

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Коваленко Маргарита Григорьевна

**Систематика и видовая диагностика шашечниц подрода *Mellicta* Billberg,
1820 рода *Melitaea* Fabricius, 1807 (Lepidoptera, Nymphalidae) на основе
морфологических и молекулярно-генетических методов**

Специальность 1.5.14 – Энтомология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

ТОМ 1

Научный руководитель:
к. б. н. К.А Колесниченко

Москва, 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1 История изучения шашечниц подрода <i>Mellicta</i>	17
1.1. Ранний период.....	17
1.2. Изучение шашечниц подрода <i>Mellicta</i> в первой половине XX века: развитие применения признаков гениталий самцов.....	19
1.3. Изучение подрода <i>Mellicta</i> во второй половине XX века.....	22
1.4. Изучение подрода <i>Mellicta</i> в XXI веке.....	27
ГЛАВА 2. Материалы и методы.....	34
2.1. Материалы и использованные методы морфологических исследований.....	34
2.2. Молекулярно-генетические методы.....	38
2.3. Применяемые принципы делимитации видов.....	43
ГЛАВА 3. Общая характеристика подрода <i>Mellicta</i> и его отличия от других представителей Melitaeini	45
3.1. Систематическое положение.....	45
3.2. Характеристика полового аппарата подрода <i>Mellicta</i>	53
3.3. Рисунок крыла.....	57
3.4. Преимагинальные стадии.....	60
3.4.1. Яйцо.....	61
3.4.2. Гусеница.....	65
3.4.3. Куколка.....	75
ГЛАВА 4. Функциональное значение и эволюционные преобразования генитальных структур шашечниц подрода <i>Mellicta</i>	77
4.1. Субункус.....	78
4.2. Эдеагус.....	80
4.3. Гарпа.....	85
4.4. Каудальный отросток вальвы.....	87
4.5. Гениталии самок.....	90

ГЛАВА 5. Внутривидовая изменчивость диагностических признаков шашечниц подрода <i>Mellicta</i>	106
5.1. <i>Melitaea (Mellicta) athalia</i> (Rottemburg, 1775).....	106
5.2. <i>Melitaea (Mellicta) caucasogenita</i> Verity, 1930.....	113
5.3. <i>Melitaea (Mellicta) ambigua</i> Ménériés, 1859.....	117
5.4. <i>Melitaea (Mellicta) britomartis</i> Assmann, 1847.....	122
5.5. <i>Melitaea (Mellicta) plotina</i> Bremer, 1861.....	131
5.6. <i>Melitaea (Mellicta) celadussa</i> Fruhstorfer, 1910.....	134
5.7. <i>Melitaea (Mellicta) deione</i> (Geyer, 1832).....	136
5.8. <i>Melitaea (Mellicta) parthenoides</i> Keferstein, 1851.....	139
5.9. <i>Melitaea (Mellicta) varia</i> Herrich-Schaeffer, 1851.....	143
5.10. <i>Melitaea (Mellicta) alatauica</i> Staudinger, 1881.....	145
5.11. <i>Melitaea (Mellicta) asteria</i> Freyer, 1828.....	148
5.12. <i>Melitaea (Mellicta) distans</i> (Higgins, 1955).....	151
5.13. <i>Melitaea (Mellicta) aurelia</i> Nickerl, 1850.....	157
5.14. <i>Melitaea (Mellicta) menetriesi</i> Caradja, 1895.....	163
5.15. <i>Melitaea (Mellicta) rebeli</i> Wnukowsky, 1929.....	189
5.16. Таксон <i>Melitaea (Mellicta) rhea</i> (Churkin et Devyatkin, 2005).....	197
ГЛАВА 6. Филогения подрода <i>Mellicta</i>	202
6.1. Выделение видовых групп внутри подрода на основе морфологии и молекулярно-генетических данных	204
6.2. Использование молекулярно-генетических методов для видовой диагностики в подроде <i>Mellicta</i>	220
ГЛАВА 7. Биология и распространение шашечниц подрода <i>Mellicta</i>	235
7.1. Трофические связи.....	235
7.2. Географическое распространение и экологические особенности шашечниц подрода <i>Mellicta</i>	242
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	257
ВЫВОДЫ.....	258
Список сокращений и условных обозначений.....	261

БЛАГОДАРНОСТИ.....	262
Список литературы.....	264

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы и степень ее разработанности

Точная таксономическая идентификация объектов – основа экологических, биогеографических, эволюционных и других сравнительных исследований в биологии. Без нее также невозможно создание полноценных фаунистических и молекулярно-генетических баз данных, которые в настоящее время содержат множество неверных видовых определений. Все это обуславливает необходимость детальных исследований сложных в таксономическом отношении групп. Данная работа и представляет собой такое исследование. Ее предметом является широко распространенный в Палеарктике подрод *Mellicta* Billberg, 1820 рода *Melitaea* Fabricius, 1807 семейства Nymphalidae, видовая диагностика представителей которого весьма затруднительна, хотя некоторые из них достаточно обычны даже в европейской части России. Трудности идентификации вызваны главным образом сходством крылового рисунка у представителей группы, поэтому для надежного определения видов необходимо использовать строение копулятивного аппарата. Однако возникают ситуации, когда видовую принадлежность особи сложно определить и по генитальным структурам, поскольку те обладают изменчивостью, изученность которой является недостаточной. Проблема видовой идентификации самок в группе стоит особенно остро – в научной литературе практически не уделялось внимания морфологии их полового аппарата. Слабая изученность гениталий и их изменчивости приводит к ошибкам в диагностике видов и к противоречиям в суждениях о статусе и распространении тех или иных таксонов. Отдельным аспектом является отсутствие эмпирических данных о функциональном значении генитальных структур шашечниц, сведения о котором важны для понимания закономерностей эволюционных преобразований полового аппарата и оценки тех или иных систематических признаков. Появившиеся в последние годы и показавшие перспективность для диагностики видов шашечниц подрода *Mellicta* молекулярно-генетические методы были опробованы не на всех

таксонах рассматриваемой группы, что в особенности касается наиболее сложных и спорных таксонов. Изучение преимагинальных стадий методами электронно-сканирующей микроскопии, ставшее еще одним важным направлением в современной энтомологии, к шашечницам подрода *Mellicta* в настоящее время не применялось. Очевидно, что на нынешнем этапе изучения данной группы необходимы комплексные исследования с применением молекулярно-генетических и морфологических методов, что и послужило причиной выбора соответствующей темы диссертационной работы.

Цели и задачи

Целью работы является изучение морфологии шашечниц подрода *Mellicta* Billberg, 1820 рода *Melitaea* Fabricius, 1807 (Lepidoptera, Nymphalidae) в сочетании с молекулярно-генетическими данными и совершенствование на этой основе систематики и видовой диагностики исследуемой группы.

Задачи:

1. Изучить строение гениталий самцов и самок шашечниц подрода *Mellicta* и определить функциональное значение структур их полового аппарата;
2. Изучить внутривидовую изменчивость гениталий шашечниц подрода *Mellicta* и выявить наиболее надежные диагностические признаки;
3. Разработать систему подрода *Mellicta* на основе морфологии полового аппарата самцов и самок;
4. Изучить строение ультраструктуры хориона яиц подрода *Mellicta* с учетом значимости признаков для систематики;
5. Оценить значение метода сравнения баркодов гена первой субъединицы цитохром *c*-оксидазы (COI) митохондриальной ДНК для видовой диагностики и системы шашечниц подрода *Mellicta* в сравнительном аспекте с морфологическими данными;

6. Оценить перспективность применения фрагмента ядерного гена 18S рРНК в качестве дополнительного молекулярно-генетического маркера для решения сложных таксономических вопросов в изучаемой группе шашечниц;

7. Проанализировать экологические особенности и распространение шашечниц подрода *Mellicta*, выявить центры их видовой разнообразия;

8. На основе комплексного анализа уточнить видовой состав подрода и составить определительные ключи.

Объект и предмет исследования

Объект исследования – шашечницы подрода *Mellicta* Billberg, 1820 рода *Melitaea* Fabricius, 1807 (Lepidoptera, Nymphalidae). Предмет исследования – сравнительная морфология гениталий в данной группе, закономерности их эволюционных преобразований и значение признаков их строения для видовой диагностики и системы группы в сочетании с молекулярно-генетическими данными и морфологией яиц.

Научная новизна

Впервые изучено взаимодействие гениталий шашечниц во время спаривания и определены функции их генитальных структур. На этом основании в сочетании с тщательным сравнительно-морфологическим анализом гениталий выдвинуты предположения о закономерностях эволюционных преобразований полового аппарата в данной группе. Изучена внутривидовая изменчивость полового аппарата самцов и самок, стабильность диагностических признаков проверена на обширном материале. В процессе изучения плохо видимых морфологических признаков предложен новый метод окрашивания фукорцином. Впервые разработана полноценная видовая идентификация группы по самкам и для ряда видов впервые приведено изображение полового аппарата. Составлены определительные ключи для идентификации самцов и самок всего подрода. Впервые осуществлено изучение яиц шашечниц подрода *Mellicta* при помощи

электронно-сканирующей микроскопии. Для ряда таксонов впервые установлена перспективность идентификации путем метода сравнения баркодов гена первой субъединицы цитохром *c*-оксидазы (COI) митохондриальной ДНК и кроме того показана перспективность применения фрагмента ядерного гена 18S рРНК в качестве дополнительного маркера для прояснения сложных случаев в систематике шашечниц изучаемой группы. Решены спорные вопросы, касающиеся таксономического статуса и идентификации типовых мест отдельных представителей подрода *Mellicta*. Обобщены и проанализированы данные по экологии и географическому распространению шашечниц изучаемой группы. Установлена новая, ранее неизвестная часть ареала *Melitaea ambigua* Ménétriés, 1859, находящаяся в сильной изоляции от основного, в результате чего описан новый подвид *Melitaea ambigua kurmaevi* (Kolesnichenko et Bush, 2015). На основании морфологии, генетики, экологических особенностей и географического распространения статус таксона *Melitaea aurelia distans* (Higgins, 1955) повышен до видового. Выделен лектотип *Melitaea ambigua ambigua* Ménétriés, 1859, хранящийся в Зоологическом институте РАН.

Теоретическое и практическое значение работы

Результаты работы вносят вклад в изучение систематики, морфологии и филогении шашечниц. В связи со сложностью идентификации подрода *Mellicta* полученные данные будут в первую очередь полезны для видовой диагностики, что важно, как для таксономических, так для фаунистических и прочих работ. Результаты молекулярно-генетических исследований дополняют общие знания о применении соответствующих методов в видовой идентификации и изучении филогении. Детальный анализ морфологии полового аппарата у ранее неизученных видов, а также исследование взаимодействия генитальных структур при спаривании вносят вклад в изучение морфологии и эволюции гениталий чешуекрылых. Результаты изучения яиц при помощи электронно-сканирующей микроскопии дополняют знания об использовании данной стадии развития в систематике. Новые и неожиданные находки, сделанные в работе, представляют

интерес для зоогеографических исследований, гипотез и реконструкций. Кроме того, полученные сведения о распространении редких и эндемичных видов могут быть полезны в составлении региональных Красных книг. Предложенный новый метод окрашивания фукорцином плохо визуализируемых морфологических структур позволяет применять данный краситель в соответствующих целях и для других энтомологических групп.

Методы исследования

В работе были применены методы морфологии с использованием светового стереомикроскопа и сканирующего электронного микроскопа, а также стандартные методы выделения ДНК, ПЦР и секвенирования. Филогенетические анализы проводились с использованием методов максимальной экономии, максимального сходства и байесовского подхода. Материалы и методы подробно изложены в соответствующих разделах диссертации.

Положения, выносимые на защиту

1. Наибольшее значение для диагностики и системы шашечниц подрода *Mellicta* имеют генитальные структуры самцов и самок, взаимодействующие друг с другом во время спаривания;
2. Эволюционные преобразования полового аппарата у шашечниц подрода *Mellicta* связаны с совершенствованием фиксации при копуляции;
3. Деление подрода *Mellicta* на видовые группы на основе морфологических данных согласуется с данными молекулярно-генетических методов. Выделенные группы видов имеют свои экологические и зоогеографические особенности;
4. Метод сравнения баркодов гена COI позволяет идентифицировать подавляющее большинство видов шашечниц подрода *Mellicta*. В отдельных случаях требуется применение ядерных маркеров.

Степень достоверности работы

В исследовании применены методы морфологии и генетики, которые соответствуют задачам и специфике полученных данных, а объем данных достаточен для решения поставленных задач. Это позволяет судить о высокой степени достоверности результатов данной работы.

Личный вклад автора

План работы был разработан автором совместно с научным руководителем. Часть изученного материала собрана лично автором в экспедициях в следующие регионы: Московская, Тульская, Белгородская, Волгоградская, Новосибирская области, Республика Крым, Карачаево-Черкесская республика, Республика Дагестан, Республика Алтай, Приморский край, Армения, Сербия. Также автором лично проведены исследования коллекций следующих музеев и других научных учреждений: Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург); Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва); Кафедра энтомологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва); Государственный Дарвиновский музей (Москва); Энтомологический музей Всероссийского центра карантина растений (Московская область, п. Быково); Сибирский зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск); ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (Владивосток). Изучение материала из других музеев, указанных в разделе «Материалы и методы», осуществлено по фотографиям, присланными кураторами музеев, а также сделанными коллегами. Все данные о материале, собранном лично автором, а также о другом изученном материале приведены в Приложении А.

Автором самостоятельно проведен анализ научных публикаций по теме исследования; самостоятельно зарисованы генитальные структуры самцов и отфотографированы генитальные структуры самцов, самок, а также внешний вид

шашечниц изучаемой группы и близких таксонов в качестве сравнительного материала; самостоятельно изучено взаимодействие генитальных структур во время спаривания и проанализированы эволюционные преобразования полового аппарата, изменчивость генитальных структур и пригодность различных морфологических признаков для видовой идентификации. Молекулярно-генетические данные получены как в результате самостоятельной работы, так и в результате сотрудничества с коллегами из других научных учреждений, что отражено в Приложении А. Изучение преимагинальных стадий при помощи электронно-сканирующей микроскопии проведено совместно с научным руководителем.

Самостоятельно проведен филогенетический анализ и построены дендрограммы; самостоятельно составлены определительные ключи, проанализированы биологические и зоогеографические особенности изученной группы. Подготовка ряда публикаций осуществлена с научным руководителем и коллегами. Личный вклад в каждую публикацию отражен в списке публикаций на стр. 12–13.

Апробация работы

Результаты работы были представлены в виде докладов на трех международных и четырех всероссийских конференциях: XVII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов», Москва, Россия, 12–15 апреля 2010 г.; XIX Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов», Москва, Россия, 9–13 апреля 2012 г.; 2nd Global Conference on Entomology, Kuching, Sarawak, Malaysia, November 8–12, 2013; «Биосфера земли: прошлое, настоящее и будущее». Екатеринбург, Россия, 21–25 апреля 2008 г.; «Эволюционная и популяционная экология (Назад в будущее)», конференция молодых ученых, посвященная 90-летию со дня рождения академика С.С. Шварца, Екатеринбург, Россия, 30 марта – 3 апреля 2009 г.; XV Съезд Русского энтомологического общества, Новосибирск,

31 июля – 7 августа 2017 г; XVI Съезд Русского энтомологического общества, Москва, 22–26 августа 2022 г. Кроме того, результаты работы были апробированы на кафедре энтомологии Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Публикации автора по теме диссертации

По материалам диссертации опубликовано 7 статей, 6 из которых опубликовано в журналах, индексируемых в базах данных Scopus и Web of Science и одна – в журнале, индексируемом в базе данных Russian Science Citation Index.

1. **Буш М.Г.** Шашечницы рода *Mellicta* (Lepidoptera, Nymphalidae) Европейской России: изменчивость гениталий и молекулярная диагностика // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2011. Т. 116, №5, с. 21–31. РИНЦ: 0.371. 1,3 усл. печ. л.

2. Колесниченко К.А., **Буш М.Г.**, 2015. Географическое распространение и подвидовая структура шашечницы *Mellicta ambigua* (Ménétriés, 1859) (Lepidoptera, Nymphalidae) // Зоологический журнал. Т. 94. № 9. С. 1051–1064. SJR: 0.162. [Английский перевод: Kolesnichenko К.А, **Bush M.G.** Geographical Distribution and Subspecies Structure of *Mellicta ambigua* (Ménétriés, 1859) (Lepidoptera, Nymphalidae) // Entomological Review. 2015. V. 95 №6, p. 752–765. SJR: 0.346]. 1,6/0,8 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.

3. **Буш М.Г.**, Колесниченко К.А. Возможности использования строения полового аппарата самок для видовой диагностики и классификации видов шашечниц рода *Mellicta* Billberg, 1820 (Lepidoptera, Nymphalidae). 1. Виды группы *M. athalia* (Rottemburg, 1775) // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 5. с. 557-566. SJR: 0.162. [Английский перевод: **Bush M.G.**, Kolesnichenko К.А. The Possibility of Using Characters of the Female Genital Armature for Species Diagnostics and Classification of the Genus *Mellicta* Billberg, 1820 (Lepidoptera, Nymphalidae): 1. *Mellicta athalia* (Rottemburg, 1775) Species Group // Entomological Review. 2016. V.

96, №4, p. 462–471. SJR: 0.346]. 1,1/0,7 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.

4. **Буш М.Г.**, Колесниченко К.А. Возможности использования строения полового аппарата самок для видовой диагностики и классификации видов шашечниц рода *Mellicta* Billberg, 1820 (Lepidoptera, Nymphalidae). 2. Виды группы *M. aurelia* (Nickerl, 1850) // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 8, с. 945-954. SJR: 0.162. [Английский перевод: **Bush M.G.**, Kolesnichenko K.A. The Possibility of Using Characters of the Female Genital Armature for Species Diagnostics and Classification of the Genus *Mellicta* Billberg, 1820 (Lepidoptera, Nymphalidae): 2. *M. aurelia* (Nickerl, 1850) Species Group // Entomological Review. 2016. V. 96, №7, p. 902-910. SJR: 0.346]. 1,1/0,7 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.

5. **Kovalenko M.G.**, Kolesnichenko K.A., Kudryavtseva A.A. Revealing the specific status of *Mellicta distans* Higgins, 1955, stat. n. (Lepidoptera, Nymphalidae) with morphological and molecular characters // Zootaxa. 2020. V. 4853, №3, p. 353-368. SJR: 0.526. 1,8/0,9 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.

6. Lovtsova J.A., **Kovalenko M.G.**, Gura N.A., Shipulin A.V., Kochiev M.V. 2023. A new method of staining larvae of Lepidoptera using carbol fuchsin // Russian Entomological Journal. 2023. V.32, №2, p.194–197. SJR: 0.416. 0,4/0,1 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.

7. **Коваленко М.Г.**, Колесниченко К.А. Новые данные о распространении малоизвестной шашечницы *Melitaea (Mellicta) distans* (Higgins, 1955) (Lepidoptera, Nymphalidae) с уточнением типового местонахождения // Энтомологическое обозрение. 2023.Т. 102, №3, с. 510-516. РИНЦ: 0.385. [Английский перевод: **Kovalenko M.G.**, Kolesnichenko K.A. New Data on the Distribution of the Little Known Fritillary *Melitaea (Mellicta) distans* (Higgins, 1955) (Lepidoptera, Nymphalidae) with Clarification of Its Type Locality. 2023. Entomological Review 103 (6), 666–670. SJR: 0.346]. 0,5/0,3 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.

Структура работы

Диссертационная работа изложена на 493 страницах, содержит 2 тома, 148 рисунков, 10 таблиц, введение, семь глав с описанием истории изучения шашечниц подрода *Mellicta*, методов и результатов исследования, заключение, выводы, список сокращений и условных обозначений, список литературы, семь приложений.

В главе 1, «История изучения шашечниц подрода *Mellicta*», приведен обзор и анализ исследований по теме диссертации, начиная с XVIII века. Обоснована необходимость нашей работы.

В главе 2, «Материалы и методы», описаны использованные в диссертации методы морфологических и молекулярных исследований, приведен объем изученного материала, а также указаны применяемые в настоящей работе принципы делимитации видов.

В главе 3, «Общая характеристика подрода *Mellicta* и его отличия от других представителей *Melitaeini*», обсуждается систематическое положение объекта диссертации и разница взглядов на его таксономический статус. Рассмотрены отличия подрода *Mellicta* от других групп палеарктических шашечниц. Приведена общая характеристика полового аппарата, рисунка крыла и преимагинальных стадий объекта диссертации. Дано описание хетотаксии гусеницы первого возраста.

В главе 4, «Функциональное значение и эволюционные преобразования генитальных структур шашечниц подрода *Mellicta*», рассмотрено функциональное значение структур полового аппарата на основании изучения копулирующей пары *M. menetriesi* и сравнительно-морфологического анализа гениталий остальных видов. Проанализированы эволюционные преобразования гениталий *Mellicta* внутри подрода, а также в сравнительном аспекте с остальными группами *Melitaea*.

Обсуждается диагностическое значение половых структур, взаимодействующих со структурами противоположного пола при спаривании и не взаимодействующих.

