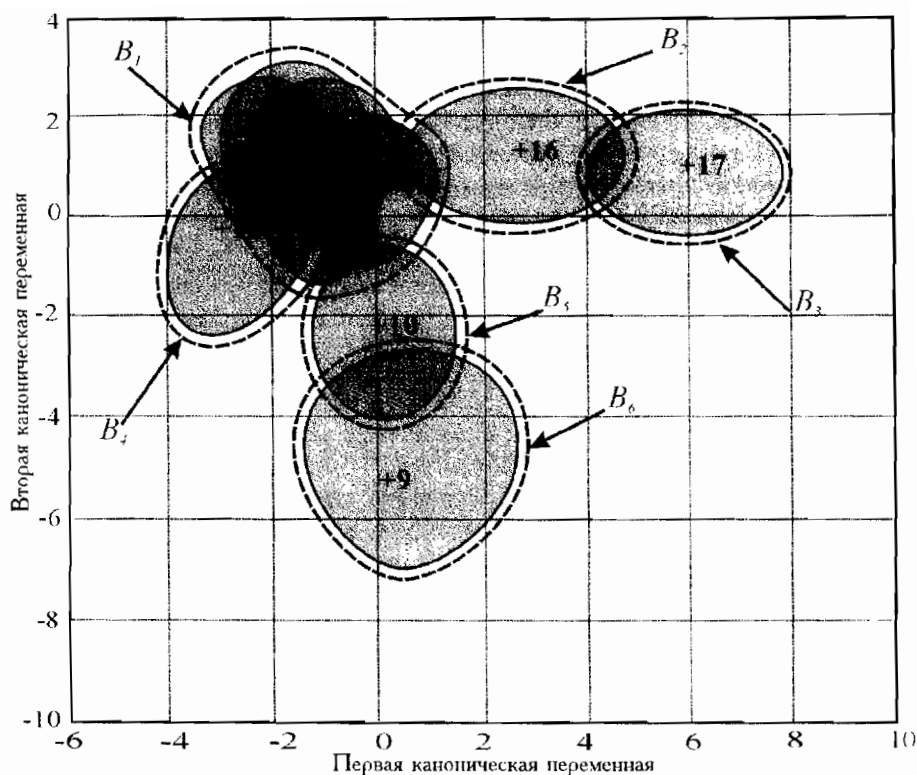


Рис. 3. Распределение выборок *Parnassius bremeri* в плоскости первых двух канонических переменных.

+ — центроиды выборок, нумерация центроидов соответствует нумерации выборок в табл. 1.  $B_1$  — *P. b. bremeri*,  $B_2$  — *P. b. sichotensis*,  
 $B_3$  — *P. b. orotschonicus*,  $B_4$  — *P. b. monguicaicus*,  $B_5$  — *P. b. graeseri*,  
 $B_6$  — *P. b. jaetensis*.

Кластер  $B_3$  объединяет особей выборки *P. bremeri orotschonicus* O. V.-Naas с восточного макросклона Сихотэ-Алиня. От других подвидов отличается меньшими размерами (размах крыльев 60,3 мм) пестрыми усиками, слабо выраженным черным напылением по жилкам, относительно крупной центровкой постдискальных пятен на задних крыльях, иногда с небольшой белой точкой в центре, таким образом этот таксон имеет ряд признаков, переходных к *P. phoebus*.

Кластер  $B_4$  объединяет особей выборки *P. bremeri monguicaicus* Kard. с Черных гор на крайнем юге Приморья. Рассматриваемый относительно некрупный подвид (размах крыльев 63,1 мм) от всех ранее упомянутых подвидов хорошо отличается присутствием пятен в суб-

маргинальной области на заднем крыле на фоне общего затемнения рисунка, несколько напоминая забайкальские подвиды.

Кластер *B*<sub>5</sub> объединяет особей выборки *P. bremeri graeseri* Honrath с Шилкинского и Борщовочного хребтов (юго-восточное Забайкалье). Данный подвид (размах крыльев в среднем 63,0 мм) является промежуточным между поминативным и *P. bremeri jaetensis*. Подобно последнему у него в постдискальных пятнах переднего крыла обычно присутствует красная центровка (в среднем 0,1–0,5 мм в радиальном и медиальном секторах), а в субмаргинальной области заднего крыла у части особей имеются небольшие черные пятна (в среднем 2,9 и 1,6 мм в первом и втором пятнах, соответственно).

Кластер *B*<sub>6</sub> объединяет выборки *P. bremeri jaetensis* О. В.-Наас с юга Яблонового, Малаханского и Сохондинского хребтов. Морфологически наиболее своеобразный подвид (размах крыльев в среднем 63,4 мм) от прочих отличается хорошо выраженным субмаргиналом на заднем крыле, наличием в постдискальных пятнах переднего крыла выраженной красной центровки (в среднем 0,5–0,9 мм в радиальном и медиальном секторах), очень крупной красной центровкой в постдискальных пятнах заднего крыла (в среднем 3,3 и 2,6 мм в первом и втором пятнах, соответственно).

Уровень различий сравниваемых подвидов *P. bremeri* между кластерами неоднороден  $SMD=17,2-88,3$  (43,1) (табл. 3), но в основном примерно соответствует подвидовому. В пользу данного заключения говорит тот факт, что число правильных классификаций (75–90%) достаточно высокое.

Таким образом, на юге Дальнего Востока (включая сопредельную часть Якутии) и в Забайкалье встречаются 6 подвидов *Parnassius phoebus* (Fabricius, 1793) и 6 подвидов *P. bremeri* Felder, 1864 (рис. 4)

*Parnassius phoebus* (Fabricius, 1793)

*Parnassius phoebus bulawskii* subsp. n. (рис. 5, 1, 2).

Распространение. Сев. Станового нагорья (Чит. и Амур. обл.).

*Parnassius phoebus sedakovi* Ménetriès, 1849 (рис. 5, 3, 4)

*Parnassius intermedius fortuna* O. Bang-Naas, 1912

*Parnassius phoebus amalthea* Bryk et Eisner, 1935

Распространение. Восточный Саян (Ирк. обл., Бурятия).