В главе 5, «Внутривидовая изменчивость диагностических признаков шашечниц подрода *Mellicta*», дан повидовой обзор изучаемой группы с анализом внутривидовой изменчивости диагностических признаков самцов и самок. Рассмотрены таксоны, вызывающие споры среди исследователей.

В главе 6, «Филогения подрода *Mellicta*», представлена филогения данной группы на основе морфологии и метода сравнения баркодов фрагмента гена COI. Показано согласование в построении системы подрода на основе этих подходов. Рассмотрено значение баркодинга для видовой идентификации шашечниц изучаемой группы. Затронут вопрос использования фрагмента ядерного гена 18S рРНК как дополнительного маркера в решении сложных систематических вопросов в данной группе.

В главе 7, «Биология и распространение шашечниц подрода *Mellicta*», обобщены и проанализированы известные данные о кормовых растениях гусениц, биотопической приуроченности и географическом распространении шашечниц подрода *Mellicta*. В виде отдельных обсуждений вынесены новые оригинальные данные, полученные в ходе настоящей работы.

В Заключение подведены итоги выполненной работы, обсуждены перспективы дальнейшей разработки данной темы.

В списке сокращений и условных обозначений приведены сокращения и условные обозначения, используемые в диссертации.

Список литературы содержит 226 источников, 62 – на русском, 164 – на иностранных языках.

В Приложении А, «Этикеточные данные изученного материала», приведены этикеточные данные (без изменений) всех исследованных экземпляров с указанием мест хранения.

В Приложении Б, «Внутривидовая вариабельность половых структур самцов шашечниц подрода *Mellicta*», представлены ряды изменчивости генитальных структур в различных популяциях видов, выполненные путем зарисовки.

В Приложении В, «Определительные ключи шашечниц подрода *Mellicta*», на основании всех полученных данных приведены определительные ключи шашечниц изучаемой группы по самцам и самкам.

В Приложении Г, «Морфологическое описание яиц изученных видов *Melitaeini* с этикеточными данными и количеством исследованного материала» даны морфологические описания яиц для каждого изученного вида трибы *Melitaeini* с указанием этикеточных данных и объема исследованных яиц.

В Приложении Д, «Видовые группы подрода *Mellicta*», приведен таксономический состав подрода с указанием распространения и типовых местонахождений таксонов.

В Приложении Е, «Полученные нуклеотидные последовательности», приведены полученные сиквенсы фрагментов генов COI и 18S рРНК.

В Приложении Ж, «Дендрограммы, построенные при помощи методов максимального сходства (ML) и ближайшей экономии (MP)» представлены дендрограммы филогенетических связей между представителями подрода *Mellicta* по данным анализа фрагмента гена COI, построенные при помощи методов максимального сходства (ML) и ближайшей экономии (MP).

ГЛАВА 1

История изучения шашечниц подрода *Mellicta*

1.1. Ранний период

В конце XVIII века немецким энтомологом-естествоиспытателем З.А. фон Роттембургом из окрестностей Парижа был описан вид *Papilio athalia* Rottemburg, 1775. И.Х. Фабриций (Fabricius, 1807) предложил название *Melitaea* в качестве родового для описанного ранее *Papilio cinxia* Linnaeus, 1758.

Г. Ю. Бильбергом в работе «Enumeratio insectorum in museo» (Billberg, 1820) был выделен род *Mellicta*. Автор включил в него *Papilio athalia* Rottemburg, 1775, а также несколько видов чешуекрылых, относящихся в настоящее время к другим систематическим группам, но без обозначения типового вида С.Х. Скаддером (Scudder, 1871) был выделен голарктический род *Euphydryas*, представителей которого ранее рассматривали в роде *Melitaea*. В качестве типового вида был обозначен неарктический *Papilio phaeton* Drury, 1773.

Ф. Мур (Moore, 1901) в своем многотомном труде, посвященном бабочкам Индии предложил *Papilio athalia* в качестве типового вида для рода *Mellicta*. В данный род автор также включил и ряд видов из других групп *Melitaea*, имеющих с *M. athalia* лишь поверхностное сходство, однако все эти таксономические решения не были приняты ученым сообществом. У. Бернс и Дж. Х. МакДонахью (Barnes, MacDunnough, 1916), стремясь сократить число родов, свели *Mellicta* в синонимы к *Melitaea* Fabricius, 1807, намерено обозначив в качестве типового вида для рода *Mellicta* *Papilio cinxia* Linnaeus, 1758. С тех пор *Mellicta* вплоть до середины XX века считался младшим синонимом *Melitaea*.

Большинство научных работ конца XVIII – начала XX вв. было посвящено публикациям региональных списков, описанию новых таксонов и созданию определителей по внешним признакам (главным образом признакам рисунка

крыла). В тот период с территории Европы описаны таксоны *Papilio athalia minor* Esper, 1784, *Argynnis parthenie* Godart, 1819, *Melitaea asteria* Freyer, 1828, *Papilio deione* Geyer, 1832, *Melitaea britomartis* Assmann, 1847, *Melitaea parthenie* var. *varia* Herrich-Schaeffer, 1851, *Melitaea athalia* var. *norvegica* Aurivillius, 1888, *Melitaea berisalii* Rühl, 1891 и *M. aurelia dictynnoides* Hormuzaki, 1898; из Восточной Сибири описаны *Melitaea parthenie* var. *orientalis*, Ménétriès, 1859, *Melitaea athalia* var. *ambigua*, Ménétriès, 1859 и *Melitaea plotina* Bremer, 1861; с Корейского полуострова – *Melitaea athalia* var. *mandschurica* Fixsen, 1887 и *Melitaea parthenie latefascia* Fixsen, 1887; из Японии – *Melitaea nippona* Butler, 1878 и т.д., многие из которых впоследствии сведены в синонимы. Причиной такого большого количества описаний являлась высокая степень изменчивости крылового рисунка, на основании которого и описывались многочисленные вариации.

Существенный вклад в изучение шашечниц внес немецкий энтомолог О. Штаудингер: благодаря его трудам изучение группы приобрело бóльшую системность. В работах этого исследователя было описано немало таксонов из различных регионов Палеарктики: *Melitaea athalia caucasica* Staudinger, 1871 из Азербайджана, *M. parthenie alatauica* Staudinger, 1881 из Джунгарского Алатау, *M. aurelia mongolica* Staudinger, 1892 и *M. athalia kenteana* Staudinger, 1898 из Кентея, *M. aurelia amurensis* Staudinger, 1892 с Амура. О. Штаудингер совместно с Г. Ребелем выпустили каталог палеарктической фауны чешуекрылых (Staudinger, Rebel, 1901), где ими приведено пять видов *Melicta* (в составе *Melitaea*): *M. deione*, *M. athalia*, *M. aurelia*, *M. parthenie* (ныне *M. parthenoides*) и *M. asteria*. Использование только внешних признаков (окраски крыла) в систематике такой изменчивой группы, как шашечницы привело к тому, что многие виды рассматривались авторами в качестве внутривидовых форм довольно далеких от них таксонов. Например, *M. orientalis* (ныне *M. menetriesi*) трактовался в качестве вариации *M. athalia*, *M. varia* – в качестве вариации *M. parthenoides*, а *M. britomartis* и *M. plotina* – в качестве вариаций *M. aurelia*. Подобная проблема была характерна для всех работ «догенитального» периода.

Основополагающей работой по дневным бабочкам в ту эпоху стала работа А. Зейца «Die Gross-Schmetterlinge der Erde» (Seitz, 1908). Автор привел характеристику и данные по распространению представителей рода *Melitaea* с рисунками высокого качества в отдельных таблицах. Зейц пользовался понятием «Formenkreis» (круг форм) и в пределах шашечниц рассматриваемой нами группы им было выделено более тридцати различных форм, среди которых фигурировали названия большинства известных в настоящее время видов: *aurelia*, *britomartis*, *athalia*, *caucasica* (ныне *caucasogenita*), *orientalis* (ныне *menetriesi*), *alatauica*, *deione*, *parthenie* (ныне *parthenoides*), *varia*, *plotina*, *asteria* и *altaica* (ныне *rebeli*). Таксон *ambigua* рассматривался А. Зейцем как абберация, что было основано на мнении О. Штаудингера (Staudinger, 1892).

1.2. Изучение шашечниц подрода *Melicta* в первой половине XX века: развитие применения признаков гениталий самцов

Новаторской работой по систематике шашечниц, где были использованы морфологические признаки полового аппарата самцов следует считать публикацию К. Н. фон Гормузаки (Hormuzaki, 1911). Автор впервые привел изображения гениталий *Melitaea athalia* и *M. aurelia* и на основе их морфологических отличий сделал некоторые номенклатурные перестановки: отнес описанный ранее таксон *M. aurelia dictynnoides* Hormuzaki, 1898 к *M. athalia*. Успех подобных методических новаций подтолкнул и других исследователей применять признаки строения полового аппарата для систематики такой сложнейшей группы чешуекрылых, как шашечницы. Советский зоолог П.П. Сушкин (Sushkin, 1913) опубликовал труд по шашечницам, где, как и К. Н. фон Гормузаки, привлек строение полового аппарата самцов. Автор дал подробные описания гениталий самцов *Melitaea athalia*, *M. aurelia*, *M. britomartis*, *M. plotina* и *M. alatauica*, снабдив их детальными рисунками хорошего качества. Также в

данную работу П. Сушкин добавил определительный ключ, основанный на строении полового аппарата самцов.

В то же время, некоторые выразители политипической концепции вида продолжали использовать в своих работах исключительно признаки рисунка крыла, придавая им большое значение и описывая в качестве новых таксонов сколь либо отличающиеся популяции, поэтому тенденция многочисленных описаний сохранялась. Такой стратегии придерживался, например, немецкий исследователь Х. Фрушторфер, одной из наиболее известных публикаций которого является работа по *M. athalia* и *M. aurelia* (Fruhstorfer, 1917), где автор обобщил имеющиеся сведения по этим видам, привел перечень внутривидовых таксонов и описал множество новых. Ранг некоторые из описанных им в более ранних работах таксонов на сегодняшний момент повышен до видового, например, *M. athalia celadussa* Fruhstorfer, 1910 (ныне *M. celadussa*).

Обзор исследователей первой половины XX века, внесших вклад в изучение шашечниц рассматриваемой группы, был бы неполным без имени Ш. Обертюра – потомственного лепидоптеролога, коллекция которого в 1916 году являлась второй в мире по своей величине. Автор описал десятки новых видов чешуекрылых, главным образом из Северной Африки и Китая. Из Алжира им описан единственный известный с Африканского континента таксон подрода *Mellicta* – *M. deione nitida* Oberthür, 1909.

Использование метода препарирования гениталий открыло в систематике шашечниц новые горизонты для исследований, например, изучение вопросов взаимоотношения между близкими видами и их гибридизации. Подобными проблемами занимался Ж.Л. Реверден – швейцарский хирург, посвятивший остаток своей жизни бабочкам. Им были опубликованы работы по систематике *M. athalia* и близких таксонов (Reverdin, 1920, 1922). Автор изучал различия между *M. athalia* и *M. pseudoathalia* (ныне *M. celadussa*), и на основании признаков строения полового аппарата самцов рассматривал *M. pseudoathalia* как самостоятельный вид. Также им были найдены особи, имеющие промежуточное строение гениталий, и в результате этого поставлен вопрос о гибридизации

данных видов, к изучению которого позже подключились и другие авторы (Beuret, 1931, 1933; Giese, 1933; Bourgogne, 1953). Благодаря их работам на территориях Австрии, Италии, Швейцарии и Франции, установлена зона контакта *M. athalia* и *M. celadussa*, где обитают бабочки с промежуточным строением полового аппарата. Одним из авторов данных исследований являлся известный французский энтомолог Г. Бейрет, описавший немало таксонов разных групп чешуекрылых. Им были детально изучены преимагинальные стадии *M. athalia* и *M. celadussa* и найдены хорошие отличия яиц, гусениц и куколок этих видов (Beuret, 1933).

В тот период изучением шашечниц данной группы (в рамках региональных работ) занимались и японские исследователи. К ним можно отнести энтомолога Ш. Мацумуру. В своем труде, посвященном бабочкам Сахалина (Matsumura, 1925) автор описал таксон *M. athalia sachalinensis*, а в работе по бабочкам Кореи (Matsumura, 1929) – *M. athalia conica* и *M. athalia flavescens*. Позже все эти таксоны были отнесены к *M. ambigua*. Среди лепидоптерологов того времени следует также упомянуть советского ученого М.А. Рябова, который посвятил жизнь изучению бабочек Кавказа. Им был собран обширный материал по булавоусым чешуекрылым, в том числе из труднодоступных мест. В своей работе, посвященной чешуекрылым горных степей Северного Кавказа (Рябов, 1926) автор привел описание *Melitaea aurelia ciscaucasica* из Северной Осетии. Двадцать лет спустя польскими учеными (Wojtusiak, Niesiolowski, 1946) также из Северной Осетии был описан подвид *M. aurelia albimacula*, который часто рассматривается в качестве синонима *ciscaucasica*.

Этапной работой по шашечницам данной группы стал капитальный труд флорентийского врача и исследователя Р. Верити, по сути представляющий собой первую ревизию подрода *Mellicta* (Verity, 1940). На основании строения гениталий самцов автор обозначил в составе рода *Melitaea* так называемую «*athalia*-group» – комплекс шашечниц, которых мы относим к подроду *Mellicta*. Позже он выделил данную группу в самостоятельный род *Athaliaeformia* Verity, 1950, однако это нововведение не закрепилось в научной литературе. На основании строения

копулятивного аппарата самцов и крыловой окраски Р. Верити систематизировал описанные ранее формы и выделил немало собственных внутривидовых таксонов. Внутривидовые таксоны автор обозначил термином «раса», под которым он понимал совокупность особей из определенного локалитета, обладающих определенным фенотипом. Несомненным достоинством данного труда является наличие в нем фотографий внешнего вида и гениталий самцов каждой рассматриваемой автором «расы». Также Р. Верити произвел ряд таксономических преобразований, к основным из которых относится повышение статуса *M. ambigua* до видового. Автор выделял в качестве отдельной расы фактически каждую изученную популяцию, в связи с чем образовалось огромное количество новых таксонов, подавляющее большинство которых позже было сведено в синонимы. В своей более ранней работе (Verity, 1930) Р. Верити дал новое название *Melitaea athalia caucasogenita* описанной ранее *Melitaea athalia caucasica* Staudinger, 1871 в связи с омонимией.

1.3. Изучение подрода *Mellicta* во второй половине XX века

Авторитетнейшей фигурой в познании шашечниц стал английский врач и исследователь Л.Г. Хиггинс, посвятивший изучению Melitaeini много лет и выпустивший по ним ряд работ, которые до сих пор рассматриваются в качестве основополагающих. В 1941 году вышла его работа «An illustrated catalogue of the Palaearctic Melitaea (Lepidoptera, Phopalocera)» (Higgins, 1941), где автор привел описание основных признаков трибы Melitaeini, куда он включил палеарктические роды *Melitaea* и *Mellicta*, голарктический род *Euphydryas* и еще несколько родов Нового Света. В данной работе Л.Г. Хиггинс подробно описал строение копулятивных органов *Melitaea*, дав свою терминологию ряду половых структур и указав отличия *Melitaea* от родов *Mellicta* и *Euphydryas*. В 1955 году вышла его основная работа по роду *Mellicta* «A descriptive catalogue of the genus *Mellicta* Billberg (Lepidoptera, Nymphalidae) and its species, with supplementary notes on the

genera *Melitaea* and *Euphydryas*» (Higgins, 1955). В этом труде Л.Г. Хиггинс очертил признаки рода *Mellicta*, подчеркнув, что его надо рассматривать отдельно от *Melitaea*. Автор аргументировал свою позицию в первую очередь отличиями *Mellicta* от *Melitaea* в строении копулятивного аппарата самцов, а также разницей в их географическом распространении: большинство видов рода *Melitaea* обитают в аридных регионах и центр их видового разнообразия лежит в горных регионах Средней Азии, в то время как представители рода *Mellicta* предпочитают более северные широты и летают на различных типах лугов, лесных полянах и в балках. В данной ревизии Л.Г. Хиггинс выделил все известные виды, указал синонимию, определил таксономический статус всех описанных ранее форм, привел морфологические очерки видов и подвидов, рисунки гениталий самцов данной группы, а для некоторых видов и самок. Кроме того, Л.Г. Хиггинс указал все известные на тот момент данные по биологии, преимагинальным стадиям и географическому распространению видов рода *Mellicta*. И, наконец, в данной работе автором был описан ряд новых таксонов: *Mellicta aurelia distans* Higgins, 1955 с Тянь-Шаня, *M. centralasiae kolymskya* Higgins, 1955 из Северо-Восточной Якутии и *M. athalia reticulata* Higgins, 1955 с Алтая. Таким образом, Л.Г. Хиггинс выделял следующие двенадцать видов рода *Mellicta*: *M. athalia*, *M. deione*, *M. britomartis*, *M. plotina*, *M. asteria*, *M. rebeli*, *M. alatauica*, *M. aurelia*, *M. centralasiae*, *M. menetriesi*, *M. parthenoides* и *M. varia*. Несмотря на свое основополагающее значение для систематики шашечниц *Mellicta* монография Л.Г. Хиггинса в настоящее время является устаревшей по ряду пунктов. Например, автор рассматривал некоторые виды группы *athalia* в качестве одного (*M. athalia*, *M. celadussa* и *M. ambigua*), а их отличия в гениталиях самцов трактовал как высокую изменчивость структур, которым он приписывал низкое таксономическое значение. Стоит подчеркнуть, что недооцененность значения тех или иных генитальных элементов для систематики была вызвана в частности отсутствием информации об их функциях. Также следует отметить, что в работе уделяется мало внимания половому аппарату самок: приведены рисунки некоторых (преимущественно европейских) видов без указания их диагностических

признаков и изменчивости. Кроме того, в ряде случаев встречаются неточности при указании типовых местонахождений, которые в дальнейшем закрепились в научной литературе при «эстафетном» цитировании. И наконец за прошедшие десятилетия накопилось много новых данных по рассматриваемой группе шашечниц и их таксономическое разнообразие заметно увеличилось.

Позже Л.Г. Хиггинс изменил систему рода *Euphydryas*, разделив его на четыре рода – *Euphydryas*, *Hypodryas*, *Occidryas* и *Eurodryas* (Higgins, 1978), а также систему рода *Melitaea*, разделив его на три рода – собственно *Melitaea*, *Didymaeformia* Verity, 1950 и *Cinclidia* Hübner, 1819 (Higgins, 1981). Систему рода *Mellicta* автор оставил без изменений.

После работы Л.Г. Хиггинса название *Mellicta* не сразу стало использоваться в научной литературе. Так, например, румынский энтомолог Е.В. Никулеску (Niculescu, 1964) рассматривал роды *Mellicta* и *Euphydryas* в составе рода *Melitaea*. Автором составлен определительный ключ, в котором использованы признаки строения гениталий самцов, окраски крыла и ряд других внешних признаков. Никулеску восстановил видовой статус таксона *ambigua*, который Л.Г. Хиггинс трактовал как подвид, однако при этом объединил вид *M. britomartis* с *M. athalia*, поскольку посчитал их различия в гениталиях самцов ненадежными.

Необходимо отметить работы, посвященные *M. athalia*, *M. aurelia* и *M. britomartis*, где были приведены цветные изображения преимагинальных стадий (Urbahn, 1952), а также самцов и самок, но без обозначения видовых признаков (Urbahn, 1952; Issekutz, Kovacs, 1954).

Во второй половине XX века стали появляться публикации, затрагивающие изменчивость гениталий самцов отдельных видов *Mellicta*. Р. Адженджо (Agenjo, 1974) опубликовал труд, посвященный *M. celadussa*, *M. deione* и *M. parthenoides*, где рассматривал внутривидовую изменчивость их гениталий на территории Испании.

В XX веке для изучения шашечниц начали привлекаться и цитогенетические исследования. Так, для *M. varia* и *M. athalia* было установлено

по 31 паре хромосом (Federley 1938, Lesse, 1960), а для *M. aurelia* – 32 (Lorkovic, 1941).

Одним из основных направлений лепидоптерологии второй половины XX века стал выход монографий по региональной фауне с учетом современных данных. В СССР одним из основоположников данного направления стал А.И. Куренцов – энтомолог и биогеограф, основатель дальневосточной школы энтомологов. В 1970 году вышел его труд «Булавоусые чешуекрылые Дальнего Востока СССР (определитель)». Автор посчитал нецелесообразным выделение родов *Euphydryas* и *Mellicta* и рассматривал их представителей в составе рода *Melitaea*, при этом отмечая гетерогенность группы. В работе приведен определительный ключ до вида, сопровождаемый изображениями гениталий самцов дальневосточных представителей рода *Melitaea*. Также А.И. Куренцов представил видовые очерки, включающие информацию о распространении, биологии и замечания по систематике. Для данного региона приведено пять видов подрода *Mellicta* – *M. athalia*, *M. britomartis*, *M. plotina*, *M. menetriesi* и *M. centralasiae*, причем *M. ambigua* и близкие к нему таксоны автор рассматривал в качестве подвидов *M. athalia*. С А.И. Куренцовым тесно сотрудничал А.Е. Штандель. Одной из его важных и объемных работ является публикация «Дневные бабочки (Lepidoptera, Rhopalocera) Алтая» (Штандель, 1957), основанная как на сборах автора, так и на сборах других исследователей. Роды *Mellicta* и *Euphydryas* включены автором в состав *Melitaea*. Для Алтая приведено четыре вида *Mellicta*, установлены их сроки лёта и численность на Алтае.