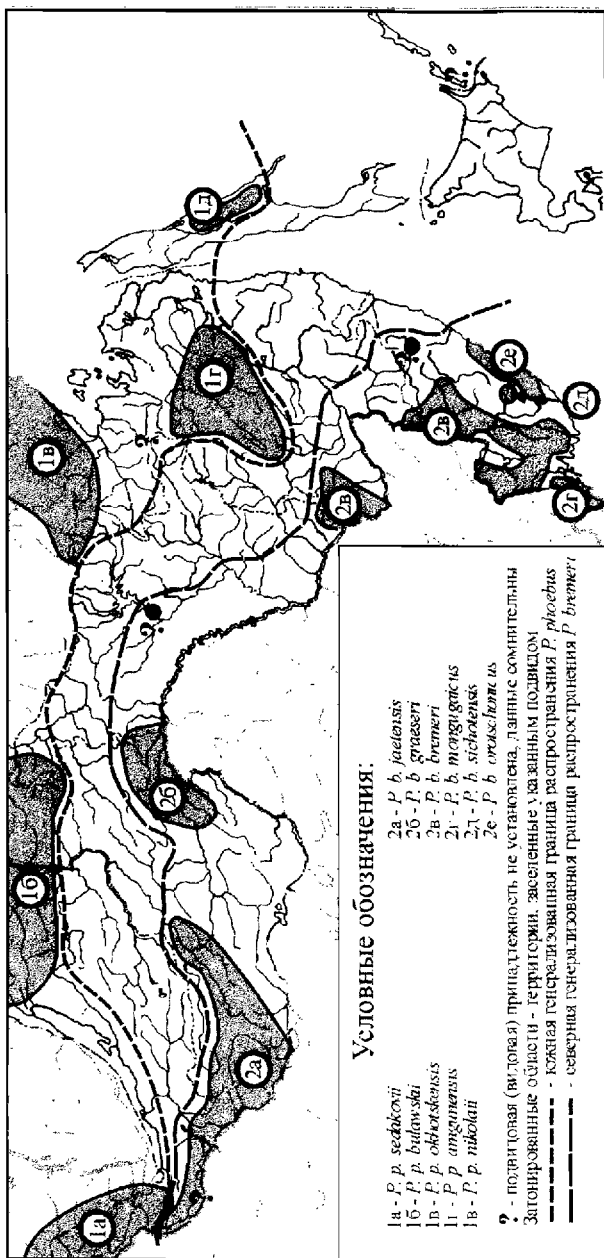


Рис. 4. Распространение *Parnassius phoebus* и *P. bremeri* и их подвидов на юге Дальнего Востока и в Забайкалье.

*Parnassius phoebus ochotskensis* Врук et Eischer, 1931 (рис. 5, 5, 6)  
Распространение. Хр. Джугджур и Становой (Вост. Якутия, Хаб. край, Амур. обл.).

*Parnassius phoebus interpositus* Perz, 1903 (рис. 6, 1, 2)  
Распространение. Оймяконское нагорье и Янское плоскогорье (СВ Якутия)

*Parnassius phoebus nikolaii* Asahi, Kohara, Kanda et Kawata, 1999 (рис. 6, 3, 4)  
Распространение. Восточносahalинские горы (Сахал. обл.).

*Parnassius phoebus amgunensis* Sheljuzhko, 1928, **comb. n.** (рис. 6, 5, 6)

*Parnassius phoebus gulschenkoii* Iwamoto in Kimura, 1997, **syn. n.**

Распространение. Вост. часть Буреинского нагорья (Хаб. край).

*Parnassius bremeri* Felder in Bremer, 1864

*Parnassius bremeri bremeri* Felder in Bremer, 1864 (рис. 7, 1, 2)

*Parnassius bremeri conjuncta* Staudinger et Rebel, 1901, **syn. n.**

Распространение. Малый Хинган (Еврейская АО, Амур. обл.).

*Parnassius bremeri orotschonicus* O. Bang-Naas, 1927 (рис. 7, 3, 4)

*Parnassius bremeri olgensis* Kardakoff, 1928

Распространение. Восточный Сихотэ-Алинь (Прим. край).

*Parnassius bremeri jaetensis* O. Bang-Naas, 1927 (рис. 8, 1, 2)

Распространение. Хр. Малаханский, Сохондинский и юг Яблоньского (южное и юго-западное Забайкалье) (Бурятия, Чит. обл.).

*Parnassius bremeri graeseri* Honrath, 1885 (рис. 8, 3, 4)

Распространение. Хребты Шилкинский, Борцовочный и Янкан (Чит. и Амур. обл.)

*Parnassius bremeri monguzaicus* Kardakoff, 1928 (рис. 8, 5, 6)

Распространение. Черные горы (Прим. край)

*Parnassius bremeri sichotensis* **subsp. n.** (рис. 9)

Распространение. Центральный Сихотэ-Алинь (Прим. край).

### Обсуждение

Нанесение на карту ареалов *Parnassius phoebus* и *P. bremeri* (рис. 4), вопреки сложившемуся мнению (Куренцов, 1949, 1970, 1974, Коршунов, Горбунов, 1995), указывает на аллопатричность этих таксонов. *P. phoebus* связан с таежной зоной, заселяя преимущественно среднегорье и высокогорье средней и северной тайги, а также отдельные вы-

сокогорные массивы южной тайги и практически отсутствует даже в подтайге. *P. bremeri*, в противоположность первому, распространен почти исключительно в зоне смешанных и широколиственных лесов, лишь в Забайкалье переходя в подтайгу и сопредельную с ней часть южной тайги. Кстати, из Забайкалья, точнее с хребта Хамар-Дабан на юго-западе этой территории, есть указания о сборах обоих видов с одной территории (Грум-Гржимайло, 1906; Коршунов, 1970; Алексеева и др., 1990; Кадастровая карта ..., 1990).

Говоря о географической изменчивости аполлонов рассматриваемой группы необходимо еще раз указать на некоторые ключевые моменты. Таксон *amgunensis*, несущий в себе черты переходного характера, по совокупности всех промеренных признаков и на основе проведения дискриминантного анализа является подвидом феба, а не аполлона Бремера, к которому он относился в большинстве отечественных работ (Куренцов, 1970, 1974, Коршунов, 1972; Tuzov, 1993; Коршунов, Горбунов, 1995; Tuzov et al., 1997). С другой стороны часть экземпляров *P. b. orotschonicus* сильно напоминают феба, точнее *P. p. amgunensis*, несмотря на существенную территориальную удаленность от последнего (около 700 км по прямой). Именно схожесть отдельных особей *P. b. orotschonicus* с *P. phoebus* и послужила причиной ошибочного заключения о присутствии последнего на Сихотэ-Алипе. В то же время номинативный подвид аполлона Бремера, территориально близкий к *P. p. amgunensis* (на юге Буренского хребта их ареалы разобщены не более чем на 200–250 км), легко дифференцируется от него по любой особи.

Учитывая достаточно высокий радиус репродуктивной активности чешуекрылых, в том числе и дневных, составляющий около 1 км и более (Яблоков, 1987), данный факт говорит о наличии мощного репродуктивного барьера между популяциями *P. b. bremeri* и *P. p. amgunensis*. Последнее можно объяснить, если допустить, что названные подвиды, в отличие от пары *P. b. orotschonicus* — *P. p. amgunensis*, ранее территориально были значительно разобщены, формировались независимо и лишь недавно вторично сблизились.

Однако, если между *P. b. orotschonicus* и *P. p. amgunensis* имеет место значительный географический и определенный морфологический разрыв, а между *P. b. bremeri* и *P. p. amgunensis* — при незначительном географическом мощный морфологический разрыв, то между *P. b. bremeri* и *P. b. orotschonicus* какой бы то ни было разрыв отсутствует. Переходным звеном между названными подвидами является распространенный между ними в центральном Сихотэ-Алипе *P. b. sichotensis*. На фоне определенной морфологической обособленности последний ха-

рактируется полной гаммой перехода между данными подвидами аполлона Бремера.

Различия между *P. phoebus* и *P. bremeri* обусловлены не только географически (исторически), но и экологически. Первый вид в рассматриваемом регионе является обитателем верхнего пояса гор (выше верхней границы леса) и только в прибрежной зоне (Охотия, нижнее Приамурье и Сахалин) и в межгорных котловинах северо-восточной Якутии спускается в низко- и среднегорье. Последнее может быть обусловлено общим снижением облесенности этих районов в силу низкой гидротермичности. Если на побережье это связано с низкой теплообеспеченностью, то в котловинах – с повышенной аридностью климата (Борисов, 1975; Преображенский, 1957).

Рассматривая зависимость морфологии бабочек данной группы от условий их обитания, бросается в глаза следующая закономерность. Высокогорные подвиды феба (*P.p. bulaweskii* и *P.p. sedakovi*) отличаются мелкими размерами и редукцией большинства элементов рисунка, в первую очередь красной и белой центровок постдискальных пятен и морфологически близки номинативному подвиду феба. Подобной, хотя и менее упрощенной, морфологией характеризуются прибрежные подвиды феба. Наиболее сходными с высокогорными подвидами являются северные прибрежные (в рассматриваемом регионе это *P.p. ochotskensis*)

Южные прибрежные подвиды феба (*P.p. nikolaii* и *P.p. amgunensis*) в отличие от рассмотренных выше, имеют большие размеры, слабый темный налет по жилкам и затемненные усики, что сближает их с аполлоном Бремера. Определенный вклад в морфологию этих подвидов, внесла их гибридизация с *P. bremeri*, очевидно имевшая место в прошлом. На это указывали многие исследователи, в том числе и А.И. Куренцов (1970).

С другой стороны, *P.p. interpositus*, распространенный в засушливых и “летнежарких” ультраконтинентальных котловинах северо-восточной Якутии, по морфологии приближается к уже упоминавшимся южным подвидам, распространенным на Нижнем Амуре и на Сахалине. Данный подвид резко отличается как от территориально близкой расы с высокогорий Сунтар-Хаята, имеющей типично фебообразный морфотип (Глущенко, 1996), так и от “бремерообразных” южных подвидов. Не исключено, что такая морфология *P. p. interpositus* (очень крупные размеры, глазчатые постдискальные пятна с белой центровкой) в дополнение к экологическим особенностям обитания, связана с возможно имевшей место в плейстоцене его гибридизацией с обитавшим там *P. apollo*.