В 1972 году вышел «Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) фауны СССР» Ю.П. Коршунова – основателя коллекции дневных бабочек Сибирского Зоологического музея. Род *Euphydryas* рассматривался автором отдельно, а *Mellicta* – в качестве подрода *Melitaea*. Эти роды были включены автором в подсемейство Argynninae. Для территории СССР Ю.П. Коршунов привел девять видов *Mellicta*. Совместно с П.Ю. Горбуновым он рассматривал таксон *centralasiae* Wnukowsky, 1929 в качестве подвида *M.*

menetriesi Caradja, 1895 (Коршунов, Горбунов, 1995), основываясь на отсутствии значимых различий в гениталиях самцов.

После монографии Куренцова опубликовано еще несколько обстоятельных трудов, посвященных булавоусым бабочкам различных регионов Палеарктики с изображениями полового аппарата самцов (Некрутенко, 1985; Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Коршунов, Горбунов, 1995) и самок (Некрутенко, 1985). В работе Ю.П. Некрутенко по бабочкам Крыма приведено изображение гениталий самки единственного обитающего в Крыму вида подрода *Mellicta* – *M. aurelia*.

Активное изучение лепидоптерофауны бывшего СССР привело к выходу описаний новых таксонов. Среди шашечниц подрода *Mellicta* были описаны: *Melitaea aurelia petricola* Nekrutenko, 1978 из Крыма, *Mellicta athalia hyperborea* Dubatolov, 1997 из Магаданской области, *Mellicta plotina standeli* Dubatolov, 1997 и *Melitaea menetriesi westsibirica* [Korshunov et Dubatolov], 1998 из Новосибирской области. Появление значительного количества новых таксонов бабочек привело к тому, что существующий каталог Ю.П. Коршунова (1972) стал в определенной степени устаревшим. В.К. Тузов опубликовал список булавоусых чешуекрылых бывшего СССР (Tuzov, 1993), где для каждого вида привел подвидовую структуру и полную синонимию. Представителей рода *Mellicta* автор рассматривал в составе рода *Melitaea*. В списке представлены одиннадцать видов данной группы. Любопытно отметить, что таксон *reticulata* Higgins, 1955 рассматривался автором в качестве самостоятельного вида, тогда как другие исследователи считали его подвидом *M. athalia*.

Европейские авторы также выпустили ряд региональных работ, в которых дополнили и обобщили существующие данные по распространению и биологии булавоусых бабочек в Европе (Varga, 1957; Higgins, Riley, 1970; Manley, Allcard, 1970; Higgins, 1975; Tolman, 1997 и др.).

В 1995 году вышла книга Г. Хессельбарта с соавторами, посвященная бабочкам Турции, где шашечницы подрода *Mellicta* рассматриваются в качестве «*athalia*-Artengruppe» (Hesselbarth et al., 1995). Для Турции приводится три таксона

данной группы – *M. athalia*, *M. caucasogenita* и *M. aurelia ciscaucasica*. Авторами указана синонимия, приведены данные по биологии, распространению и преимагинальным стадиям, а также даны цветные фотографии внешнего вида. Недостатком работы является отсутствие изображений гениталий шашечниц подрода *Mellicta*, что необходимо для их надежной видовой идентификации.

Резюмируя взгляды различных авторов на статус таксона *Mellicta* во второй половине XX века, можно заключить, что они не являлись устоявшимися. Одни исследователи, следуя концепции Хиггинса, трактовали *Mellicta* в качестве самостоятельного рода (Varga, 1969; Kovacs, 1986; Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Tolman, 1997), другие – в качестве подрода или видовой группы в составе рода *Melitaea* (Куренцов, 1970; Agenjo, 1974; Кумаков, Коршунов, 1979; Некрутенко, 1985; Hesselbarth et al., 1995).

1.4. Изучение подрода *Mellicta* в XXI веке

Начало XXI века ознаменовало собой внедрение в изучение систематики шашечниц молекулярно-генетических методов, появление которых находило все более широкое применение в разных группах живых организмов. В первую очередь это касалось технологии ДНК-штрихкодирования, разработанной П. Эбером (Hebert et al., 2003) и основанной на использовании нуклеотидной последовательности фрагмента гена COI для идентификации видов. Данный метод был успешно опробован и на шашечницах (Wahlberg, Zimmermann, 2000; Leneveu, Chichvarkhin, Wahlberg, 2009; Long et al., 2014). В исследования вошли основные виды *Mellicta*, без включения наиболее спорных таксонов, и полученные данные показали перспективность этого метода для видовой идентификации в данной группе. Вторым важным моментом применения баркодинга стали филогенетические результаты, показавшие что при выделении *Mellicta* в самостоятельный род остальные *Melitaea* становятся парафилетической группой. В итоге тенденция рассматривать *Mellicta* внутри большого рода *Melitaea*

усилилась (Gorbunov, Kosterin, 2007; Яковлев, 2007; Oorschot, Coutsis, 2014; Tahami et al., 2021 и др.). Стоит отметить, что в начале нового тысячелетия молекулярно-генетические и морфологические исследования шашечниц подрода *Mellicta* шли разными путями, соответственно отсутствовали работы, которые бы включали оба подхода.

В 2000 году вышел второй том монографии, посвященной дневным чешуекрылым России и сопредельных территорий, в который вошли данные по семейству Nymphalidae (Tuzov et al., 2000). Эта коллективная монография стала своего рода итоговой работой российских лепидоптерологов за последние десятилетия. Раздел по роду *Mellicta* был написан А.Л. Девяткиным, который привел одиннадцать видов данной группы, указав для каждого подвидовую структуру, синонимию, сведения о распространении и биологии, а также отличия от близких таксонов. Работа снабжена иллюстрациями полового аппарата самцов и цветными фотографиями экземпляров из различных локалитетов. Гениталии самок в работе не затрагивались. Несмотря на то, что данный труд стал этапным в изучении шашечниц *Mellicta* в тот период времени, автор отметил недостаточную изученность многих таксонов. Таксон *westsibirica* Korshunov, 1998 рассматривался Девяткиным в качестве отдельного вида, объединенного вместе с *M. menetriesi* Caradja, 1895, *M. centralasiae* Wnukowsky, 1929 и *M. rebeli* Wnukowsky, 1929 в видовой комплекс *menetriesi*. При этом автор подчеркнул, что группа является крайне сложной и для прояснения статусов данных таксонов нужны дополнительные исследования. Стоит отметить, что единого мнения о статусах вышеперечисленных таксонов нет до сих пор. Кроме того, Девяткин высказал мнение, что популяции трансевразиатского *M. britomartis* могут быть не одним видом, что также требует дополнительных исследований.

После данной монографии вышло еще несколько книг, посвященных бабочкам России (Gorbunov, 2001) и ее отдельных регионов (Коршунов, 2000, 2002; Дубатолов и др., 2005; Львовский, Моргун, 2007), где для шашечниц подрода *Mellicta* приводятся рисунки гениталий самцов. В работах Коршунова имеются также рисунки преимагинальных стадий, а в книге В.В. Дубатолова и соавторов

представлен определительный ключ по самкам пяти дальневосточных видов *Mellicta*: *M. athalia*, *M. ambigua*, *M. britomartis*, *M. plotina* и *M. menetriesi*, однако без иллюстративного сопровождения. Появилось немалое количество книг по бабочкам различных регионов Палеарктики с цветными изображениями внешнего вида, но без включения генитальных структур (Tshikolovets et al., 2002; Tshikolovets, 2003; Горбунов, Ольшванг, 2007, 2008; Tshikolovets et al., 2009 a, b; Tshikolovets, 2011; Жданко, Казенас, 2014; Tshikolovets et al., 2016). В некоторых из упомянутых источников можно встретить необоснованные номенклатурные акты, осуществленные без изучения соответствующего материала, например, сведение таксона *Melitaea aurelia distans* (Higgins, 1955) в синонимы к *M. alatauica* Staudinger, 1881 (Tshikolovets et al., 2016).

Отдельно стоит упомянуть монографию Ю. Игараши, посвященную бабочкам Центральной Монголии (Igarashi, 2001). Для рассматриваемой территории автор приводит семь видов *Mellicta*. Достоинством этой работы являются новые данные по биологии и цветные фотографии, в том числе преимагинальных стадий. Явным недостатком послужил тот факт, что автор не использовал строение гениталий для видовой идентификации, в результате чего работа содержит ошибки. Например, для таксона *M. aurelia distans*, который распространен в Северно-Западном Тянь-Шане и в Монголии отсутствует, приведены изображения, явно относящиеся к *M. centralasiae* Wnukowsky, 1929, а для *M. plotina* приведены изображения *M. britomartis*.

В относительно новой монографии по нимфалидам Китая (Lang, 2012) также встречаются ошибки в идентификации шашечниц *Mellicta*. Одним из примеров является указание *M. rebeli* для Китая, где в качестве гениталий этого вида приведена иллюстрация полового аппарата *M. britomartis*.

Благодаря новым экспедициям в труднодоступные и малоизученные места был осуществлен ряд интересных находок. С.В. Чуркин и А.Л. Девяткин (Churkin et Devyatkin, 2005) опубликовали описание *M. rhea* из Юго-Западной Монголии, систематически близкого к *M. rebeli*, рассматривая новый таксон, как «промежуточное звено» между *M. rebeli* и *M. alatauica*. Позже Р.В. Яковлев (2007)

описал два новых таксона – *Melitaea (Mellicta) elenae* из Западной Монголии и *Melitaea (Mellicta) menetriesi saurica* с Саура (Восточный Казахстан). В 2015 году С.А. Торопов и А.Б. Жданко обнаружили редкий и известный только по трем типовым экземплярам *M. aurelia distans* (Higgins, 1955) на территории Юго-Восточного Казахстана. Популяция этого редчайшего таксона была найдена в долине р. Баянкол (Торопов, Zhdanko, 2015). Статусы вышеперечисленных таксонов не нашли единства во взглядах исследователей и трактуются по-разному, вплоть до сведения в синонимы.

В 2008 году вышел «Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России». Каталог представляет собой масштабный труд большого числа российских лепидоптерологов под редакцией С.Ю. Синёва. Каталог был переиздан в 2019 году, и периодически выходят его обновленные версии в электронном виде. Шашечницы *Mellicta* представлены в каталоге в качестве подрода в составе *Melitaea*. Для России приведено семь видов *Mellicta*, с указанием распространения по регионам страны. К недостаткам каталога по изучаемой группе стоит отнести отсутствие учета современных данных о распространении *Mellicta* на территории России.

Применение молекулярно-генетических методов в систематике и видовой идентификации продолжило свое развитие и появились работы, посвященные баркодингу дневных чешуекрылых в центральноазиатском (Lukhtanov et al, 2009) и европейском (Dincă et al., 2021) регионах, куда помимо прочих бабочек был включен и ряд видов *Mellicta*. Появились также публикации, содержащие детальные исследования по отдельным видам шашечниц подрода *Mellicta*, затрагивающие сочетание морфологических и молекулярно-генетических методов. Так, в работе венгерских авторов (Batori et al., 2012a) рассматривалась морфологическая и генетическая дифференциация популяций *M. athalia* в Карпатском бассейне. Следует отметить недавнюю публикацию (Tahami et al., 2021) по *M. athalia* и *M. celadussa* на территории Европы, которые рассматриваются как парапатрические виды с зоной гибридизации в условиях вторичного контакта. В работе на основе генетических и морфологических данных

показана интрогрессия между этими видами, и предложены сценарии их исторической эволюции.

Вышли работы, посвященные детальному изучению крылового рисунка ряда видов подрода *Mellicta* с использованием морфометрии (Batori et al.; 2012b, Jugovic, Koren, 2014), где сделаны очередные выводы о ненадежной идентификации по внешним признакам. Опубликованы исследования, касающиеся влияния климатических изменений на морфологию (Juhasz et al., 2016). Так, на примере *M. athalia* показано, что изменение климата не влияет на изменчивость генитальных признаков, однако фенотипически изменчивые признаки (например, окраска и размер крыла) могут изменяться под воздействием экологических факторов.

Был затронут вопрос взаимоотношения *M. menetriesi* и *M. aurelia* на стыке ареалов на территории Новосибирской области (Ивонин и др., 2013). На основании промежуточного строения гениталий в этом регионе, а также сообщений об аналогичном строении гениталий и в более восточных локалитетах авторами было принято решение рассматривать *M. menetriesi* и его внутривидовые таксоны в качестве подвидов *M. aurelia*. Данная концепция укрепилась в ряде последующих публикаций (Tschikolovets et al., 2016; Korb, Bolshakov, 2016).

Последней ревизией группы стала монография Оршота и Кутсиса (Oorschot, Coutsis, 2014), где шашечницы подрода *Mellicta* рассматриваются в качестве «*Melitaea athalia* group». В работе представлено пятнадцать видов данной группы. Для каждого вида приведен список синонимов, количество изученного материала, ссылки на иллюстрации в литературе, морфологическое описание, распространение и сведения по биологии, карты ареалов, а также цветные иллюстрации внешнего вида и рисунки гениталий самцов. Для некоторых видов авторы представили известные из литературы данные по хромосомному набору. К несомненным достоинствам этого труда стоит, в первую очередь, отнести богатый иллюстративный материал по гениталиям самцов. К недостаткам работы можно причислить отсутствие материала из ряда регионов, что отрицательно повлияло на некоторые таксономические заключения. Так, например, *M. rhea* был

необосновано сведен в синонимы к *M. alatauica*, хотя, как отметили сами авторы, экземпляры *M. rhea* не были ими исследованы. Также, авторы свели таксон *distans* в синонимы к *M. aurelia*, посчитав этикеточные данные ошибочными, что также было произведено без изучения соответствующего материала. Сравнительная морфология гениталий самок в данной монографии не затрагивались.

Подводя итог всему вышесказанному, можно заключить, что несмотря на большое количество работ, посвященных шашечницам подрода *Mellicta*, изученность группы является явно недостаточной. Резюмируем основные пробелы в изучении подрода *Mellicta*:

1. Нет ни одной работы, которая бы затрагивала комплексный анализ шашечниц рассматриваемой группы, включающий морфологический и молекулярный аспект. Если комплексный подход все же используется, то в отношении отдельных видов или видовых групп, но не в отношении подрода в целом. В работах, посвященных морфологии представителей подрода *Mellicta*, основной фокус сосредоточен на рисунке крыла и строении гениталий самцов, которые обсуждаются исключительно с систематической и диагностической точек. В публикациях по филогении шашечниц молекулярно-генетические данные приводятся без сравнительного анализа внешней морфологии и строения полового аппарата.

2. Не изучены функции структур их полового аппарата, в результате чего значение ряда морфологических признаков недооценено, что отрицательным образом влияет на таксономические решения;

3. Не разработана видовая идентификация по гениталиям самок, а для ряда видов изображения таковых в литературе и вовсе отсутствуют;

4. Недостаточно исследована внутривидовая изменчивость полового аппарата самцов в ряде регионов, изучение которой позволило бы сделать более качественные определительные ключи и повысить тем самым их надежность для видовой идентификации, а также прояснить спорные таксономические вопросы;

5. Молекулярные данные также были получены далеко не для всех представителей подрода, особенно это касается наиболее спорных и труднодоступных таксонов;

Таким образом комплексное изучение шашечниц данной группы в соответствии с вышеуказанными пунктами является важной и перспективной задачей.

ГЛАВА 2.

Материалы и методы

2.1. Материалы и использованные методы морфологических исследований

Сбор материала проводили с 2006 по 2023 год в экспедициях в следующие регионы: Московская, Тульская, Белгородская, Волгоградская, Новосибирская области, Республика Крым, Карачаево-Черкесская республика, Республика Дагестан, Республика Алтай, Приморский край, Армения, Сербия. Кроме того, были исследованы экземпляры, полученные от коллег и частных коллекционеров, а также коллекции следующих музеев и учебных заведений:

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;

Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва;

Государственный Дарвиновский музей, Москва;

Кафедра энтомологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва;

Всероссийский центр карантина растений, Московская область, п. Быково;

Сибирский зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск;

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток;

British Museum Natural History, Великобритания, Лондон;

Berliner Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Германия, Берлин;

Specola Museum, Италия, Флоренция.

Отлов шашечниц проводили традиционными методами, преимущественно энтомологическим сачком во время дневных экскурсий, после чего бабочек помещали в бумажные конверты и замаривали при помощи этилацетата в герметичной банке. При сборе материала отмечали дату, географическое положение места поимки, биотоп и высоту над уровнем моря. Последующее хранение материала осуществляли в конвертах или на ватных матрасиках. Размачивали экземпляры в эксикаторе, представляющем собой крупный пластиковый герметичный контейнер с водой, внутрь которого помещался маленький открытый контейнер с бабочками на фильтровальной бумаге. Расправление материала осуществляли традиционным способом при помощи энтомологических расправилок. Для приготовления препарата гениталий у каждого исследуемого экземпляра отделяли часть брюшка, несущую половой аппарат и помещали для мацерирования в 10%-ный раствор КОН или NaOH. Мацерирование осуществляли различными методами: при холодном способе брюшко выдерживали в щелочи до двух суток, при горячем – варили на спиртовой горелке в течение пяти минут. Кроме того, был использован термостат Biosan TDB-120 (тип «Dry Block» с блоком А-53), в котором пробирку с брюшком выдерживали 20-30 минут при температуре 70°C, а также термостат INB 400, где пробирку с брюшком выдерживали на нагревательном столике в течение семи часов при температуре 55°C. После извлечения из щелочи препараты очищали от мышечных и жировых тканей, промывали последовательно в воде и в 70%-ном этиловом спирте, помещали в блистер (или микропробирку), наполненный глицерином, и подкалывали под соответствующий коллекционный экземпляр. Кроме того, нами были изучены зафиксированные сухие пары *in copula Melitaea menetriesi* Caradja, 1895 и *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775), пойманные в природе. Для исследования наружного взаимодействия половых структур пары были изучены под бинокулярным микроскопом без воздействия мацерирующих агентов, а затем подвергались анатомированию после мацерации в 10% растворе КОН. Для исследования прозрачных плохо видимых генитальных структур использовали метод окрашивания фукорцином, изначально разработанный нами для гусениц

(Lovtsova et al., 2023). Для этого гениталии погружали на одну минуту в пробирку, наполненную фукорцином, после чего извлекали и исследовали под микроскопом. Визуализацию половых структур осуществляли при помощи зарисовки и фотографирования. На первом этапе исследований проводили зарисовку, которую осуществляли при помощи бинокулярного микроскопа МБС-1 с 8-кратным увеличением окуляра на 4-кратном – объектива простым карандашом на бумаге формата А4 с напечатанной сеткой, соответствующей сетке, встроенной в окуляр для соблюдения всех пропорций. После чего рисунки обводили черной ручкой и сканировали. На втором этапе исследований (при появлении соответствующих технических возможностей) выполняли фотографирование гениталий, которое проводили под стереомикроскопом Zeiss Stereo Discovery.V12 с использованием фотографической насадки и фотоаппарата Canon EOS 6D. Для фотографирования внешнего вида имаго использовали цифровую зеркальную камеру Canon EOS 6D с макрообъективом Canon EF 100 mm f/2.8L IS USM, которую закрепляли на штативе Manfrotto с плавной подачей вдоль оси оптической системы. Для равномерного безбликового освещения образцов применяли кольцевую вспышку Canon Macro Ring Lite. При фотографировании как гениталий, так и имаго делали серию кадров с различным положением точки фокусировки объектива. Серию кадров сшивали в специальной программе для фокус-стекинга (Zerene Stacker) для получения достаточной глубины резкости изображения. Финальную обработку полученного файла выполняли в программе Adobe Photoshop 2021.

Для описания хетотаксии были получены гусеницы первого возраста *M. athalia*, которых выводили из яиц, отложенных самками в пластиковый садок с перфорированной крышкой. Перед помещением в 70%-ный этанол гусениц предварительно фиксировали в кипятке в течение одной минуты во избежание потемнения и скручивания, после чего клали в пластиковые пробирки типа Eppendorf со спиртом и убирали в холодильник для хранения. Для обозначения щетинок была использована нумерация А.М. Герасимова (1952). Помимо *M. athalia* были изучены также гусеницы *M. interrupta* и представители рода *Euphydryas*. Всего было исследовано 20 гусениц.

Яйца для сканирующей электронной микроскопии получали как от живых самок, так и извлекали из сухого материала методом ферментативной обработки или обезжиривания брюшка самки (Junker et al., 2006). Затем яйца очищали от жирового налета и фиксировали в 75%-ном этаноле. Полученные яйца, а также гусениц первого возраста обезвоживали в этаноле возрастающей концентрации и ацетоне, затем высушивали в критической точке (Hitachi HCP-1) и покрывали золотом (Hitachi IB-3). Фотографии были сделаны с помощью сканирующего электронного микроскопа Jeol JSM-6380. Было изучено 44 яйца 8 видов шашечниц подрода *Mellicta* и 29 яиц 6 видов Melitaeini из других групп.

Матрицу состояний морфологических признаков строили в программе Mesquite 3.70. В качестве внешних групп были использованы представители подрода *Melitaea* – *M. cinxia* и *M. arcesia*. Филогенетические деревья были построены методом ближайшей экономии в программе TNT анализом Traditional search и в программе Asado (ver. 1.61) анализом Ratchet с числом репликаций 10000 с сохранением 10 деревьев после каждой репликации. Анализ проводили с равным весом всех отобранных признаков. Устойчивость полученных ветвлений проверялась методом bootstrap с числом репликаций 10000.

Были исследованы гениталии 1767 экземпляров подрода *Mellicta*. Были зарисованы гениталии для 719 экземпляров самцов, также было сделано более 1000 фотографий генитальных структур самцов и самок. Было исследовано 37 типовых экземпляров, принадлежащих к десяти таксонам. Кроме того, было исследовано 103 экземпляра, относящихся к другим группам *Melitaea*, а также к родам *Euphydryas*, *Chlosyne* и *Tegosa* в качестве сравнительного материала. Этикеточные данные всего изученного материала приведены в Приложении А. Перечисление исследованного материала с территории России приводится в соответствии с региональным делением, принятым в Каталоге чешуекрылых России (Синев и др., 2019), затем с территориями других стран с запада на восток.

Терминология генитальных структур дана по Хиггинсу (Higgins, 1941, 1955) и Некрутенко (1985), крылового рисунка – по Некрутенко (1985). Для структур с

отсутствующей терминологией была специально разработана собственная терминология.

2.2. Молекулярно-генетические методы

Выделение ДНК, амплификация и секвенирование

На первом этапе молекулярно-генетических исследований образцы отправляли на выделение и секвенирование ДНК в Канадский Центр ДНК-штрихкодирования. Для этого у каждого экземпляра отделяли по одной ноге и помещали в индивидуальную пробирку типа Эппендорф (Eppendorf) со спиртом (96%-ный р-р). Выделение ДНК, амплификация фрагмента гена первой субъединицы цитохром *c*-оксидазы (COI) и его секвенирование проводились по стандартным методикам (Hebert et al., 2003) с использованием праймеров Lер – F / Lер – R (Ivanova et al., 2006).

На втором этапе исследований выделение и амплификацию фрагмента гена первой субъединицы цитохром *c*-оксидазы (COI) и его секвенирование проводили на базе Всероссийского центра карантина растений (ФГБУ «ВНИИКР»), а также в Лаборатории молекулярной генетики Московского физико-технического института (МФТИ) и на базе Отделения кариосистематики Лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН. Часть сиквенсов брали из молекулярно-генетических баз данных – GenBank и BOLD (National Center for Biotechnology Information, 2024; Barcode of Life Data System, 2024). Данные о каждом исследованном образце, включая место проведения исследований, представлены в Приложении А, таблицах А1-А2.

В качестве образцов для молекулярно-генетических исследований во всех случаях использовали ноги.

На базе ФГБУ «ВНИИКР» ДНК выделяли с использованием набора для выделения ДНК D1Atom™ DNA Prep фирмы «Изоген» (Россия) согласно инструкции фирмы производителя. Данный набор основан на применении реагента с гуанидинтиоцианатом, предназначенного для лизиса клеток, солюбилизации

клеточного дербиса и денатурации клеточных нуклеаз. В присутствии лизирующего реагента ДНК сорбируется на NucleoS-сорбенте, после чего легко отмывается от белков и солей спиртовым раствором. Элюированная с сорбента ЭкстраГеном Е или бидистиллированной деионизированной водой ДНК может быть использована для проведения ПЦР и других молекулярных исследований.

В реакцию амплификации брали по 0,1 мкг выделенной тотальной ДНК. Для получения ПЦР-продуктов использовали прямой праймер LCO1490 (5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3') и обратный праймер HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3') (Folmer et al., 1994), комплементарные участку митохондриального гена цитохромоксидазы I (COI) на термоциклере Veriti™ (Applied Biosystems, США). Для постановки ПЦР использовали набор ScreenMix-HS («Евроген», Москва).

Условия ПЦР: – один цикл: предварительная денатурация 1 мин при 94°C; – пять циклов: 1 мин при 94°C; 1 мин 30 сек при 45°C; 1 мин 30 сек при 72°C; – 35 циклов: 1 мин при 94°C; 1 мин 30 сек при 54°C; 1 мин при 74°C; 36 – финальный цикл: 5 мин при 72°C.

Для визуализации результатов ПЦР проводили горизонтальный электрофорез в 1%-ном агарозном геле с добавлением бромистого этидия (EtBr) до концентрации 0,5 мкг/мл. Для приготовления геля и проведения электрофореза применяли 1xTAE буфер (0,04 М Трис-ацетат, 2 мм ЭДТА, рН 8,0). Электрофорез осуществляли с помощью высоковольтного источника тока при 220 мА и 140V в течение 40 минут. Полосы продукта амплификации в геле идентифицировали в ультрафиолете с длиной волны 254 нм. Очистку ПЦР-продукта для секвенирования проводили с применением набора CleanUp mini kit («Евроген», Москва) в соответствии с инструкциями фирмы-производителя.

На базе МФТИ выделение ДНК проводили методом экстракции ДНК из широкого спектра объектов с помощью обработки солями аммония, разработанным К.В. Сидоруком и соавторами (Сидорук и др., 2020) с использованием набора для выделения геномной ДНК (ООО «Биофизтех»,

Долгопрудный) в соответствии с инструкциями производителя. Образцы гомогенизировали с помощью пестика для пробирок типа Eppendorf в буфере STE. 10–50 мг полученной массы ресуспендировали в 200 мкл 6 М ацетата аммония; инкубировали при комнатной температуре 10 мин. Осаждали клетки центрифугированием и ресуспендировали в 600 мкл лизирующего буфера (1% SDS, 10 mM TrisHCl, 20 mM ЭДТА, pH 8)³, помещали на водяную баню и инкубировали при 65 °С в течение 10 мин. К препарату добавляли 200 мкл 7,5 М раствора ацетата аммония и перемешивали, переворачивая пробирку. Инкубировали при комнатной температуре в течение 5 мин, добавляли 100 мкл хлороформа, перемешивали на шейкере (Heidolph ReaxTop, Германия) 1–2 сек и центрифугировали. Супернатант переносили в новую пробирку, осаждали ДНК добавлением 600 мкл изопропилового спирта; инкубировали при комнатной температуре в течение 10 мин и собирали осадок ДНК центрифугированием в течение 10 мин. Осадок дважды промывали 70%-ным этанолом, подсушивали и растворяли в 50–100 мкл деионизованной воды или буфера TE.

Для амплификации и анализа последовательности фрагмента гена COI использовали праймеры LCO 1490 (GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) и HCO 2198 (TAAACTTCTGGATGTCCAAAAAATCA) (Folmer et al., 1994). Амплификацию ДНК проводили с использованием полимеразной смеси ScreenMix-HS («Евроген», Москва) при помощи амплификатора «ТЕРЦИК» («ДНК-Технология», Россия). Условия ПЦР: один цикл: предварительная денатурация 5 мин при 95°С; 33 цикла амплификации: денатурация при 95°С 20 секунд; отжиг праймеров 52°С 20 сек; элонгация 72°С 1 мин, финальная элонгация 72°С 3 мин; охлаждение 4°С. Контроль продуктов амплификации проводили в 1 % агарозном геле, очистку ДНК – с помощью набора CleanUp mini («Евроген», Москва) согласно рекомендациям производителя. Кроме того, на базе МФТИ в качестве дополнительного молекулярно-генетического маркера был амплифицирован фрагмент рибосомального гена 18S длиной 814 п.н. при помощи праймеров, разработанных И.В. Мануховым и А.А. Кудрявцевой: 18SMKF

(CGGGTTCGATGAAGAACGCAGTTAA)

и

18SMKR

(TCGCTCGCCGCTACTAAGGAAAT).

На базе Отделения кариосистематики Лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН выделение ДНК осуществляли с помощью СТАВ буфера по следующей схеме. На первом этапе образцы инкубировали в растворе, содержащем 2 мкл протеиназы К (20 нг\мкл) и 400 мкл СТАВ буфера в течение суток при температуре 56° С. На следующем этапе добавляли хлороформ и центрифугированием разделяли фазы нуклеиновых кислот, белков и других высокомолекулярных соединений. Нуклеиновые кислоты переносили в отдельную пробирку и очищали изопропанолом и этанолом. После очистки и высушивания, ДНК растворяли в дважды дистиллированной автоклавированной воде (ddH₂O). Наличие ДНК в образцах и степень её деградации проверяли на 1,5% агарозном геле. Концентрация ДНК в образцах измеряли при помощи спектрофотометра Eppendorf, при необходимости доводя до стандартной (50 нг\мкл) и в таком виде стоковые образцы хранили при температуре -20° С. Фрагмент гена COI длиной 658 п.н. амплифицировали с использованием пар праймеров LCO1490/HCO2198 (Folmer et al., 1994) и LepF/LepR (Hajibabaei et al., 2006). ПЦР-амплификацию проводили в реакционном объеме 25 мкл на образец. Каждая реакция содержала 1 мкл матричной ДНК (около 10–50 нг геномной ДНК), 1,3 мкл прямого и обратного праймеров, аликвотированных до стандартной концентрации 10 мкМ, 5 мкл 5× ScreenMix («Евроген», Москва, Россия) и 16,4 мкл ddH₂O. В случае старых образцов, ДНК которых сильно деградировала, полноразмерный ДНК-баркод был получен из двух перекрывающихся кусочков, которые были амплифицированы с помощью праймеров LCO+MH-MR1 и MH-MF1+HCO (Lukhtanov et al., 2009). Условия ПЦР: начальная денатурация при 95 °С в течение 5 мин, затем следовали 35 циклов денатурации при 94 °С в течение 30 сек, отжиг при 50 °С в течение 30 сек и элонгация при 72 °С в течение 1 мин с окончательной элонгацией при 72°С в течение 10 мин. Амплифицированные фрагменты очищали с использованием набора GeneJET (Thermo Fisher Scientifics, Уолтем, Массачусетс, США). Очистку

проводили согласно протоколу производителя. Контроль продуктов амплификации проводили в 1 % агарозном геле.

Секвенирование продуктов амплификации проводили по методу Сэнгера (Sanger et al., 1977) с обоих праймеров с использованием ДНК-секвенатора ABI PRISM 3500 xl.

Филогенетический анализ

Корректировку сиквенсных хроматограмм и их анализ проводили в программе Vector NTI 9. Множественное выравнивание последовательностей осуществляли в программе MEGA-X (Kumar et al., 2018) с использованием алгоритмов ClustalW и затем MUSCLE. Выбор модели нуклеотидных замен осуществляли в программе ModelFinder (Kalyaanamoorthy, 2017) с критерием Corrected Akaike Information Criterion (AICc) (Sugiura, 1978; Hurvich, Tsai, 1989) для улучшения выбора модели. В результате была использована модель General Time Reversible (GTR) (Tavaré, 1986) с оценённой долей неизменных участков (I) и изменением скорости среди участков, следующих гамма-распределению (Г) – GTR+I+Г. Итоговое выравнивание включало 126 последовательностей фрагмента гена COI и 10 последовательность фрагмента гена 18S рРНК. Полученные последовательности приведены в Приложении Е.

Филогенетические деревья строили, используя Байесовский подход (ВА) с помощью программы MrBayes3.2.7, а также методами максимальной экономии – Maximum Parsimony (MP) и максимального правдоподобия – Maximum Likelihood (ML) (Tamura, Nei, 1993; Kumar et al., 2018) в программе MEGAX. Расчет апостериорных вероятностей для ВА проводили методом Монте-Карло с четырьмя марковскими цепями (три разогретых и одна холодная) для 1.000.000 повторов с построением деревьев каждые 1000 итераций. Первые 25% деревьев были отброшены, остальные участвовали в построении консенсусного Байесовского дерева. Устойчивость ветвлений для ML и MP проверяли методом bootstrap анализа (10000 повторов) (Felsenstein, 1985). Генетические K2P-расстояния рассчитывали в

MEGA-X. В качестве внешней группы использовался вид из подсемейства Nymphalinae – *Nymphalis antiopa* (Linnaeus, 1758).

2.3. Применяемые принципы делимитации видов

Целесообразно определить критерии вида, применяемые нами в данной работе. Концепций вида существует множество. Наиболее популярными являются две группы концепций: варианты филогенетической концепции, рассматривающие вид как эволюционную линию, и варианты биологической концепции вида, согласно которой виды представляют собой группы скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп (в ряде случаев изоляция может быть неполной, но достаточной для предотвращения слияния двух групп в единый генетический пул) (Cracraft, 1989; Coyne, Orr, 2004; Лухтанов, 2019). Несмотря на разницу биологических и филогенетических концепций, на практике зачастую с применением тех и других делимитируются одни и те же единицы. Это вызвано тем, что репродуктивно совместимые филогенетические линии, эволюционируя отдельно, накапливают различия, которые приводят к репродуктивной изоляции, и наоборот – репродуктивно изолированные группы (которые не всегда бывают монофилетическими), возникшие в ходе симпатрического видообразования, в силу генетической изоляции эволюционируют отдельно и накапливают изменения, приводящие к появлению на филогенетическом дереве монофилетических групп (Лухтанов, 2019).

Мы анализировали таксоны с точек зрения обеих концепций. В первую очередь мы делимитировали виды, придерживаясь филогенетической концепции и в частности ее диагностической версии, согласно которой вид должен обладать одним или более уникальным диагностическим признаком (Cracraft, 1989; Rosser et al., 2015). К морфологическим данным мы подключали метод сравнения баркодов гена COI, и при их согласовании анализируемая группа популяций однозначно трактовалась нами как вид. Отдельного рассмотрения стоят

парапатрические виды, между которыми нередко случаи интрогрессии (Tahami et al., 2021). В случае подозрения на митохондриальную интрогрессию был дополнительно привлечен ядерный маркер 18S рРНК. Помимо морфологических и молекулярно-генетических данных мы старались учитывать зоогеографические и экологические данные.

Выделяемые на основе филогенетической концепции виды мы анализировали и с точки зрения биологической концепции. Трудности применения биологической концепции вызваны в первую очередь тем, что репродуктивная изоляция непосредственно наблюдается далеко не всегда, и мы можем судить о ней на основании косвенных свидетельств, например, на основании признаков презиготической и постзиготической репродуктивной изоляции. В нашей работе анализировались признаки возможной презиготической репродуктивной изоляции, а именно – структуры полового аппарата. Установление их функционального значения являлось отдельной задачей. Сочетание диагностического значения половых структур и их роли в презиготической репродуктивной изоляции хорошо согласовывает применение обеих видовых концепций. В случае неполной репродуктивной изоляции парапатрических видов, отличающихся строением гениталий, а также имеющих свои экологические и зоогеографические особенности, мы не объединяли их в один, а рассматривали как разные.

ГЛАВА 3

Общая характеристика подрода *Mellicta* и его отличия от других представителей *Melitaeini*

3.1 Систематическое положение

Триба *Melitaeini*, или шашечницы, куда входит изучаемая нами группа, относится к подсемейству *Nymphalinae* семейства *Nymphalidae* (Leraut, 1980, Harvey, 1991, Wahlberg et al., 2003; Freitas, Brown, 2004) или же рассматривается как собственное подсемейство *Melitaeinae* (Verity, 1950; Higgins, 1981; Некрутенко, 1985; Кузнецов, Стекольников, 2005; Колесниченко, 2007). Как и для всех нимфалид, для шашечниц характерна редукция передней пары ног. Голова гипогнатного типа, округлая, глаза голые, антенны с широкой булавой, достигают середины костального края переднего крыла. Ротовой аппарат представлен длинным, закрученным в спираль хоботком, что является типичным для дневных чешуекрылых. Рисунок у подавляющего большинства представителей *Melitaeini* сетчатый в виде пересекающихся линий и штрихов, из-за чего они и получили название «шашечницы».

Основными морфологическими отличиями шашечниц от других нимфалид являются резко модифицированные гениталии с редуцированным унксом (Кузнецов, Стекольников, 2005) и наличие мощного склеротизованного образования – рингуолла (*ringwall*), соединяющего латерально вальвы и придающего гениталиям цилиндрическую форму (Zander, 1903; Higgins, 1941; Колесниченко, 2007) (рисунок 3.1).

Шашечницы включают двадцать один род, почти все из которых сосредоточены в Новом Свете. В Палеарктике обитают только два рода – *Euphydryas* Scudder, 1872 и *Melitaea* Fabricius, 1807, причем первый является голарктическим, второй – исключительно палеарктический. Род *Euphydryas* дифференцируется на четыре подрода – номинативный, *Hypodryas* Higgins, 1978,

Occidryas Higgins, 1978 и *Eurodryas* Higgins, 1978. В Палеарктике обитают подроды *Eurodryas* и *Hypodryas*, два других являются неарктическими.

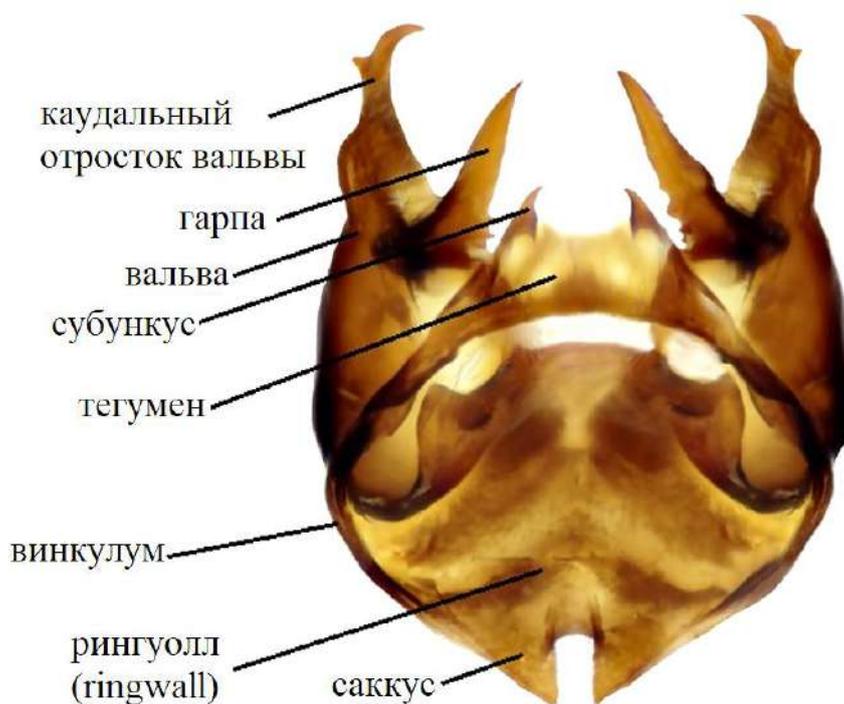


Рисунок 3.1. Общий вид гениталий Melitaeini без эдеагуса на примере *Melitaea (Mellicta) menetriesi*.

Рассмотрим морфологические отличия палеарктических Melitaeini. Основные отличия *Euphydryas* от *Melitaea* заключаются в отсутствии саккуса у самцов рисунок (3.2, 1) и слиянии генитальных пластинок в монолитную структуру – стеригму у самок (рисунок 3.2, 2). Эдеагус *Euphydryas* заканчивается загнутым вниз тонким острием (рисунок 3.2, 3, 5), а везика не несет выраженных корнутусов. Вальва без каудального отростка (рисунок 3.2, 4, 6), но при этом, в отличие от вальв *Melitaea*, дифференцируется на две лопасти – верхнюю и нижнюю, несущую на своей внутренней поверхности «щетку» из жестких щетинок.