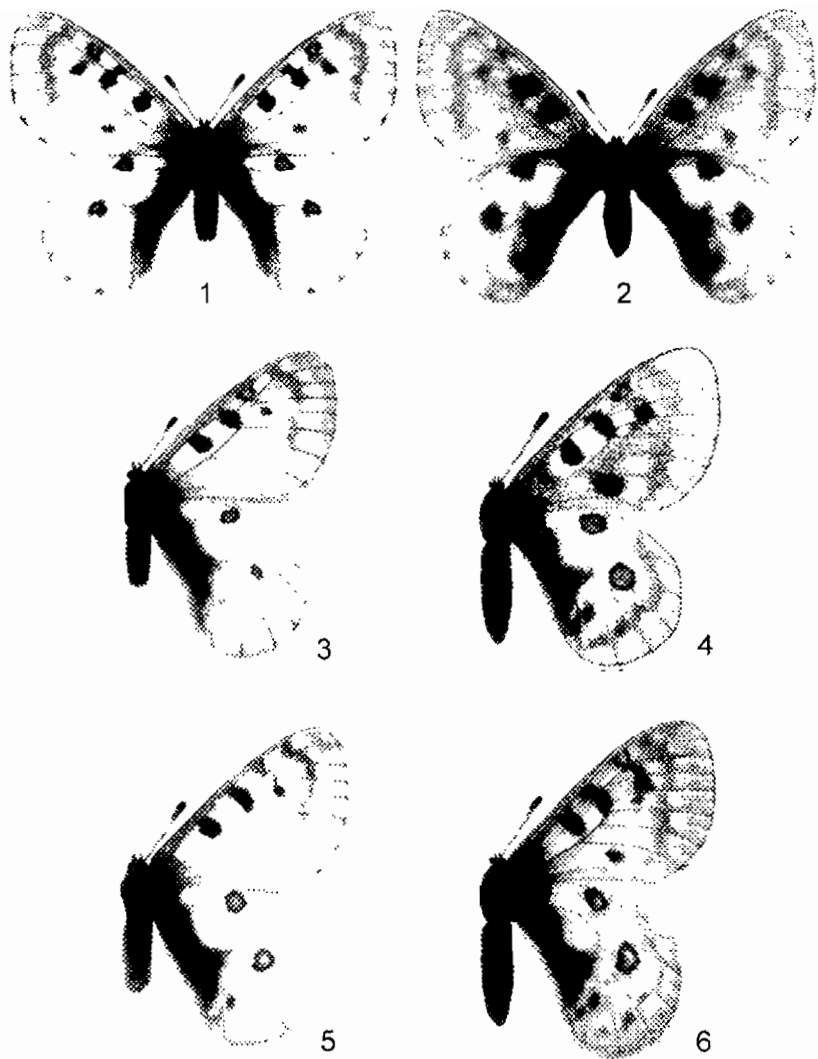


Рис. 5. Высокогорные и северный прибрежный подвиды *Parnassius phoebus*.  
 1, 2 - *P.p. bulaweskii*. **subsp. n.** (1 - голотип, 2 - аллотип).  
 3, 4 - *P.p. sedakovi*, 5, 6 - *P.p. ochotskensis*, (3, 5 - самец, 4, 6 - самка)

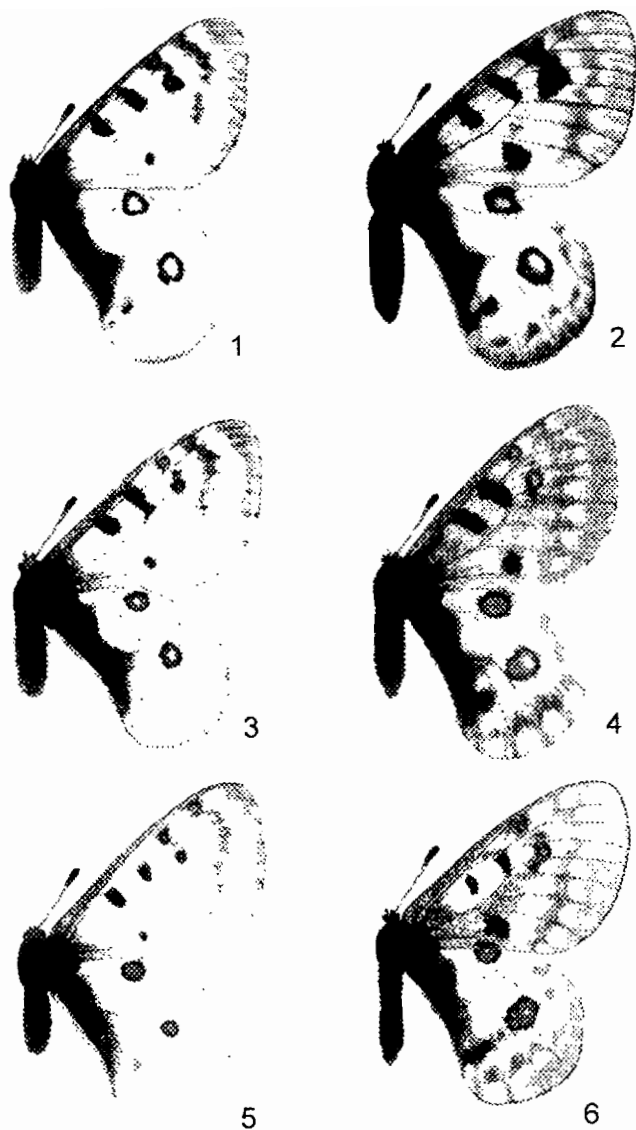


Рис. 6. Горно-котловинный и южные прибрежные подвиды *Parnassius phoebus*.

1, 2 - *P.p. interpositus*, 3, 4 - *P.p. nikolaii*, 5, 6 - *P.p. amgunensis*,

1, 3, 5 - самец, 2, 4, 6 - самка

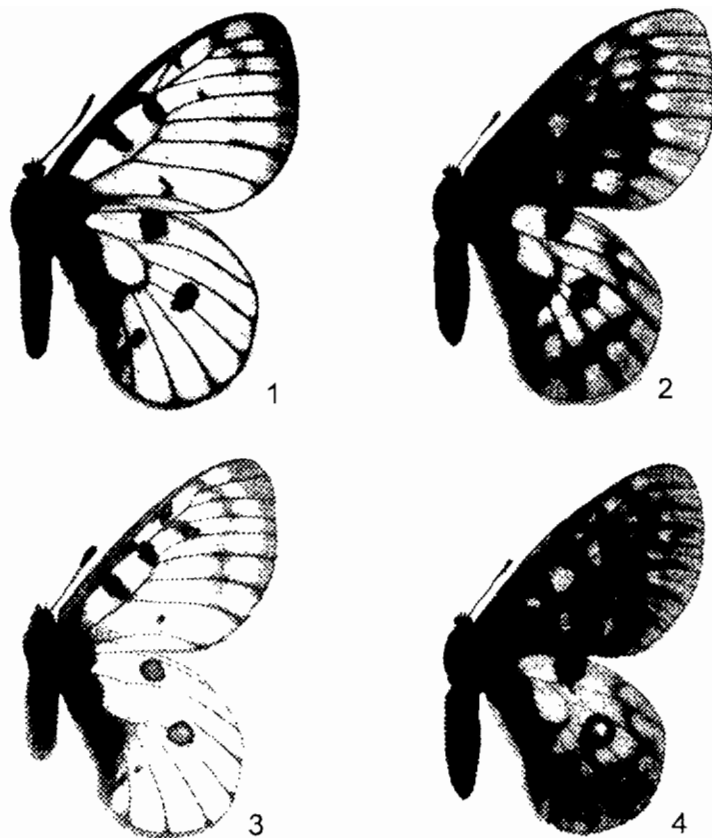


Рис. 7 Номинативный и восточносихотэалинский подвиды *Parnassius bremeri*.  
1, 2 — *P.b. bremeri*, 3, 4 — *P.b. orotschonicus*, 1, 3 — самец, 2, 4 — самка.

В силу отсутствия у аполлона Бремера истинно высокогорных подвидов (на сегодняшний день мы не располагаем данными о наличии постоянных популяций этого вида выше верхней границы леса) проследить зависимость его морфологии от гипсометрического фактора проследить не удастся. Можно только отметить несколько меньший размер по отношению к типовому (преимущественно низкогорному) нижнегорных и среднегорных подвидов.

### Выводы

1. Аполлон Бремера и феб являются самостоятельными аллопатричными видами. Единственным нарушением их аллопатричности возможно является хр. Хамар-Дабан, откуда по литературным данным известны оба вида.

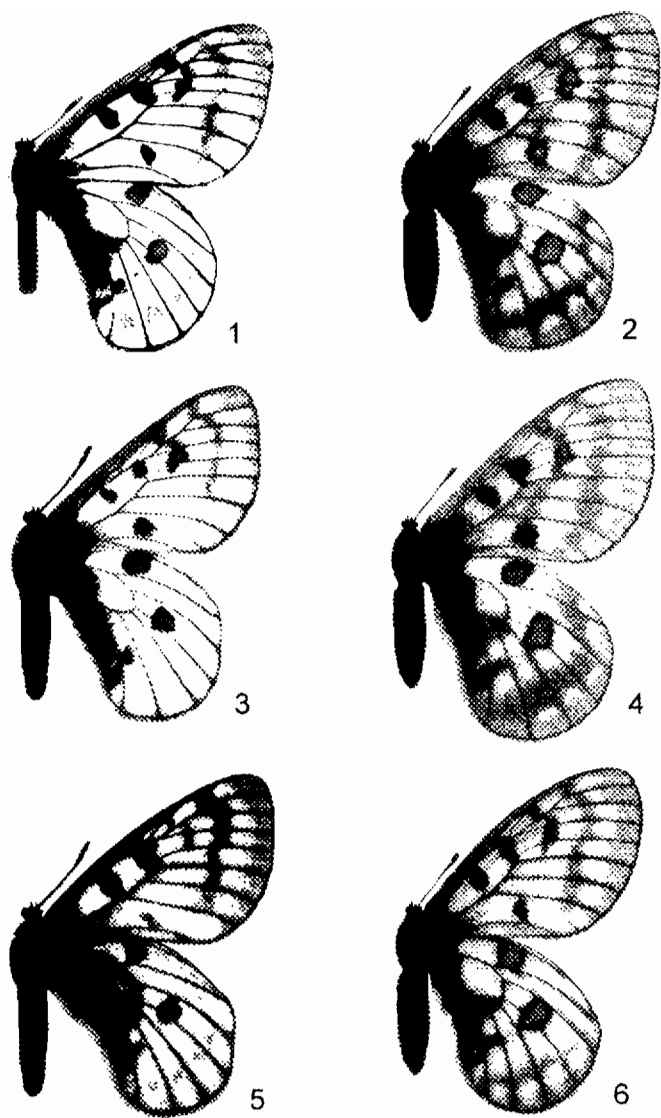


Рис 8. Забайкальские и маньчжурский подвиды *Parnassius bremeri*.  
 1, 2 - *P.b. jaetensis*, 3, 4 - *P.b. graeseri*, 5, 6 - *P.b. monguigicus*.  
 1, 3, 5 - самец, 2, 4, 6 - самка.

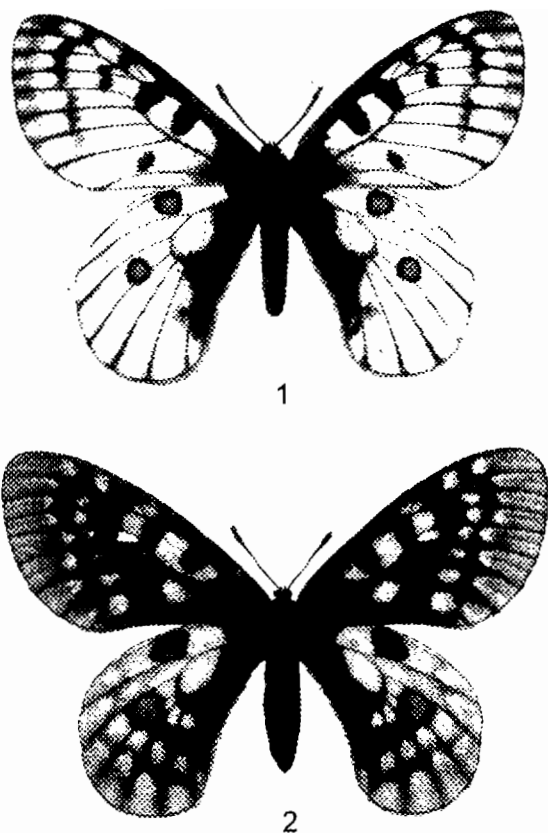


Рис. 9. *Parnassius bremeri sichotensis*, **subsp. n.** (1 – голотип, 2 – аллотип)

2. На юге Дальнего Востока и в Забайкалье феб представлен 5 под-видами, один из которых ранее рассматривался в качестве подвида аполлона Бремера (*P. p. amgunensis* Sheljuzhko, 1928), а другой описы-вается как новый (*P. p. bulawskii subsp. n.*). Только высокогорные и северно-прибрежные подвиды феба на Дальнем Востоке (*P.p. seda kovi*, *P.p. bulawskii*, *P.p. ochotskensis*) характеризуются типичным для вида морфологическим обликом (мелкие размеры, элементы крылового рисунка заметно редуцированы). Горно-котловинный подвид *P.p. interpositus*, распространенный на северо-востоке Якутии, наоборот, характеризуются крупными размерами и гипертрофией постдискаль-ных пятен, в первую очередь их белой центровки, что делает его

“аполлонообразным”. Южно-прибрежные подвиды (*P.p. nikolaii*, *P.p. amgunensis*) обладают “бремерообразным” фенотипом.

3 Аполлон Бремера на рассматриваемой территории представлен 6 подвидами, из них один подвид описывается как новый (*P.b. sichotensis* **subsp. n.**). Для номинативного подвида устанавливается младший синоним (*P.b. conjunctus*) Только номинативный подвид аполлона Бремера сохраняет типичные для вида черты. Несколько иной морфологический облик, характеризующийся усилением субмаргинальной и постдискальной перевязей имеют его подвиды из Забайкалья (*P.b. jaezensis*, *P.b. graeseri*). Близок к ним его подвид с Черных гор (крайний юг Приморья) (*P.b. monguzaicus*). Централно- и восточно-сихотэ-алинские подвиды (*P.b. sichotensis*, *P.b. orotschonicus*) за счет присутствия красной центровки в постдискальной области переднего крыла, осветления жилок и усиков приобретают “фебообразный” морфотип.