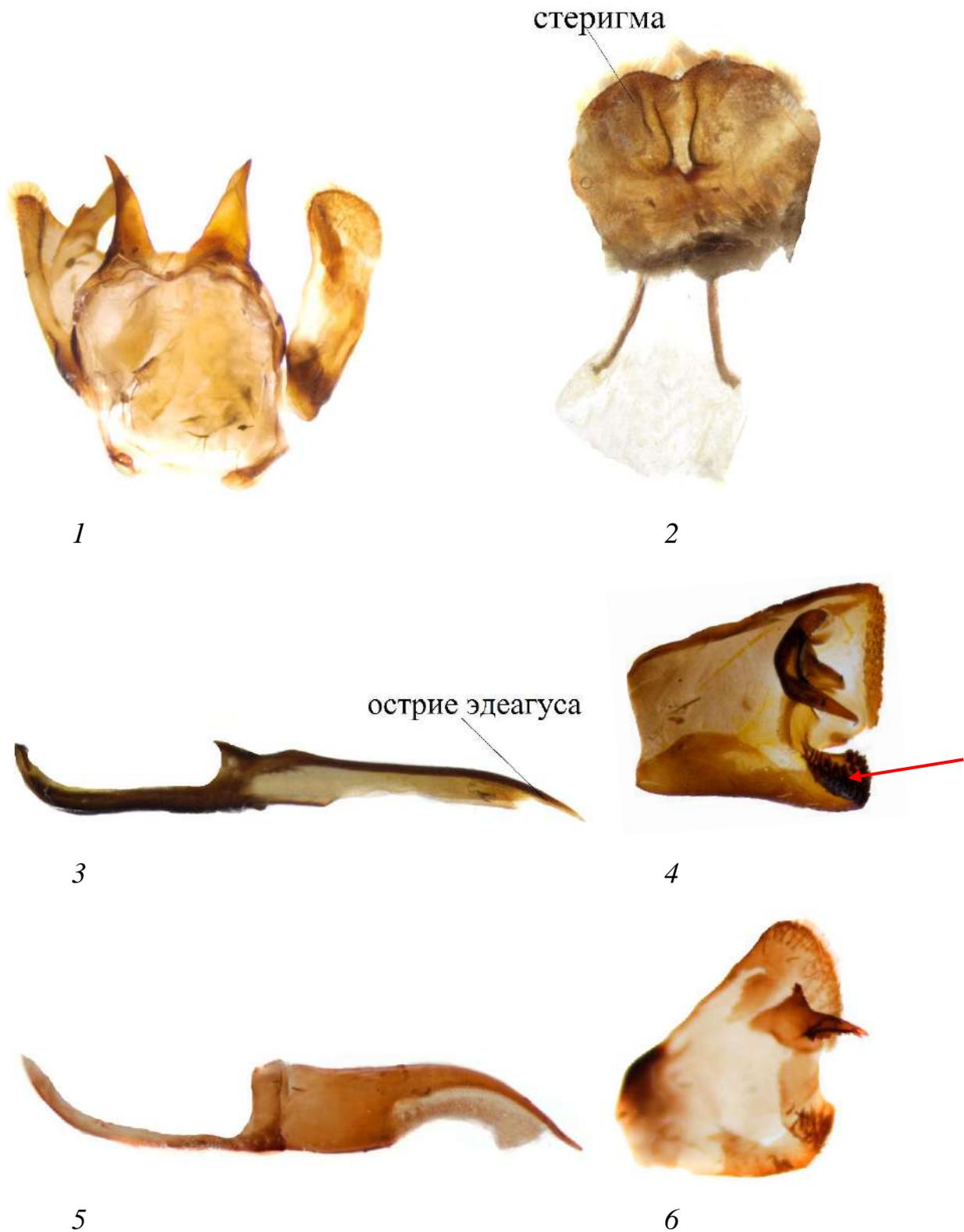


Рисунок 3.2. Структуры гениталий рода *Euphydrys*. 1 – общий вид гениталий самцов сверху (без эдеагуса); 2 – общий вид гениталий самки (без анальных сосочков, передних и задних апофиз), 3, 5 – эдеагус, 4, 6 – вальва сбоку. 1, 5, 6 – *E. maturna*; 2, 3, 4 – *E. aurinia*. Стрелкой показана щетка из жестких щетинок.

В роде *Melitaea* с морфологической и зоогеографической точек зрения прежде всего выделяется группа *Mellicta*, которая долгое время рассматривалась в качестве самостоятельного рода. Молекулярно-генетические данные (Leneveu et al., 2009; Long et al., 2014) подтвердили монофилию *Mellicta*, однако вместе с тем показали и то, что при рассмотрении *Mellicta* в качестве рода остальные *Melitaea* становятся парафилетической группой, поэтому в настоящее время принято рассматривать один большой род *Melitaea*. Изменить ситуацию могло бы разделение и остальных *Melitaea* на самостоятельные роды. Такие попытки предпринимал еще Л.Г. Хиггинс (Higgins, 1981), который наряду с *Mellicta* рассматривал роды *Melitaea*, *Didymaeformia* Verity, 1950 и *Cinclidia* Hübner, 1819. Данную концепцию использовали в своих работах и последующие авторы (Коршунов, 2002), иногда понижая ранг рассматриваемых таксонов до подродов (Дубатолов, Львовский, Стрельцов, 2023).

Молекулярно-генетические данные (Leneveu et al., 2009; Long et al., 2014) показали ряд противоречий с новой системой Хиггинса, выраженных в пара- и полифилии выделяемых Хиггинсом групп. К.А. Колесниченко (2006, 2007) на основе детального изучения морфологии (в первую очередь полового аппарата самцов и самок) показал отсутствие значимых для родового статуса хиатусов между этими тремя группами, отметив при этом достаточное для родового ранга своеобразие *Mellicta*. Разделение *Melitaea* s.l. вместо четырех родов поздней системы Хиггинса на два – *Mellicta* и *Melitaea* – поддерживали и другие авторы (Tuzov et al., 2000).

В пределах рода *Melitaea* (без *Mellicta*) К.А. Колесниченко выделил четыре основных типа строения полового аппарата самцов – *cinxia*, *phoebe*, *trivia* и *didyma*, а также три переходных типа. Тип *phoebe* соответствуют роду *Cinclidia* системы Хиггинса, типы *trivia* и *didyma* – роду *Didymaeformia*, тип *cinxia* – роду *Melitaea* s.s. Данные типы строения показаны на рисунках 3.3, 3.4 и 3.5.

Мы исходим из прагматического определения рода, данного Майром (1971), где автор рассматривает эту таксономическую категорию как монофилетическую группу с выраженным хиатусом по отношению к другим

подобным таксономическим группам. При этом Майр недвусмысленно указывает, что в качестве “подобных” групп могут выступать совокупности видов, которые в настоящее время принято называть парафилетическими (Майр, 1971, стр. 95). Тем не менее, концепция включения *Mellicta* в состав рода *Melitaea* в настоящее время стала фактически общепринятой, и мы не будем противоречить ей в нашей работе, несмотря на то, что в ряде более ранних публикаций рассматривали *Mellicta* в качестве отдельного рода (Буш, Колесниченко, 2016, а, b; Kovalenko et al., 2020 и др.). При этом мы сохраним здесь концепцию деления на две группы – *Mellicta* и *Melitaea* (Higgins, 1955; Некрутенко, 1985; Tuzov et al., 2000; Колесниченко, 2007), но в качестве подродов. Первая группа согласно морфологическим и молекулярным данным является монофилетической, вторая при подобном делении парафилетична согласно молекулярным данным. При этом стоит подчеркнуть, что в наши задачи входит не разработка системы рода *Melitaea*, а детальное изучение таксонов, относящихся к *Mellicta*. При рассмотрении видовых групп внутри подрода *Melitaea* мы придерживаемся концепции К.А. Колесниченко (2007).

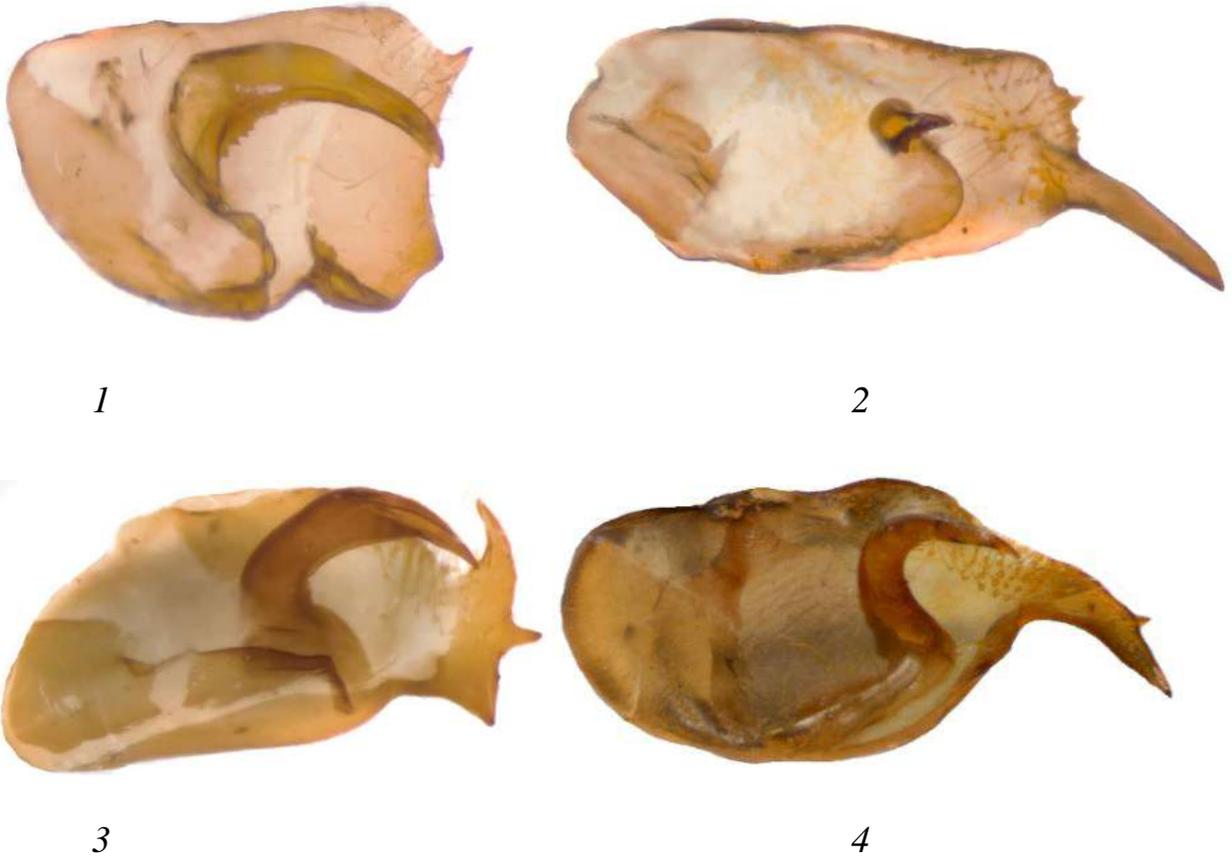


Рисунок 3.3. Вальвы представителей четырех видовых групп подрода *Melitaea*. **1** – *Melitaea trivia* (видовая группа *trivia*); **2** – *Melitaea interrupta* (видовая группа *didyma*); **3** – *M. phoebe* (видовая группа *phoebe*), **4** – *M. cinxia* (видовая группа *cinxia*).



Рисунок 3.4. Эдеагусы представителей четырех видовых групп подрода *Melitaea*. **1** – *Melitaea trivialis* (видовая группа *trivialis*); **2** – *Melitaea interrupta* (видовая группа *didyma*); **3** – *M. phoebe* (видовая группа *phoebe*), **4** – *M. cinxia* (видовая группа *cinxia*).

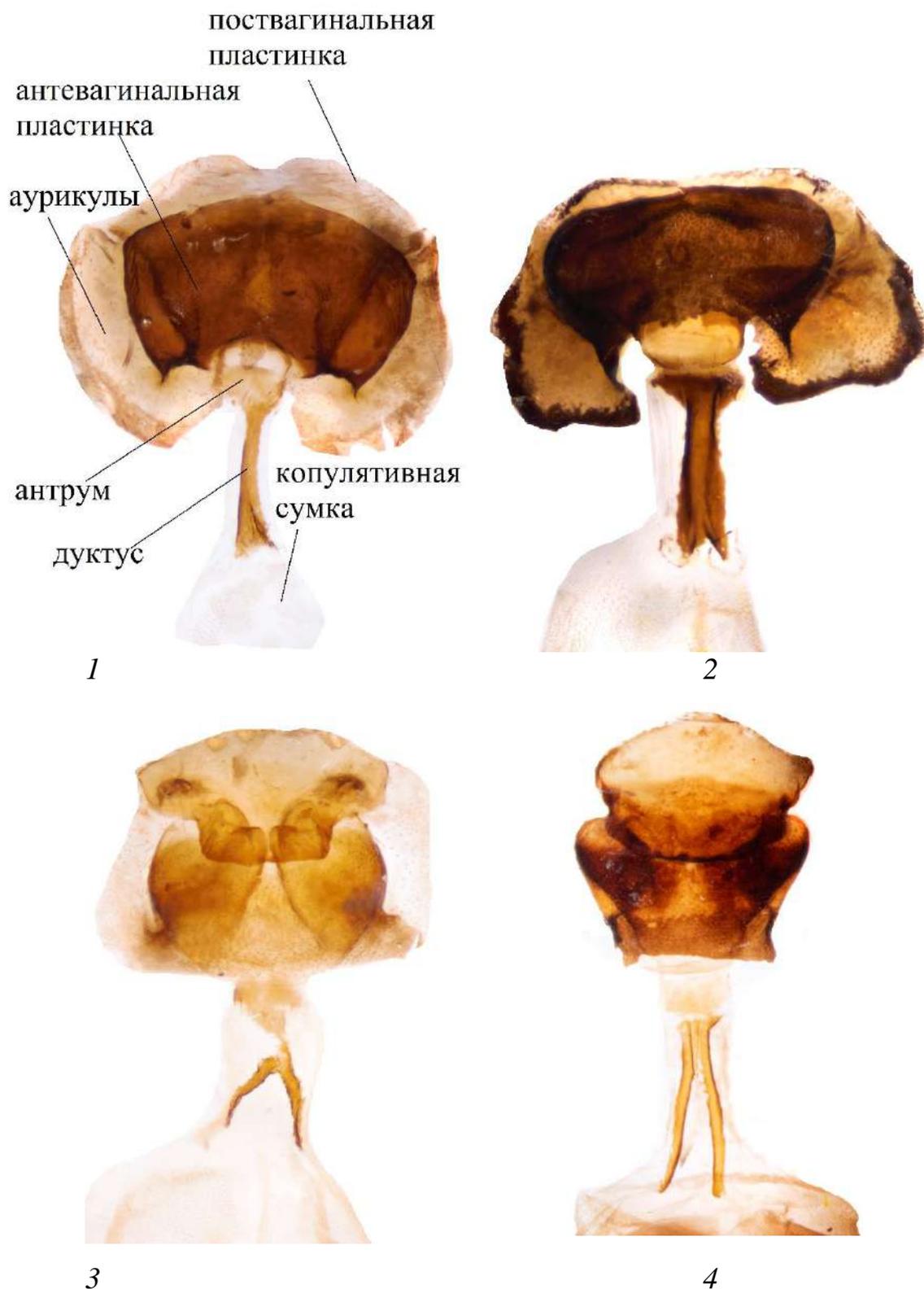


Рисунок 3.5. Гениталии самок четырех видовых групп подрода *Melitaea*. **1** – *Melitaea trivialis* (видовая группа *trivialis*); **2** – *Melitaea interrupta* (видовая группа *didyma*); **3** – *M. phoebe* (видовая группа *phoebe*), **4** – *M. cinxia* (видовая группа *cinxia*).

3.2. Характеристика полового аппарата подрода *Mellicta*

В качестве основных отличительных признаков подрода *Mellicta* от подрода *Melitaea* мы выделяем следующие: остиум-киль эдеагуса, особый вентральный зубец каудального отростка вальвы, расположенный параллельно главному, и мощный тегумен, который часто несет пару хитинизированных зубцов субункуса. У большинства видов присутствуют минимум два из этих признаков, а у ряда представителей все три. Так же нами были найдены менее очевидные отличительные признаки: в гениталиях самок подрода *Melitaea* дуктус полностью склеротизован на протяжении не менее, чем в три раза превышающем ширину дуктуса (рисунок 3.5), после чего склеротизация становится вилкообразной (или же дуктус полностью склеротизован). В гениталиях самок *Mellicta* вилкообразная склеротизация начинается практически сразу у основания дуктуса (рисунок 3.7) или же склеротизация отсутствует.

Гениталии самцов *Mellicta*, как и у других чешуекрылых, образованы видоизмененными придатками IX и X брюшных сегментов, в состоянии покоя располагаются внутри VIII сегмента. IX стернит преобразован в мощную структуру под названием рингуолл, о которой говорилось выше. Рингуолл соединяет латерально изнутри вальвы и саккус и при помощи тонкого винкулума соединяется с тегуменом (рисунок 3.6, 1). Вальвы соединены с рингуоллом при помощи склеротизованных образований, известных в литературе под названием как «condyle» (Higgins, 1941). Функцией этих структур является прикрепление мускулатуры, приводящей в движение вальвы и гарпы – расположенные на внутренней поверхности вальв серповидные склеротизированные отростки с множеством зубцов (Higgins, 1941). От вершины вальвы отходит каудальный отросток. От тегумена у многих видов подрода *Mellicta* отходит пара зубцов, являющихся производными X сегмента и трактуемые Хиггинсом как субункус. Некоторые авторы (Devyatkin, 2000) трактовали их как ункус, несмотря на

утверждения других авторов о редукции ункуса у всех шашечниц. (Кузнецов, Стекольников, 2001).

В средней части гениталий находится эдеагус, имеющий вид склеротизованной трубки (рисунок 3.6, 3). Выпячивающаяся из дистального конца часть эдеагуса называется везика и эндофаллус. Везика несет парную, покрытую шипиками удлиненную структуру, которая у Хиггинса получила название морула (*morula*). Часто вершина эдеагуса несет склеротизованный вырост – остиум-киль. Остиум-киль выражен в различной степени, вплоть до полной редукции.

Зубцы каудального отростка вальвы у Хиггинса специальных названий не имеют и нами была разработана собственная терминология. У большинства видов подрода *Mellicta* каудальный отросток несет три основных зубца – главный зубец, расположенный напротив него вентральный зубец и дорсальный – небольшой зубец, расположенный сверху главного (рисунок 3.6, 2). Наряду с основными зубцами каудальный отросток часто несет мелкие вторичные зубцы.

Вопросу использования признаков строения полового аппарата самок для идентификации видов не было уделено практически никакого внимания. Л.Г. Хиггинс (Higgins, 1955) привел изображения гениталий самок нескольких видов *Mellicta* (преимущественно, европейских) без указания сведений об изменчивости тех или иных структур и их надежности для видовой идентификации. В.В. Дубатолов с соавторами (Дубатолов и др., 2005) разработали определительный ключ по гениталиям самок пяти видов, обитающих на Дальнем Востоке, но без иллюстративного сопровождения. Небольшая часть работ посвящена изучению гениталий самок отдельных представителей подрода *Mellicta* (Urbahn, 1952; Некрутенко, 1985; Churkin, Devyatkin, 2005).

Гениталии самок образованы тремя последними (VIII-X) брюшными сегментами. Самки *Mellicta*, как и самки остальных булавоусых бабочек, имеют два отверстия – копулятивное и яйцевыводное (Некрутенко, 1985). Копулятивное отверстие расположено между VII и VIII стернитами, а яйцевыводное на конце брюшка. Копулятивное отверстие ведет в расширенную склеротизованную воронку – антрум, который располагается между антевагинальной и

поствагинальной пластинками. Антрум соединяется с протоком копулятивной сумки – дуктусом, который зачастую несет вилкообразную склеротизацию, получившую в работе Л.Г. Хиггинса (Higgins, 1941) название bacillus. В нашей работе мы будем использовать его транслитерацию на русский язык – бациллу. Дуктус впадает в копулятивную сумку – бурсу. В яйцевыводной части различают модифицированный VIII тергит, от переднего края которого отходят передние апофизы и анальные сосочки, расположенные на X сегменте, между которыми открываются яйцевыводное и анальное отверстия. Анальные сосочки охватывают IX сегмент, от которого отходят задние апофизы.

На рисунке 3.7 приведена общая схема строения копулятивных органов самок рода подрода *Mellicta* без анальных сосочков, копулятивной сумки, передних и задних апофиз, которые согласно нашим исследованиям, диагностических признаков не несут.

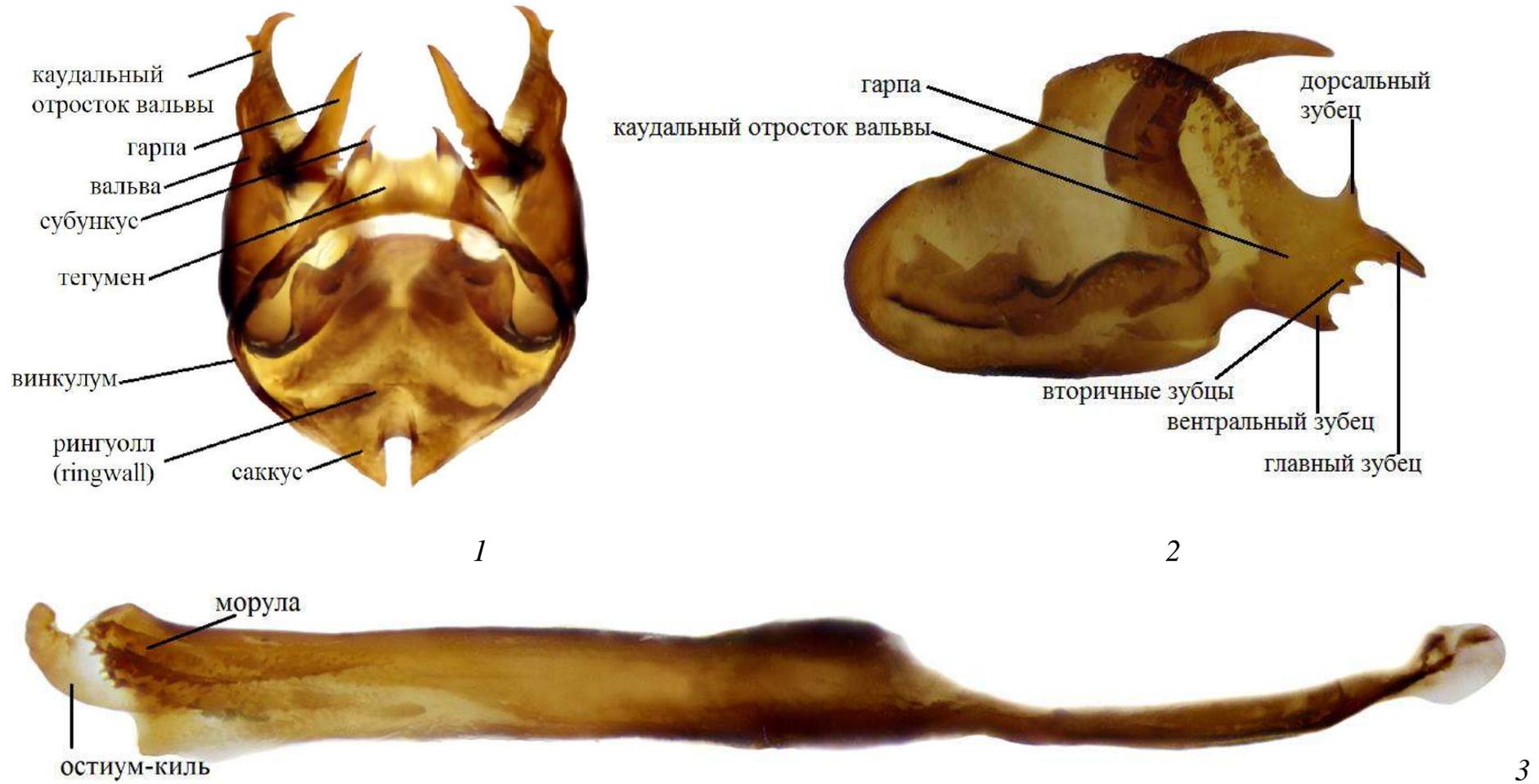


Рисунок 3.6. Строение гениталий самцов шашечниц подрода *Mellicta*. 1 – общий вид сверху без эдеагуса, 2 – вальва вид сбоку, 3 – эдеагус.

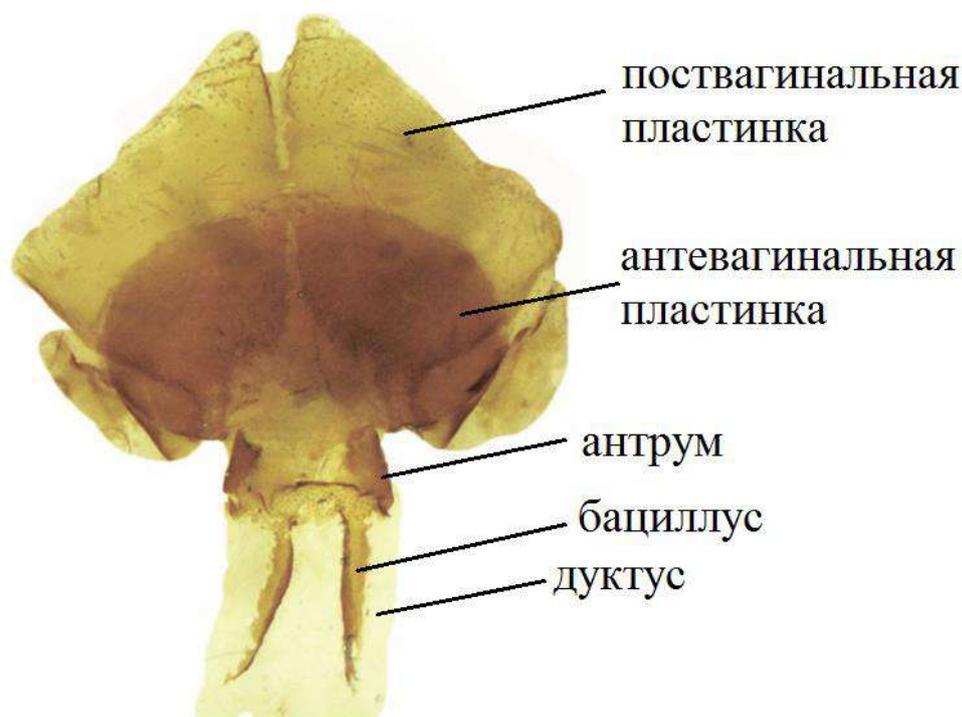


Рисунок 3.7. Схема строения генитального аппарата самок рода *Mellicta* без анальных сосочков, копулятивной сумки, передних и задних апофиз.

3.3. Рисунок крыла

Для *Mellicta* характерен довольно типичный сетчатый крыловой рисунок (рисунок 3.8), образованный слитыми в ряды темными пятнами на рыжем фоне. Вдоль внешнего края крыла проходит маргинальная полоса, затем следует субмаргинальный ряд, за ним располагается постдискальный ряд, после которого идет дискальный. Характер пятен дискального ряда может играть важную роль в диагностике некоторых представителей, несмотря на изменчивость рисунка у видов группы в целом. У основания крыла имеется базальное затемнение. На исподе заднего крыла вдоль маргинальной полосы проходит ряд полулунных пятен, за которым следует оранжевая субмаргинальная перевязь. Ширина и окраска субмаргинальной перевязи имеют определенное значение для диагностики видов. В данной перевязи расположен ряд круглых оранжевых пятен, внутри которых никогда не бывает выраженных дополнительных темных пятен, присутствующих

у некоторых *Melitaea* по рисунку крыла близких к *Mellicta* (например, у *M. diamina* (Lang, 1789) и *M. protomedia* (Ménétriés, 1859)) (рисунок 3.9, 1). Проксимальнее от оранжевой субмаргинальной перевязи располагается срединная перевязь, ширина и цвет пятен которой имеют определенное значение для видовой идентификации. Затем следует оранжевая базальная перевязь, примыкающая к основанию крыла. Внутри данной перевязи у *Mellicta* располагаются отдельные бледно-желтые пятна, которые у большинства других *Melitaea* сливаются в монолитное пятно. Также в основании испода заднего крыла у групп *trivia*, *phoebe*, *didyma* и некоторых представителей группы *cinxia* расположены черные точки (рисунок 3.9, 2), которых никогда не бывает у *Mellicta*.

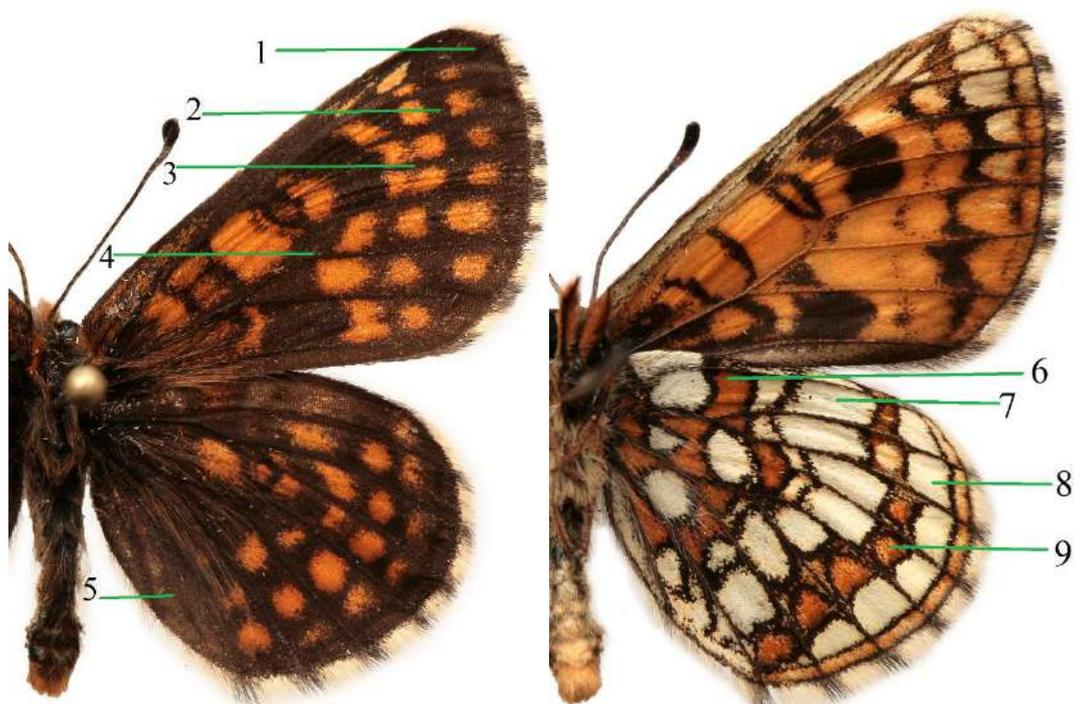


Рисунок 3.8. Схема рисунка крыла шашечниц подрода *Mellicta*. 1 – маргинальная полоса; 2 – субмаргинальный ряд; 3 – постдискальный ряд; 4 – дискальный ряд; 5 – базальное затемнение; 6 – оранжевая базальная перевязь; 7 – срединная перевязь; 8 – полулунные пятна; 9 – оранжевая субмаргинальная перевязь.



1

2

Рисунок 3.9. Заднее крыло различных *Melitaea*. 1 – *M. diamina*, 2 – *M. interrupta*. Стрелками указаны черные точки в светлых пятнах субмаргинальной перевязи (1) и у основания (2).

В целом рисунок крыла внутри подрода *Melicta* сильно изменчив: представители одного вида внешне могут отличаться сильнее, чем представители разных видов. Однако в отдельных случаях те или иные особенности крылового рисунка могут применяться для диагностики в качестве дополнительных признаков, например, одинарная линия вдоль маргинального края испода заднего крыла у *M. asteria*, расширенные и слитые пятна дискального ряда ближе к внутренней поверхности крыла и расширенная срединная перевязь испода у *M. distans*, затемнение заднего крыла у *M. caucasogenita* и некоторые другие. Соответствующие признаки будут подробно обсуждаться при обзоре видов.

3.4. Преимагинальные стадии

3.4.1. Яйцо

Исследованиям биологии и морфологии преимагинальных стадий шашечниц подрода *Mellicta* в научной литературе было уделено мало внимания. В публикациях обычно содержатся общие описания яиц и гусениц (преимущественно старших возрастов) и приводятся их рисунки или фотографии (Urbarn, 1952; Hesselbarth et al., 1995; Wahlberg, 2000; Коршунов, 2002; Тихонов и др., 2023). Яйца подрода *Melitaea* исследованы значительно лучше и имеется ряд работ, посвященных их изучению при помощи электронно-сканирующей микроскопии (Колесниченко, 2007; Kolesnichenko, 2018; Kolesnichenko, Kotlobay, 2022, 2023). Было показано, что морфология экзохориона яиц несет видовые признаки, по крайней мере в некоторых группах, например, в группе видов шашечниц, близких к *M. lutko* Evans, 1932 (Kolesnichenko, Kotlobay, 2022).

Продольные ребра яиц у *Melitaea* не достигают основания, и часто заканчиваются в верхней половине или даже верхней трети яйца, что особенно характерно для *M. didyma* и близких видов (Коршунов, 2002; Колесниченко, 2006). К.А. Колесниченко (2006) указал зеленоватую окраску яиц для шашечниц группы *phoebe* и бледно-желтую и желтовато-белую для других групп *Melitaea*, при этом отмечая, что окраска яиц не стабильна и может колебаться в зависимости от изменения пигментации гусеницы. Для *Euphydryas* приводились ярко-желтые, буреющие с течением времени, и зеленовато-желтые цвета яиц (Wahlberg, 2000; Коршунов, 2002 и др.).

Яйца у представителей подрода *Mellicta* типичного для *Melitaea* беловато-желтого цвета (рисунок 3.10, 3). Самка делает кладки по несколько десятков яиц, как правило, на нижнюю сторону листа (рисунок 3.10, 1). Продолжительность стадии яйца составляет в среднем неделю. Нами впервые исследованы яйца подрода *Mellicta* при помощи электронно-сканирующей микроскопии. В качестве

сравнительного материала были изучены яйца различных групп подрода *Melitaea* (рисунок 3.12), а также *Euphydryas aurinia* (рисунок 3.13).



1

2



3

Рисунок 3.10. Откладывание яиц самкой *M. athalia* на растение рода *Veronica*. 1, 2 – процесс откладывания; 3 – внешний вид кладки.

Общий облик яиц подрода *Mellicta* соответствует остальным Melitaeini: они гладкие, со слабо выраженными продольными ребрами в виде складок, длина которых составляет от 1/3 до 1/2 от высоты яйца (рисунок 3.11). Форма яиц от бочонковидной (рисунок 3.11, 1) до овальной (рисунок 3.11, 2) и имеет

диагностическое значение на уровне видовых групп, что обсуждается в главе 6. Диаметр микропиле варьирует от 6 до 12 мкм, подобный разброс может наблюдаться в пределах одного вида. Микропиллярная область образует скульптуру из 4-6 рядов ячеек.

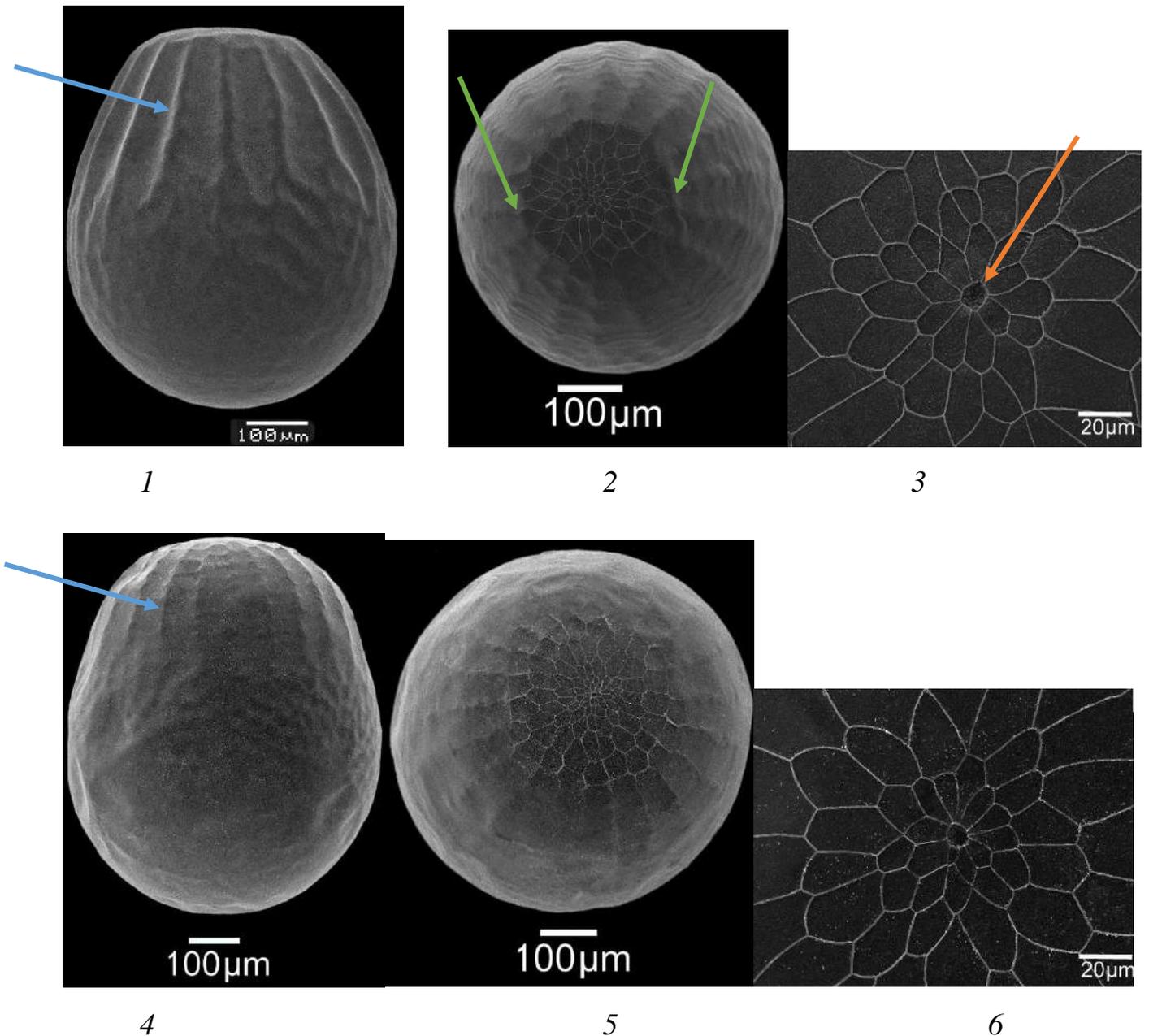


Рисунок 3.11. Яйца представителей подрода *Mellicta*. 1, 4 – вид сбоку; 2, 5 – вид сверху; 3, 6 – область микропиле. 1–3 – *M. athalia*; 4–6 – *M. aurelia*. Синей стрелкой показаны продольные ребра, зелеными стрелками обозначены границы микропиллярной области, красной стрелкой отмечено микропиле.

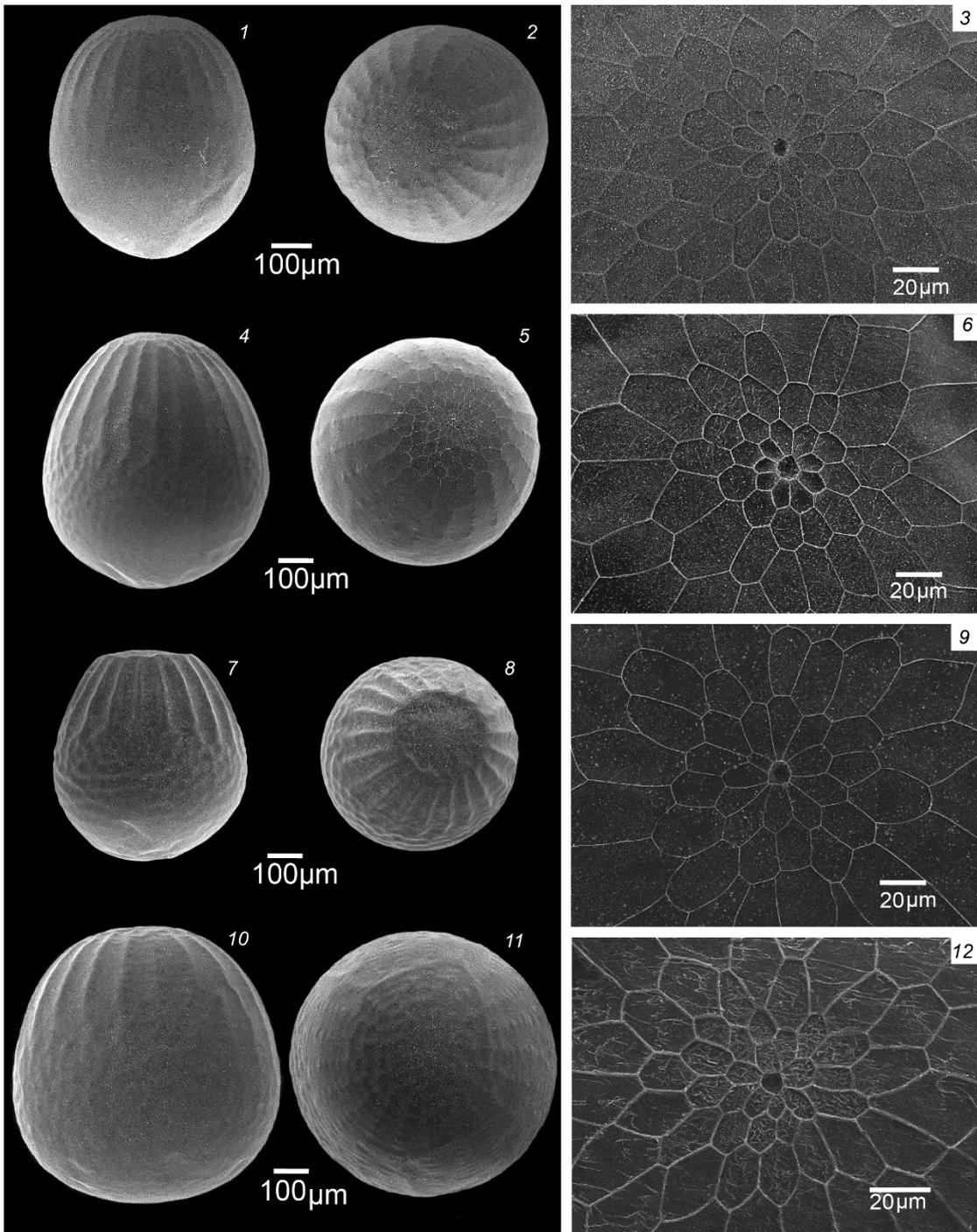
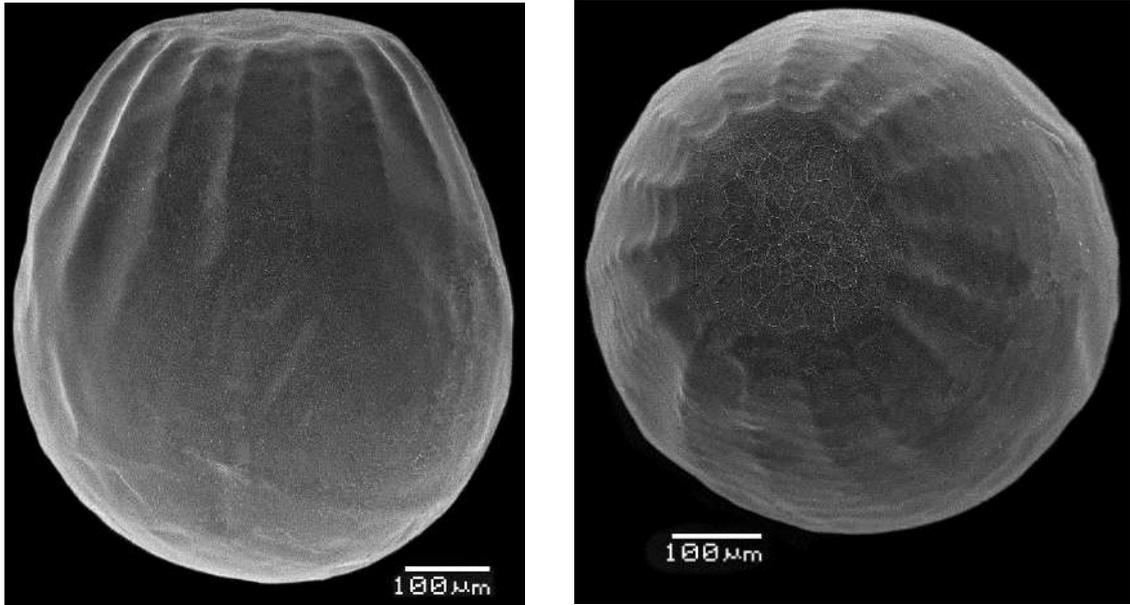
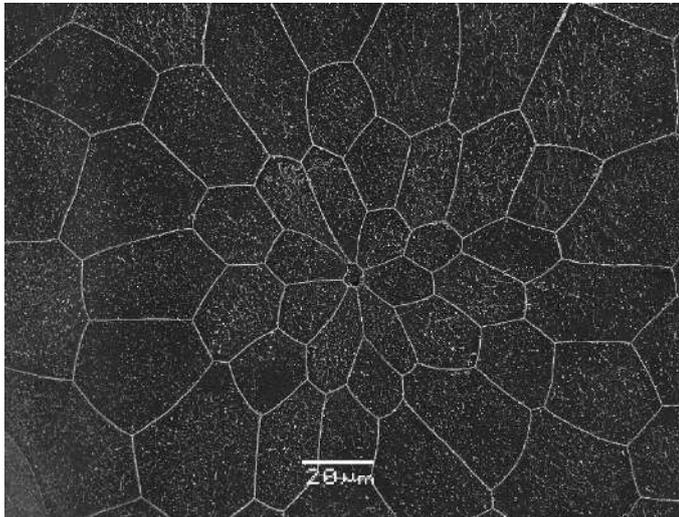