### Описание новых таксонов

#### ***Parnassius bremeri sichotensis* Gluschenko et Martynenko, **subsp. n.****

Материал. Голотип: ♂, 26.VI 1999, Приморский край, Чугуевский район, окр. п. Шумный (Ю.Н. Глущенко). Аллотип: ♀, 28.VI 1999, там же (Ю.Н. Глущенко). Паратипы: 2 ♂, 24.VI 1994, там же, (А.Ю. Чичвархин), 4 ♀, 29.VI 1998, там же (А.Б. Мартыненко), 29 ♂, 10 ♀, 26.VI 1999, там же (Ю.Н. Глущенко), 9 ♀, 28.VI 1999, там же (Ю.Н. Глущенко).

Самец. Длина переднего крыла 38,0 мм, длина заднего крыла 31,2 мм. Стержень усиков черный, со слабо выраженными более светлыми кольцами. Темное папыление по жилкам развито незначительно и преимущественно в маргинальной и субмаргинальной областях.

Переднее крыло. Маргинальная перевязь в радиальном и медиальном секторах 2,7–3,3 мм шириной, прерывается светлыми штрихами между жилками, в кубитальном секторе представляет собой лишь потемнение вдоль жилок. Субмаргинальная перевязь относительно узкая (1,5–2,0 мм шириной), непрерывна только в радиальном секторе. В медиальном секторе она прерывается по жилкам, а в кубитальном – практически отсутствует. В постдискальной области присутствуют 4 хорошо пигментированных черных пятна диаметром 0,8–2,0 мм, переднее из которых с испода в центре несет несколько красных чешуек. Дискальные пятна типичного для вида размера и формы (2,5x3,8 мм и 2,7x3,5 мм, соответственно первое и второе пятна)

Заднее крыло. Элементы маргинальной и субмаргинальной областей отсутствуют. Постдискальные пятна округлые. Общий диаметр пятна  $R_1-R_5$  3,4 мм, диаметр красной центровки 2,8 мм, имеется едва заметная белая центровка. Общий диаметр пятна  $M_1-M_2$  3,0 мм, диаметр красной центровки 2,2 мм, также имеется едва заметная белая центровка. Темное напыление у заднего края типичной для вида формы и плотности.

Самка. Длина переднего крыла 40,2 мм, длина заднего крыла 31,1 мм. Стержень усиков черный, со слабо выраженными более светлыми кольцами.

Переднее крыло. Меланизированные области сильно расширены и занимают большую часть крыла. Белые участки расположены в виде отдельных изолированных пятен между маргинальной и субмаргинальной, субмаргинальной и постдискальной, постдискальной и дискальной перевязями, а также внутри дискальной ячейки между двумя дискальными пятнами. В постдискальной области имеются хорошо выраженные черные пятна, причем пятна  $R_3-R_4$  и  $M_1-M_2$  имеют красную центровку в диаметре 1,1 мм и 0,9 мм соответственно.

Заднее крыло. В маргинальной области имеется диффузное темное напыление, сгущающиеся вблизи жилок. Субмаргинальная область цельная, 1,5–2,2 мм в ширину. Красные пятна постдискальной области крупные, первое слегка вытянуто в поперечном направлении. Общий диаметр пятна  $R_1-R_5$  в среднем 5,3 мм, диаметр красной центровки 4,1 мм. Общий диаметр пятна  $M_1-M_2$  в среднем 5,8 мм, диаметр красной центровки 4,3 мм, в центральной части красный пигмент несколько разрежен. Темное напыление у заднего края типичной для вида формы и плотности. У заднего края имеются два добавочных постдискальных пятна с хорошо выраженной красной центровкой.

Изменчивость Самцы. Длина переднего крыла 32,1–39,5 мм (в среднем 36,5 мм), а заднего крыла 25,5–32,0 мм (в среднем 29,4 мм). Немного более 10% исследованных экземпляров характеризуются наличием светлых колец на черном стержне, крыловые жилки осветлены не менее, чем у 1/3 особей типовой серии.

У 10% выборки хотя бы одно постдискальное пятно на передних крыльях имеет красную центровку. Приблизительно 7% серии не имеют черного постдискального пятна в ячейке  $Cu_2$ . У всех экземпляров оба постдискальных пятна заднего крыла несут красную центровку, а у 3 (около 10% всех самцов) – и белую. Дополнительные

пятна с красной центровкой у корня заднего крыла имеются у половины серии.

Самки. Длина переднего крыла 33,0—40,0 мм (в среднем 37,4 мм), а заднего крыла 25,6—31,3 мм (в среднем 28,9 мм). Затемненность фона широко варьирует, приблизительно у 1/4 промеренных самок меланизированные участки на передних крыльях преобладают.

Треть промеренных самок характеризуются непрерывным субмаргиналом на заднем крыле. На передних крыльях приблизительно у 50% особей в постдискальных пятнах имеется красная центровка. Более половины особей выборки имеют дополнительные красные пятна у анального края заднего крыла, а у 15% есть белая центровка в основных постдискальных пятнах.

Дифференциальный диагноз. По большинству мерных признаков занимает промежуточное положение между номинативным подвидом и *P.b. orotschonicus*. *P.b. sichotensis* мельче первого, но крупнее второго подвида. У описываемого нами подвида доли самцов с полосатым стержнем усиков и засветленными жилками, самцов и самок с красными пятнами на передних крыльях, затемненных самок и самок с дополнительными красными пятнами у анального края заднего крыла выше, чем у номинативного, но ниже, чем у *P.b. orotschonicus*. В отличие от *P.b. orotschonicus* почти всегда присутствует черное постдискальное пятно в ячейке  $Cu_2-2A$ .

Распространение. Центральный Сихотэ-Алинь (верховье р. Павловка и возможно южнее по предгребневой части хребта).

Этимология. Имя подвида образовано от названия горной страны - Сихотэ-Алинь, в центральной части которой он встречается.

Голотип, аллотип и часть паратипов находятся в коллекции БИИ ДВО РАН. Часть паратипов хранится в личных коллекциях авторов.