Рисунок 3.12. Яйца различных представителей подрода *Melitaea*. 1, 4, 7, 10 – вид сбоку; 2, 5, 8, 11 – вид сверху; 3, 6, 9, 12 – область микропиле. 1-3 – *M. cinxia*; 4-6 – *M. diamina*; 7-9 – *M. phoebe*; 10-12 – *M. didyma*.



1

2



3

Рисунок 3.13. Яйцо *Euphydryas aurinia*. 1 – вид сбоку; 2 – вид сверху; 3 – область микропиле.

Количество первичных ячеек (примыкающих непосредственно к микропиле) варьирует, составляя, как правило, от 7 до 12. В пределах одного вида наблюдался разброс от 7 до 10 первичных ячеек. Длина первичных ячеек может значительно варьировать даже в пределах одного яйца: например, нами отмечался разброс от 15 до 47 мкм. Количество граней у ячеек также варьирует в пределах яйца, нами был отмечен разброс от 5 до 8 граней у первичных ячеек одного яйца. Количество продольных ребер у изученных яиц в пределах подрода составило от 18 до 24.

Для изучения диагностических признаков на уровне видов необходимо изучение большого числа яиц от разных самок из разных локалитетов, что является задачей дальнейших исследований. На настоящем этапе работы нами оценена пригодность признаков яиц для диагностики видовых групп. В пределах подрода *Mellicta* основным диагностическим признаком яиц на уровне видовых групп является форма яйца. В качестве дополнительных признаков могут использоваться также диаметр яйца и длина продольных ребер относительно высоты яйца.

Форма и размер яйца, а также длина продольных ребер могут иметь диагностическое значение и у других групп Melitaeini. Так для *M. didyma* и близких видов характерны крупные сферические яйца диаметром 700–800 мкм (рисунок 3.12, 10, 11). Для *M. phoebe* напротив характерны мелкие бочонковидные яйца диаметром около 550 мкм (рисунок 3.12, 7, 8). Для яиц *M. diamina* характерна яйцевидная форма и продольные ребра, превышающие половину высоты яйца (рисунок 3.12, 4–6). Для видов из группы *trivia* указывалась овальная вытянутая форма (Колесниченко, 2018; Kolesnichenko, Kotlobay, 2023). Яйца *M. cinxia* и видов подрода *Mellicta* из группы *aurelia* внешне сходны, для них характерна овальная форма. Яйца *Euphydryas aurinia* (рисунок 3.13) имеют сходную с *M. athalia* и близкими видами бочонковидную форму, но в отличие от всех изученных видов как подрода *Mellicta*, так и подрода *Melitaea*, обладают меньшим количеством продольных ребер. У *E. aurinia* их количество составило 16–17, у рода *Melitaea* – обычно 20–24, в редких случаях 18–19. Продольные ребра у *E. aurinia* составляют около половины от высоты яйца.

3.4.2. Гусеница

Стадия гусеницы подрода *Mellicta* проходит 5–7 возрастов в зависимости от условий окружающей среды (Wahlberg, 2000; Коршунов, 2002; Тихонов и др., 2023; наши данные). Общее строение гусениц Melitaeini типично для Lepidoptera: тело состоит из головы, трех грудных сегментов и десяти брюшных (рисунок 3.14). У гусениц шашечниц, начиная со второго возраста на теле появляются ложные шипы,

несущие вторичные щетинки. Для *Euphydryas* в качестве отличительных от *Melitaea* признаков гусениц средних возрастов приводились длинные терминальные щетинки на ложных шипах (Wahlberg, 2000). Гусеницы различных видов и видовых групп у *Melitaea* отличаются по характеру рисунка у старших возрастов. Для видов группы *cinxia* приводилась темная окраска тела (и ярко-красная голова), для *didyma* и *trivia* светло-голубовато-серая, для видов группы *phoebe* отмечалось разнообразие в характере окраски (Колесниченко, 2006). Для известных гусениц *Mellicta* характерно наличие белых пятен, расположенных на основном темном фоне сегментов. Оттенки нижней половины ложных шипов и лежащих под ними пятен варьируют от желтого до красного (Urbahn, 1952; Коршунов, 2002; Тихонов и др., 2023). Вершина ложных шипов белая. У *M. athalia*, *M. caucasogenita* и *M. britomartis* по сравнению с *M. aurelia* ложные шипы и расположенные под ними пятна бледнее, рыжеватого цвета, в то время как у *M. aurelia* – красные. У *M. britomartis* по сравнению с другими видами более расширены белые спинные пятна, из-за чего гусеница выглядит более светлой. Однако окраска может варьировать: так, в частности, для европейских популяций *M. britomartis* приводилась красная окраска шипов (Urbahn, 1952), для сибирских – желтая (Коршунов, 2002). В целом, можно сказать, что на нынешнем этапе изучения группы в регионах, где близкие виды обитают в симпатрии, для надежной видовой диагностики из гусеницы требуется получить бабочку.

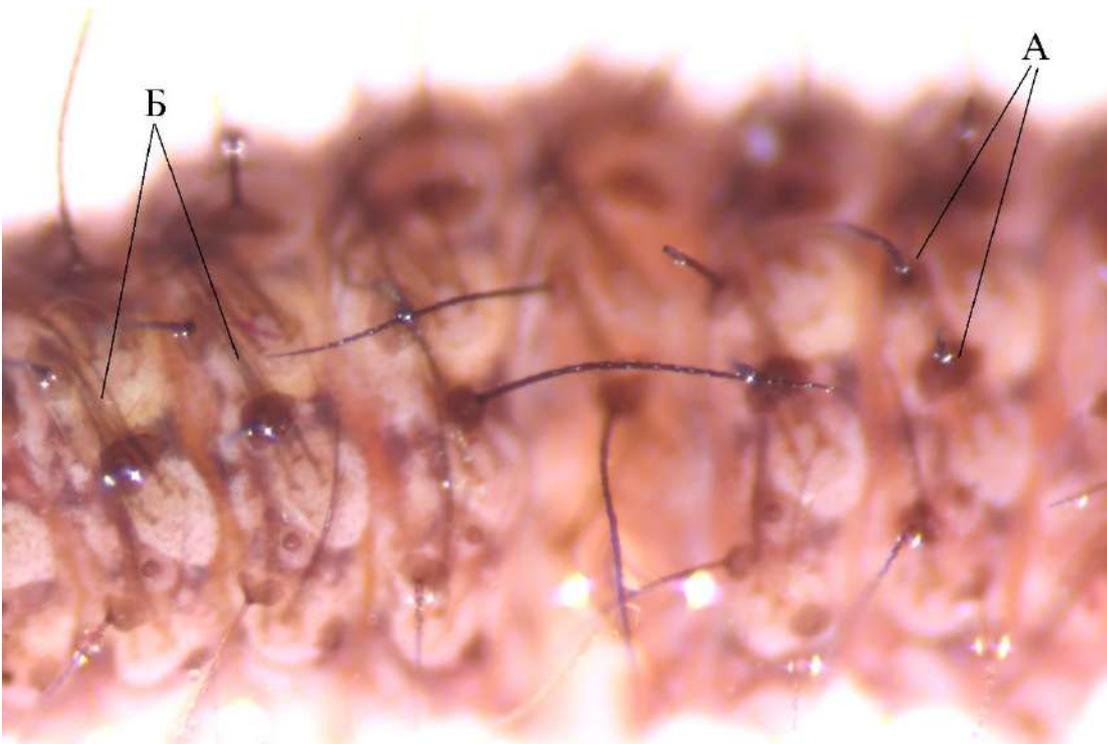
Детальное описание гусениц *Mellicta* первого возраста в научной литературе нами не найдено. У гусениц первого возраста шипы отсутствуют и имеются только первичные щетинки, расположенные на щитках (рисунок 3.15, 1). Ближе к линьке под покровами хорошо просматриваются пучки вторичных щетинок (рисунок 3.15, 2).



Рисунок 3.14. Гусеница третьего возраста *M. athalia*.



1



2

Рисунок 3.15. Фрагменты тела гусениц первого возраста шашечниц из различных групп. 1 – *M. athalia*, 2 – *M. interrupta*. А – первичные щетинки, Б – пучки вторичных щетинки, виднеющиеся под шкуркой.

Хетотаксия имеет большое значение для филогенетической классификации гусениц (Герасимов, 1952). Признаки хетотаксии широко применяются в идентификации личиночной стадии прежде всего в практических отраслях, где важна быстрая и надежная диагностика, например, в фитосанитарной экспертизе (Ловцова, Камаев, 2019), в свете чего признаки хетотаксии лучше всего изучены у чешуекрылых, имеющих хозяйственное значение. Гусеницам шашечниц в данном аспекте исследователи уделяли крайне мало внимания. В последние годы появились работы с подробным описанием гусениц отдельных видов и видовых групп рода *Melitaea* (без *Mellicta*) (Колесниченко, 2007; Kolesnichenko, Kotlobay, 2022 и др.), в то время как хетотаксия гусениц *Mellicta* в научной литературе не освещалась. Нами было выполнено детальное описание хетотаксии туловища гусениц *Mellicta* первого возраста на примере *M. athalia*, схема хетотаксии представлена на рисунке 3.21.

Хетотаксия первого сегмента груди имеет высокую степень постоянства в пределах всего отряда и сильнее, чем хетотаксия других сегментов груди отличается от таковой у брюшных (Герасимов, 1952). На торакальном щите у *M. athalia* имеется по 4 щетинки с каждой стороны тела: I, II, IX и X (рисунок 3.16).

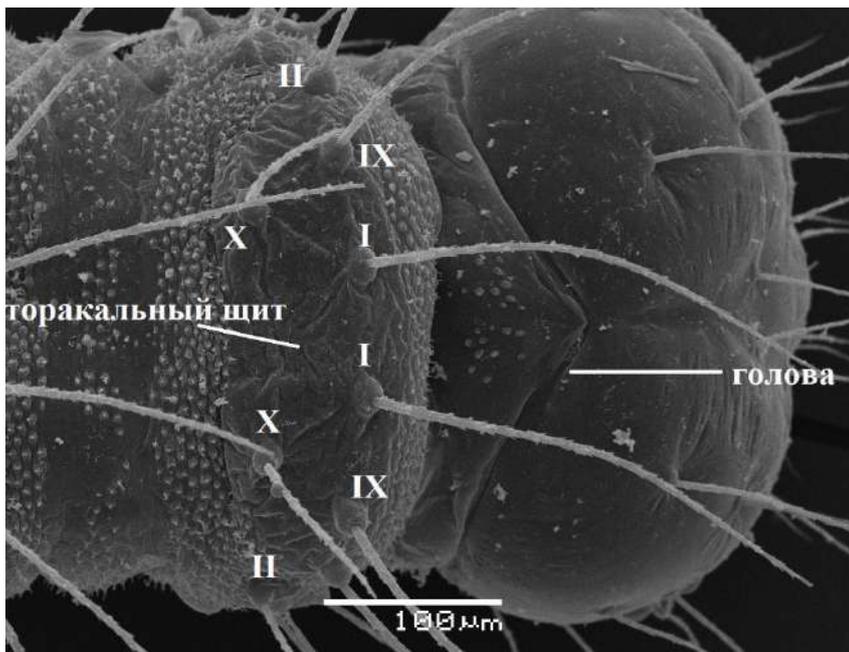


Рисунок 3.16. Щетинки торакального щита гусеницы I возраста *M. athalia* на фотографии, выполненной при помощи электронно-сканирующей микроскопии.

Ниже на отдельном щитке над стигмой расположены щетинки III и IIIa, на престигмальном щитке – щетинки IV и V. Щетинка VI отсутствует, что характерно для огневкообразных и высших чешуекрылых, в том числе и для семейства *Nymphalidae* (Герасимов, 1952; Freitas, Brown, 2004). Под стигмой на общем щитке располагаются щетинки VII (рисунок 3.17).

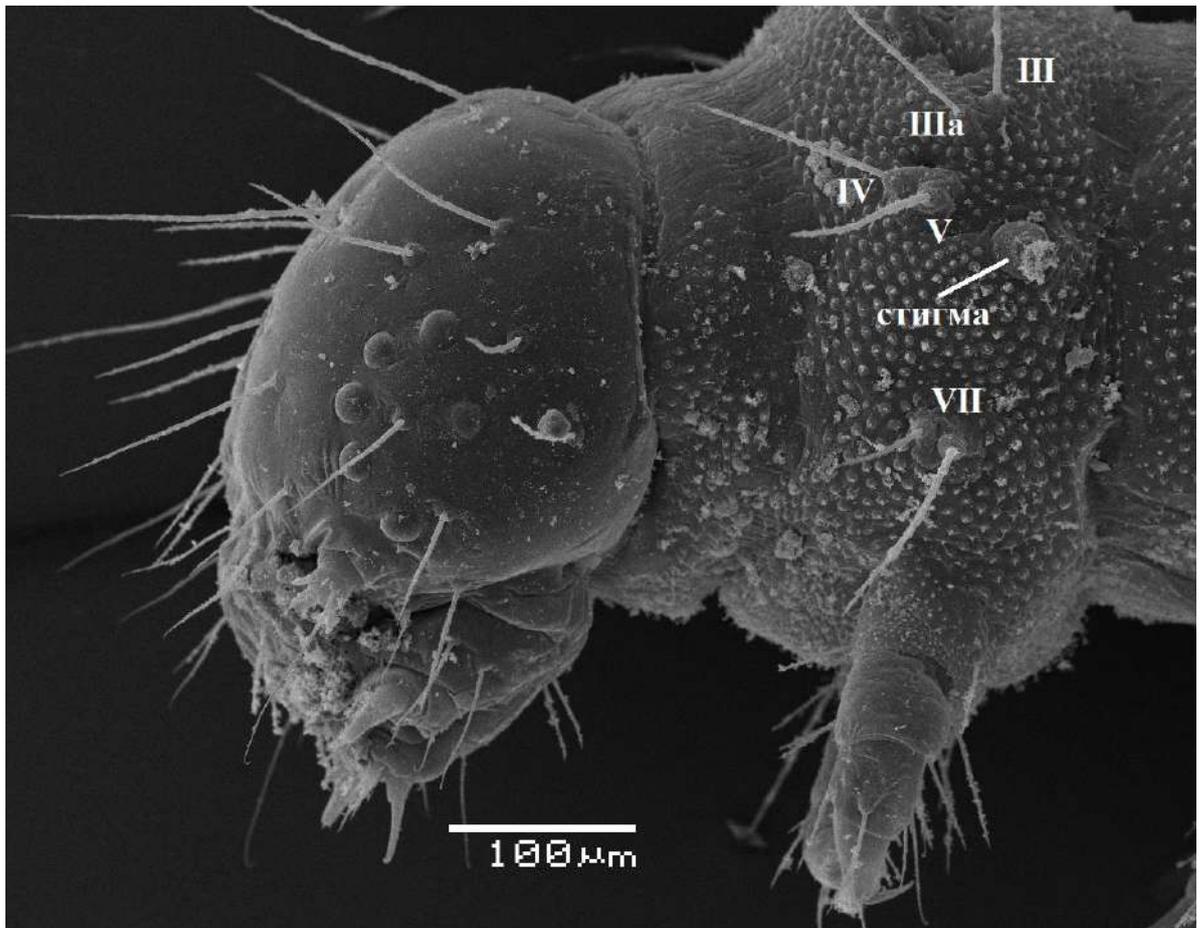


Рисунок 3.17. Щетинки переднегрудного сегмента гусеницы I возраста *M. athalia* на фотографии, выполненной при помощи электронно-сканирующей микроскопии.

Второй и третий грудные сегменты не имеют стигм, щетинки I и II расположены на разных щитках, III и IIIa – на общем, ниже следует щиток с щетинкой IV, щетинка V отсутствует, и, наконец, из щетинок группы VII остается только одна (рисунок 3.18.).

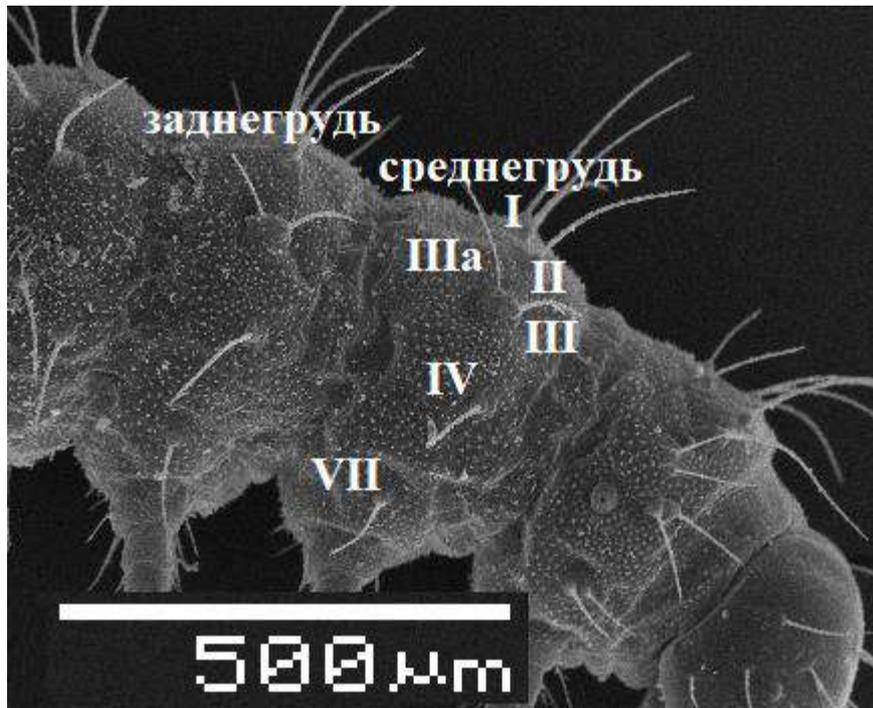


Рисунок 3.18. Щетинки среднегрудного и заднегрудного сегментов гусеницы I возраста *M. athalia* на фотографии, выполненной при помощи электронно-сканирующей микроскопии.