#### ***Parnassius phoebus bulawskii* Gluschenko et Martynenko, subsp. n.**

Материал. Голотип: ♂, 24.VII.1990, Амурская область, Тындинский район, 90 км к западу от п. Усть-Нюкжа. Озеро в верховьях ключа Тох-Тохамакит, 1800 м над уровнем моря (А.А. Булавский). Аллотип. ♀, 29.VII.1990, там же (А.А. Булавский). Паратипы: 2 ♂, 24.VII.1990, там же (А.А. Булавский), 3 ♂, 2 ♀, 25.VII.1990, там же (А.А. Булавский), 1 ♀, 30.VII.1990, там же (А.А. Булавский), 1 ♂, 1 ♀, 16.VII.1991, Читинская область, Каларский район, п. Наминга

(Ю. Перунов), 19 ♂, 5 ♀, 8 12.VII 1997, Читинская область, Каларский район, хр. Кодар, оз. Большое Леприндо (С.В. Чуркин)

Самец. Длина переднего крыла 29,0 мм, длина заднего крыла 24,3 мм. Стержень усиков черный, с хорошо выраженными беловатыми кольцами. Темное напыление по жилкам практически не развито, имеются лишь незначительные потемнения в вершинах жилок.

Переднее крыло. Маргинальная перевязь в радиальном и медиальном секторах непрерывная, 1,8–2,0 мм шириной, прерывается светлыми штрихами между жилками, в кубитальном секторе имеется только слабое диффузное потемнение в соответствующей области. Субмаргинальная перевязь относительно широкая (1,8–2,2 мм шириной), прерывается по жилкам  $Cu_1$  и  $Cu_2$ . В постдискальной области присутствуют 3 хорошо пигментированных черных пятна ( $R_3 - R_4$ ,  $M_1 - M_2$  и  $Cu_1 - Cu_2$  с диаметрами 2,0 мм, 1,3 мм и 1,2 мм, соответственно), переднее из которых имеет красную центровку около 1,0 мм в диаметре. В ячейке  $R_5 - M_1$  имеется сгущение серых чешуек. Дискальные пятна типичного для вида размера и формы (2,4x3,3 мм и 2,1x3,5 мм, соответственно первое и второе пятна).

Заднее крыло. Элементы маргинальной полосы отсутствуют, а в субмаргинальной области между жилками имеются характерные диффузные сгущения темных чешуек. Первое постдискальное пятно треугольное, второе округлое. Общий диаметр пятна  $R_1 - R_5$  2,9 мм, диаметр красной центровки 2,0 мм, имеется едва заметная белая центровка. Общий диаметр пятна  $M_1 - M_2$  2,6 мм, диаметр красной центровки 1,1 мм, белая центровка отсутствует. Темное напыление у заднего края типичной для вида формы и плотности.

Самка. Длина переднего крыла 31,1 мм, длина заднего крыла 24,8 мм. Стержень усиков черный, с хорошо выраженными беловатыми кольцами.

Переднее крыло. Большая часть поверхности крыла покрыта диффузным сероватым напылением низкой плотности и без видимых границ. В постдискальной области имеются 3 хорошо выраженных черных пятна, первое из которых имеет красную центровку около 0,6 мм в диаметре.

Заднее крыло. Большая часть заднего крыла, подобно переднему, но менее плотно, покрыта отдельными серыми чешуйками. В маргинальной и субмаргинальной областях имеется диффузное темное

напыление, более плотное во второй из них. Красные пятна постдискальной области не крупные с размытыми краями. Первое пятно слегка вытянуто поперечно, а второе за счет перехода части его в следующую ячейку, — продольно. Общий диаметр пятна  $R_1 - R_5$  в среднем 3,8 мм, диаметр красной центровки 2,0 мм. Общий диаметр пятна  $M_1 - M_2$  в среднем 3,3 мм, диаметр красной центровки 0,8 мм. Темное напыление у заднего края типичной для вида формы и плотности. Добавочных постдискальных пятен, сопровождающихся красной центровкой, у заднего края крыла нет.

Изменчивость. Самцы. Длина переднего крыла 26,5—32,3 мм (в среднем 29,2 мм), а заднего крыла 21,2—27,0 мм (в среднем 23,7 мм). Все промеренные экземпляры характеризуются наличием широких светлых колец на черном стержне, крыловые жилки осветлены у всех особей типовой серии.

На передних крыльях 57,1% выборки имеют хотя бы одно постдискальное пятно с красной центровкой. Черное пятно этого ряда отсутствует в ячейке  $Sc_2 - 2A$  также у 57,1% особей. Глазчатые пятна постдискального ряда задних крыльев у 35,7% особей имеют белую центровку. Заднее глазчатое пятно целиком черное у 28,6% выборки, полностью отсутствует у одной особи, в то время как у остальных особей оба пятна красные (в одном случае — желтые). Красное пятно у основания задних крыльев присутствует лишь у 7,1% самцов.

Субмаргинальная пересвязь на задних крыльях имеется у 64,3% особей, однако лишь в 12,8% случаев она хорошо выражена. У остальных особей имеется только слабо выраженные отдельные элементы этой пересвязи.

Самки. Длина переднего крыла 27,1—32,2 мм (в среднем 29,3 мм), а заднего крыла 21,7—24,3 мм (в среднем 23,4 мм). Для 83,3% обследованных самок характерна затемненность основного фона крыльев и размытость элементов рисунка, обусловленные диффузным распределением серых чешуек по поверхности крыльев.

Красные пятна на передних крыльях имеются у 66,7% самок. Постдискальный ряд задних крыльев без красной центровки пятен анального угла. Белая центровка глазчатых пятен постдискального ряда имеется у 33,3% особей, красная центровка второго пятна переходит через жилку тоже у 33,3% особей. Красное пятно у основания задних крыльев имеется только у 1 самки.

Дифференциальный диагноз. Описываемый нами подвид является самым мелким среди всех, известных с южной половины Дальнего Востока и Забайкалья. Субмаргинальная перевязь как передних, так и задних крыльев самцов в среднем более развита, чем у всех других подвидов, в том числе и территориально близких *P. p. sedakovi*, *P. p. ochotskensis* и *P. p. amgunensis*. Глазчатые пятна постдискального ряда задних крыльев самцов, наоборот, в среднем мельче, чем у всех других подвидов.

Самки, помимо мелких размеров, в большинстве случаев отличаются диффузным сероватым налетом на крыльях и размытостью элементов рисунка, а также мелкими красными пятнами постдискальной области.

Распространение. Северная часть Станового нагорья (хребты Кодар, Удокан и Калар) (Читинская и Амурская области).

Этимология. Подвид назван в честь Александра Аркадьевича Булавского, собравшего в июле 1990 г большую часть типовой серии таксона и трагически погибшего от руки сотрудника милиции в ноябре 1995 г

Голотип, аллотип и часть паратипов находятся в коллекции БПИ ДВО РАН. Часть паратипов – в личных коллекциях авторов и уномянутых сборщиков.

## ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Е.Е., Амишев Р.М., Плешанов А.С., Тармаева А.В. Насекомые. Виды, нуждающиеся в особой охране // Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала. Новосибирск: Наука, 1990. С. 68–76.

Афифи Ф., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с.

Борисов А.А. Климаты СССР в прошлом, настоящем и будущем. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 432 с.

Глуценко Ю.И. Материалы к изучению парусников Восточной Якутии // Научное и учебное естествознание на юге Дальнего Востока. Уссурийск: Изд-во УГПИ, 1996. С. 29–41

Глуценко Ю.И. Материалы к познанию аподлонов Нижнего Приамурья // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Вып. 3. Уссурийск: Изд-во УГПИ, 1997. С. 21–31

Глуценко Ю.И. Географическая изменчивость аподлонов рода *Sachaia* Korsh (Lepidoptera, Papilionidae) // Научное и учебное естествознание на юге Дальнего Востока. Уссурийск: Изд-во УГПИ, 2000 (в печ.)

Глуценко Ю.П., Мартыненко А.Б. Гибриды двух видов аполлонов *Parnassius bremeri* и *P. patioi* по сборам из районов юга Дальнего Востока и Забайкалья // Животный и растительный мир дальнего Востока. Вып. 3. Уссурийск: Изд-во УГПИ, 1997. С. 31–40.

Глуценко Ю.П., Мартыненко А.Б. Изменчивость аполлонов группы *eversmanni-felderi* на юге Дальнего Востока России // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 7. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 41–56.

Грум-Гржимайло Г. Бабочки, собранные между рекой Джидой и озером Косогол П.С. Михно летом 1902 года // Тр. Троицкославско-Кяхтинского отд. РГО. 1906. Т. 8. Вып. 3. С. 107–114.

Кадастровая карта редких, эндемичных и реликтовых видов растений и животных бассейна озера Байкал / Сост. Плешанов А.С., Макрый Т.В., Доржиев Ц.З. Масштаб 1: 500 000. 1990.

Клитин А.К. Редкие насекомые Сахалинской области // Виды животных для Красной книги. М.: Наука, 1989. С. 134–137.

Клитин А.К. Новые фаунистические находки редких видов чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) в Сахалинской области // Краеведческий бюллетень Общества изучения Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск, 1991. С. 22–23.

Коршунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Якутии, Предбайкалья и Забайкалья // Фауна Сибири. Новосибирск, 1970. С. 152–201.

Коршунов Ю.П. Каталог булавоусых чешуекрылых фауны СССР // Энтомолог. обозр. 1972. Т. 51. Вып. 1. С. 136–154.

Коршунов Ю.П. Дневные бабочки азиатской части России: дополнения и исправления к книге. Новосибирск, 1996. 66 с.

Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. Дневные бабочки азиатской части России. Екатеринбург: Изд-во Урал ун-та, 1995. 202 с.

Куренцов А.И. Дневные бабочки Приморского края. М.: Главн. упр. по заповедникам, 1949. 119 с.

Куренцов А.И. Булавоусые чешуекрылые Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1970. 1164 с.

Куренцов А.И. Зоогеография Дальнего Востока на примере распространения чешуекрылых – *Rhopalocera*. Л.: Наука, 1974. 160 с.

Преображенский В.С. О вертикальной поясности в межгорных котловинах // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1957. Т. 3. С. 58–59.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

Asahi J., Kanda Sh., Kawata M., Kohara Y., Fujioka T. The butterflies of Sakhalin in nature. 1999. 310 p.

Bryk F. Lepidoptera, Parnassidae. 2. Teil (Subfamilia Parnassinae). Das Tierreich. Bd. 65. Lieferung. Berlin; Leipzig: de Gruyter, 1935. 790 s.

Kimura K. Geographical and individual variations of the genus *Parnassius* Latreille, 1804 (10): *Parnassius phoebus* (Fabricius, 1793) in Palearctic Region (in Japanese) // Illustrations of Selected Insecion in the World. Series A (Lepidoptera). Tokyo: MUSHI-SHA, 1997. №10. P. 157–166. Pl. 72–79.

Tuzov V.K. The synonymic list of the butterflies from the ex-USSR. M.: Rosagroservice, 1993. 73 p.

Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Devyatkin A.L., Kabak L.V., Korolev V.A., Murzin V.S., Samodurov G.D., Tarasov E.A. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Vol.1. Hesperidae, Papilionidae, Pieridae, Satyridae. Sofia, 1997. 480 p., 79 pl.

ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL VARIATION  
OF *BREMERI PHOEBUS* APOLLO GROUP  
(LEPIDOPTERA, PAPILIONIDAE) IN THE SOUTH  
FAR EAST OF RUSSIA AND TRASNBAIKALIA

Yu.N. Gluschenko, A.B. Martynenko

Ussuriyskiy Pedagogical Institute, Ussuriysk, Russia

Ecological and geographical variation of Bremer's Apollo (*Parnassius bremeri*) and Small Apollo (*Parnassius phoebus*) in the south of Russian Far East and Transbaikalia is discussed. A subspecific structure of these species based on statistic treatment of the morphological data is revised. Two new subspecies: *P. bremeri sichotensis* **subsp. n.** (Central Sikhote-Aline), *P. phoebus bulawskii* **subsp. n.** (Stanovoe Plataeu) is described. New synonymy is proposed: *P. bremeri bremeri* Felder in Bremer, 1964 [= *P. bremeri conjunctus* Staudinger et Rebel, 1901], **syn. n.**, *P. phoebus amgunensis* Sheljuzhko, 1928 [= *P. phoebus gulschenkoii* Iwamoto in Kimura, 1997], **syn. n.** Taxon is proposed: *P. phoebus amgunensis* Sheljuzhko, 1928 transferred to another species [*P. bremeri amgunensis* Sheljuzhko, 1928], **comb. n.**