Переднебрюшные сегменты (1–2Б) не несут брюшных ног. На дорсальной части первого брюшного сегмента расположены щетинки I и II, каждая на своем щитке. Из щетинок группы III в отличие от грудных сегментов остается лишь одна, ниже стигмы располагаются щетинки IV и V, под ними идет щетинка VII, а затем следует маленькая щетинка VIII. Хетотаксия второго брюшного сегмента почти полностью соответствует таковой первого, однако между щетинками VII и VIII имеется дополнительная щетинка VIIa (рисунок 3.19). Хетотаксия среднебрюшных сегментов (3–6Б), несущих ложноножки, в целом сходна с таковой у переднебрюшных, однако обе щетинки VII расположены на общем щитке и отсутствует щетинка VIII. Хетотаксия седьмого и восьмого брюшных сегментов (рисунок 3.20) целиком соответствует таковой первого брюшного. IX сегмент не имеет стигмы, и несет у *M. athalia* 5 непарных щетинок, каждая из которых расположена на своем щитке: I, II, III, IV и VII (рисунок 3.20). И наконец, анальный щит десятого сегмента несет 4 щетинки – I, II, III и IIIa, на прианальной области

расположена пара прианальных щетинок (s.ppr), а на ноге – 4 щетинки: IV, V, VI, VII (рисунок 3.20).

Общая схема хетотаксии в пределах рода отличается постоянством, отличия могут лежать в более частных деталях, например, в разнице углов между щетинками. Данный аспект требует отдельных исследований и лежит за пределами настоящей работы.

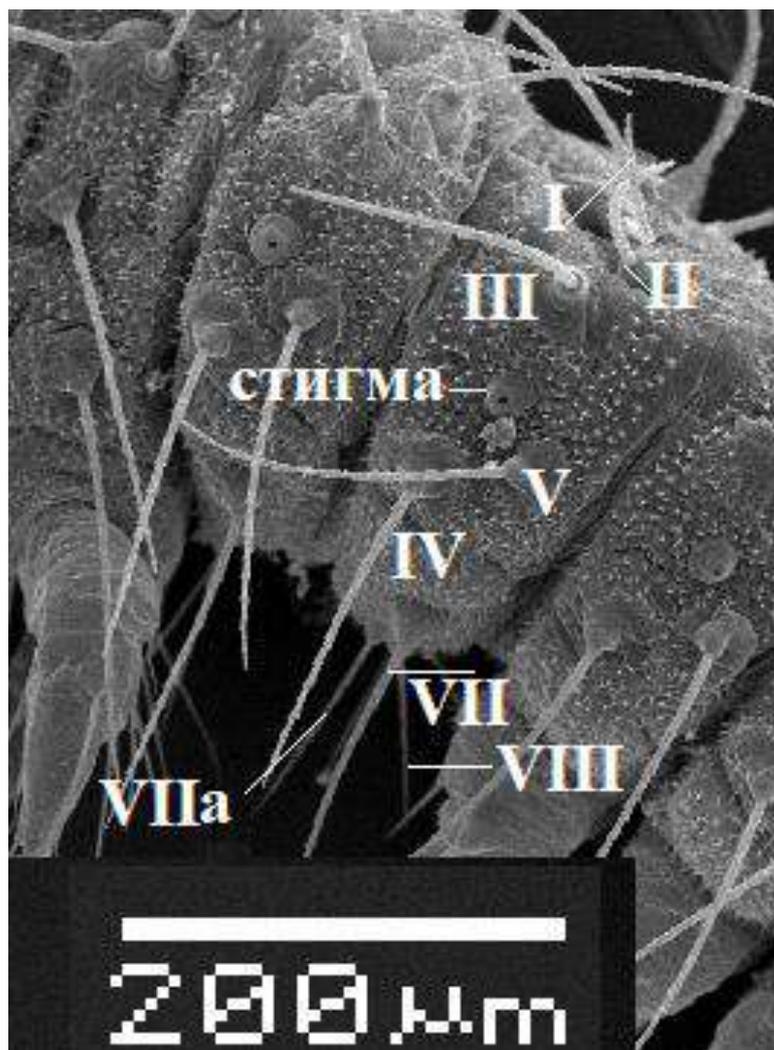


Рисунок 3.19. Щетинки второго брюшного гусеницы I возраста *M. athalia* на фотографии, выполненной при помощи электронно-сканирующей микроскопии.

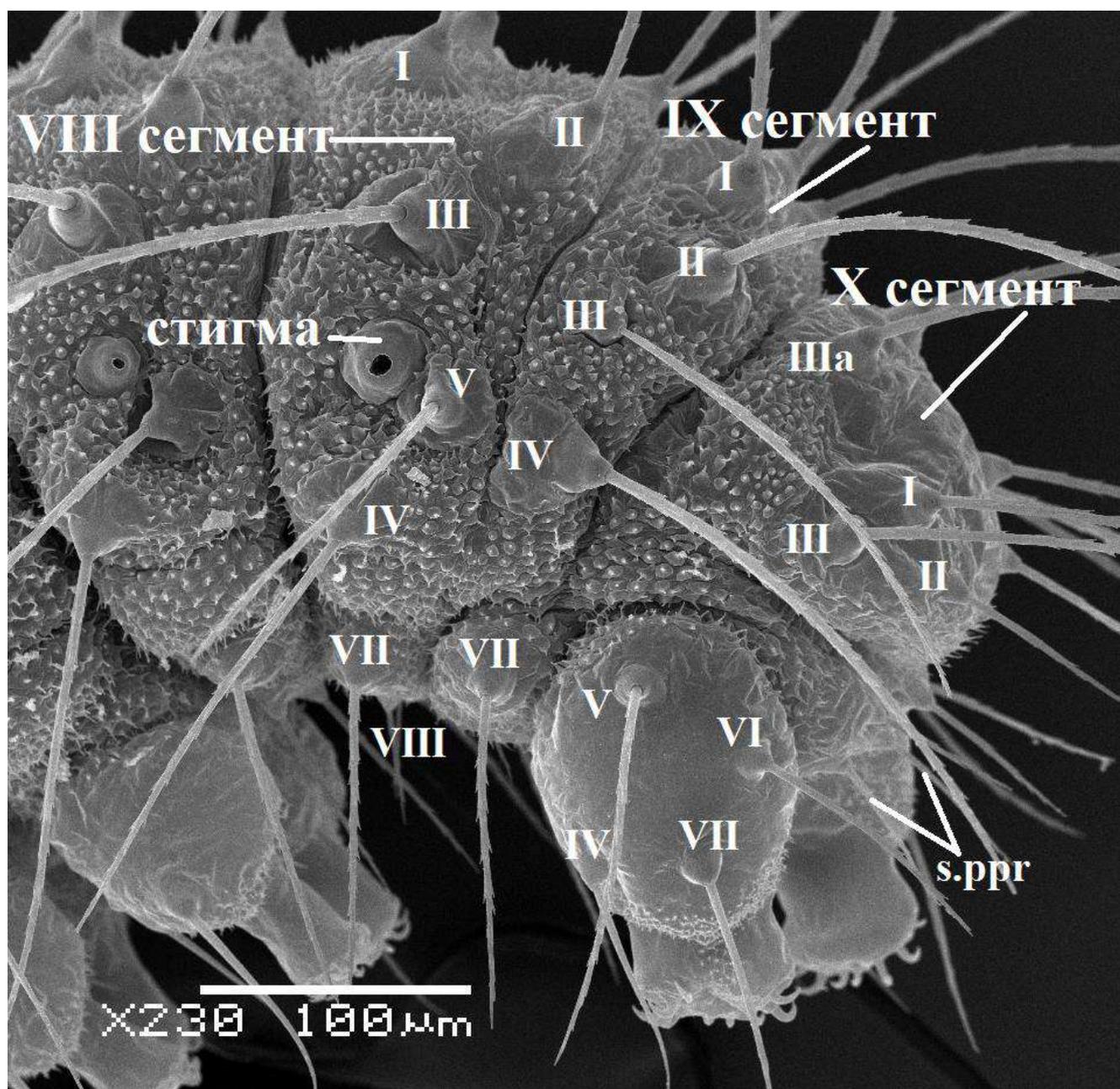


Рисунок 3.20. Щетинки VIII–X брюшных сегментов гусеницы I возраста *M. athalia* на фотографии, выполненной при помощи электронно-сканирующей микроскопии.

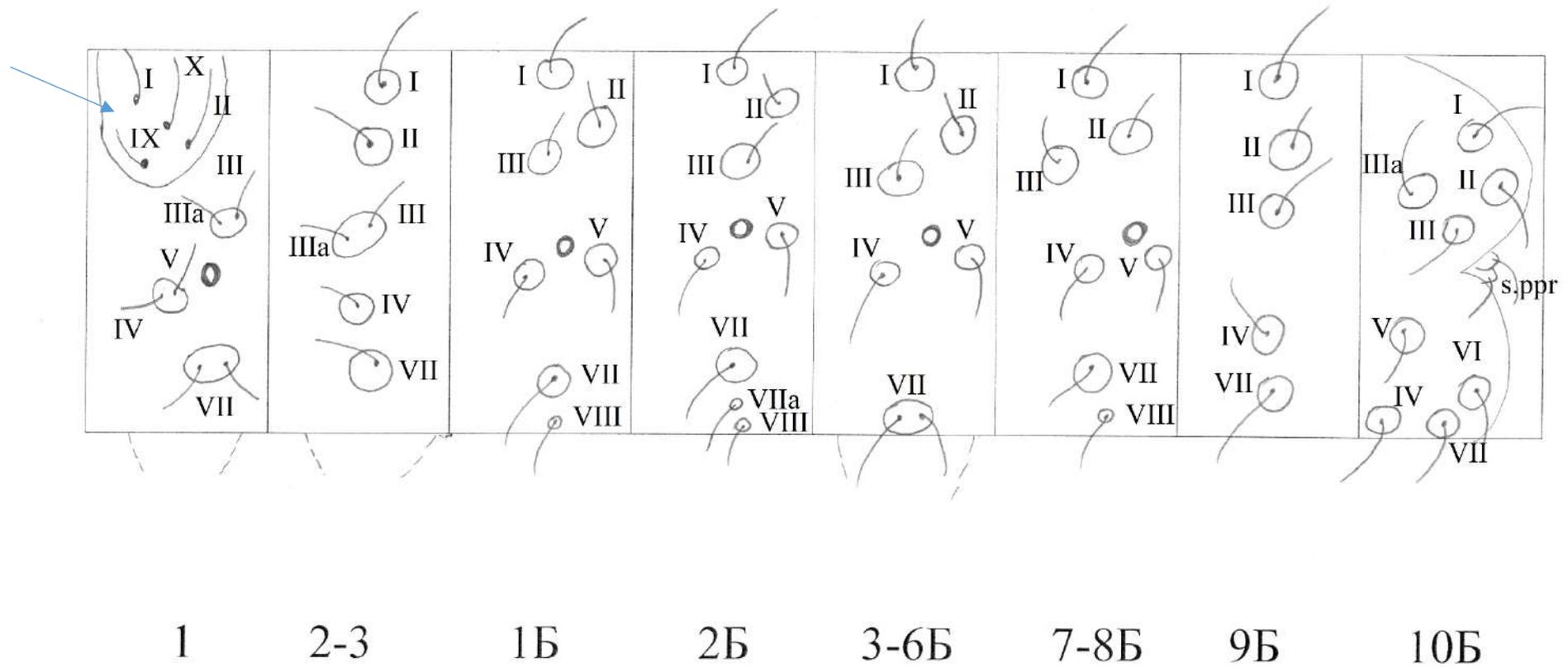


Рисунок 3.21. Схема хетотаксии туловища гусеницы первого возраста *M. athalia*. Римскими цифрами без букв обозначены соответствующие сегменты груди, римскими цифрами с буквой Б обозначены соответствующие брюшные сегменты. Стрелкой показан торакальный щит.

3.4.3. Куколка

Куколка шашечниц подрода *Mellicta* покрытого типа, что типично для всех булавоусых чешуекрылых. Характеризуется светлым фоном с черными элементами рисунка. Имеет хорошо различимые очертания крыловых зачатков, глаз, хоботка, ног и сегментов брюшка (рисунок 3.22, 1, 2). На конце брюшка располагается кремастер – придаток десятого сегмента, предназначенный для прикрепления куколки к субстрату. Кремастер имеет округлую форму, покрыт многочисленными короткими щетинками для лучшего сцепления с поверхностью (рисунок 3.23). Для рода *Melitaea* как на уровне видов, так и на уровне видовых групп указывалось низкое таксономическое значение кремастера (Колесниченко, 2006). Имеющиеся литературные данные (Urbahn, 1952; Коршунов, 2002; Тихонов и др., 2023) свидетельствуют о единообразном строении куколок и отличии разных видов главным образом деталями рисунка, однако для определения надежности указанных особенностей для диагностики требуется их верификация на большом количестве материала.



Рисунок 3.22. Куколка *M. menetriesi*, Иркутская область, Качуг. 1 – вид снизу, 2 – вид сбоку.

*1**2*

Рисунок 3.23. Кремастер куколки *M. menetriesi*, Иркутская область, Качуг.

1 – вид сбоку, *2* – вид снизу.

ГЛАВА 4.

Функциональное значение и эволюционные преобразования генитальных структур шашечниц подрода *Mellicta*

Очевидно, что знания о функциях тех или иных морфологических признаков имеют важное значение для систематики. Взаимодействие гениталий во время спаривания изучалось у разных групп чешуекрылых и функциональное значение основных генитальных структур понятно, однако в каждой группе бабочек существуют свои преобразования тех или иных элементов полового аппарата и их функции могут различаться в зависимости от группы (Кузнецов, Стекольников, 2001; Cordero, Baixeras, 2015). Взаимодействие гениталий при спаривании как у подрода *Mellicta*, так и у остальных шашечниц ранее фактически не изучалось, а генитальные структуры обсуждались с систематической точки зрения. Нами было исследовано взаимодействие гениталий при спаривании на примере *M. menetriesi*, пойманных в природе в состоянии *in copula*, и установлено взаимодействие различных частей половых аппаратов самца и самки. На основании сравнительно-морфологического анализа гениталий всего подрода сделаны дополнительные выводы касательно функций половых структур.

На рисунке 4.1. представлены фотография и схема сцепления гениталий самца и самки шашечниц подрода *Mellicta* в латеральной проекции при спаривании. Нами установлено, что суббункус сцепляется с вершиной поствагинальной пластинки, а каудальные отростки вальв с аурикулами – склеротизованными образованиями, расположенными латерально от генитальных пластин.

Ниже мы обсудим отдельно различные структуры полового аппарата и рассмотрим их основные эволюционные преобразования.

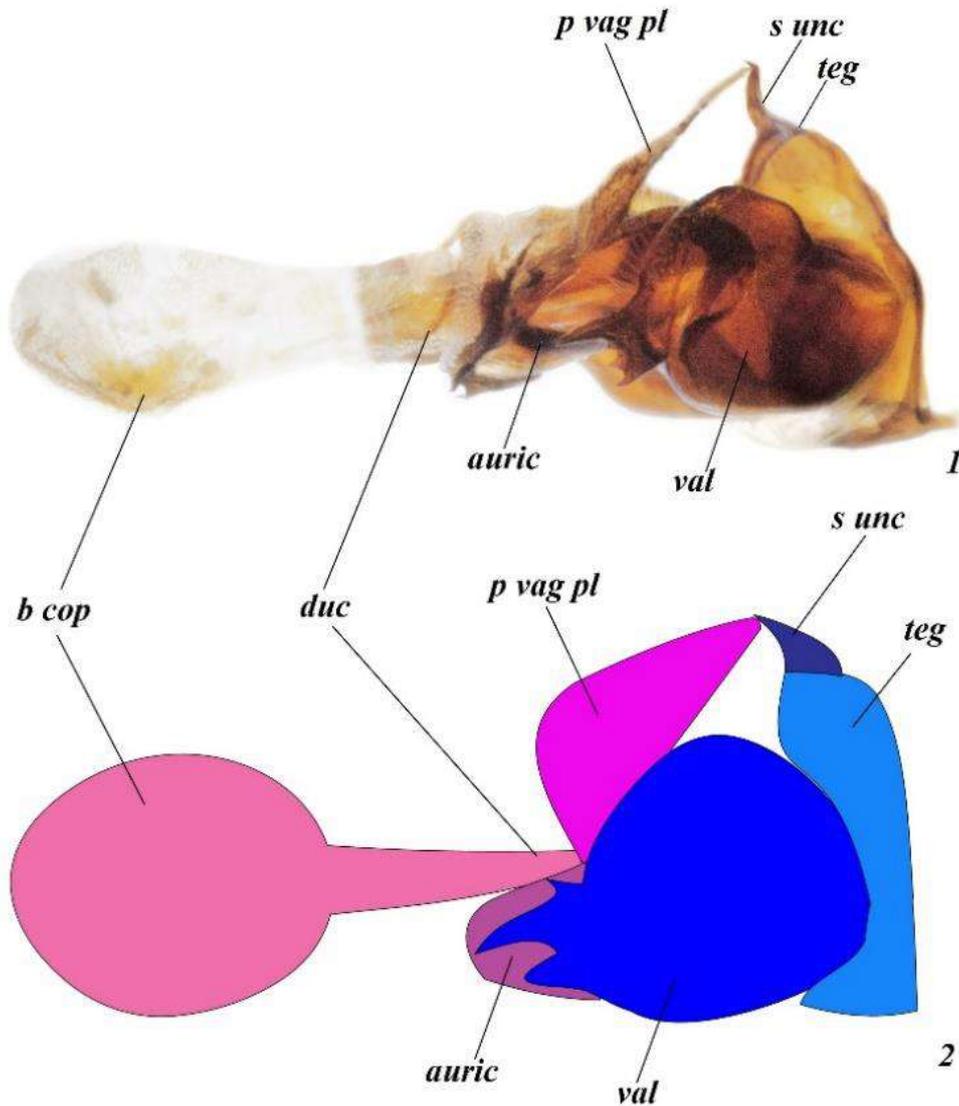


Рисунок 4.1. Фото (1) и схема (2) взаимодействия гениталий самки и самца *M. menetriesi* во время спаривания в латеральной проекции. Синими тонами обозначены структуры самца, розовыми тонами – структуры самки. *teg* – тегумен, *s unc* – субункус, *val* – вальва, *p vag pl* – поствагинальная пластинка, *auric* – аурикулы, *duc* – дуктус, *b cop* – копулятивная сумка.

4.1. Субункус

Сцепление субункуса с поствагинальной пластинкой обеспечивает дополнительную фиксацию самки при спаривании. В связи с этим закономерной является выявленная нами четкая корреляция между строением данных структур

у самцов и самок. У видов с развитым субункусом поствагинальная пластинка длинная и значительно выступает за пределы антевагинальной пластинки в вершинной части, то есть длина выступающей части составляет не менее половины длины антевагинальной пластинки вместе с антрумом. У видов с коротким или редуцированным субункусом поствагинальная пластинка укорочена, то есть не выступает или едва выступает за пределы антевагинальной в вершинной части (рисунки 4.8–4.15).

Взаимодействие поствагинальной пластинки с ункусом (которому у *Mellicta* топологически соответствует субункус) описано и у других групп дневных чешуекрылых. Так, у толстоголовок рода *Carcharodus* загнутый вниз ункус зацепляет поствагинальную пластинку в дистальной части и прижимает ее к субункусу (De Jong, 1978).

Л.Г. Хиггинс (Higgins, 1955) трактовал зубцы субункуса как весьма изменчивую структуру, имеющую низкое таксономическое значение. Очевидно, это связано с тем, что он рассматривал близкие виды с различным строением зубцов субункуса в качестве одного. К ним относятся *M. athalia*, *M. celadussa* и *M. ambigua*; два последних Хиггинс трактовал в качестве подвидов первого.

Строение зубцов субункуса имеет важное диагностическое значение. У некоторых видов на субункусе развиваются дополнительные образования. Например, у *M. ambigua* субункус в вершинной части имеет дополнительные зубчики (рисунок 4.2., 2), а у *M. plotina* зубчики располагаются на внутренней стороне субункуса, за счет чего тот приобретает пильчатое строение (рисунок 4.2., 3). Очевидно, что подобные эволюционные преобразования субункуса обеспечивают дополнительное сцепление с самкой во время спаривания.



Рисунок 4.2. Примеры эволюционных преобразований суббункуса у шашечниц подрода *Mellicta*. *1* – суббункус простого строения у *M. athalia*; *2* – суббункус с вершиной, несущей дополнительные зубцы у *M. ambigua*; *3* – пальчатый суббункус у *M. plotina*.

4.2. Эдеагус

В отличие от остальных групп *Melitaea* эдеагус почти у всех видов *Mellicta* несет на вершине остиум-киль. Остиум-киль, очевидно, предназначен для облегчения прохождения эдеагуса через половые пути самки. В нашем материале присутствовали экземпляры с вывернутыми эдеагусами, очевидно, при поимке и фиксации находившиеся в процессе спаривания. Исследование таких эдеагусов у различных видов показало, что при копуляции остиум-киль переводится из горизонтального положения в вертикальное за счет инвагинации везики (рисунок 4.3). В результате перехода остиум-киля в вертикальное положение, очевидно, обеспечивается дополнительное закоривание в половых путях самки и улучшается фиксация при спаривании.

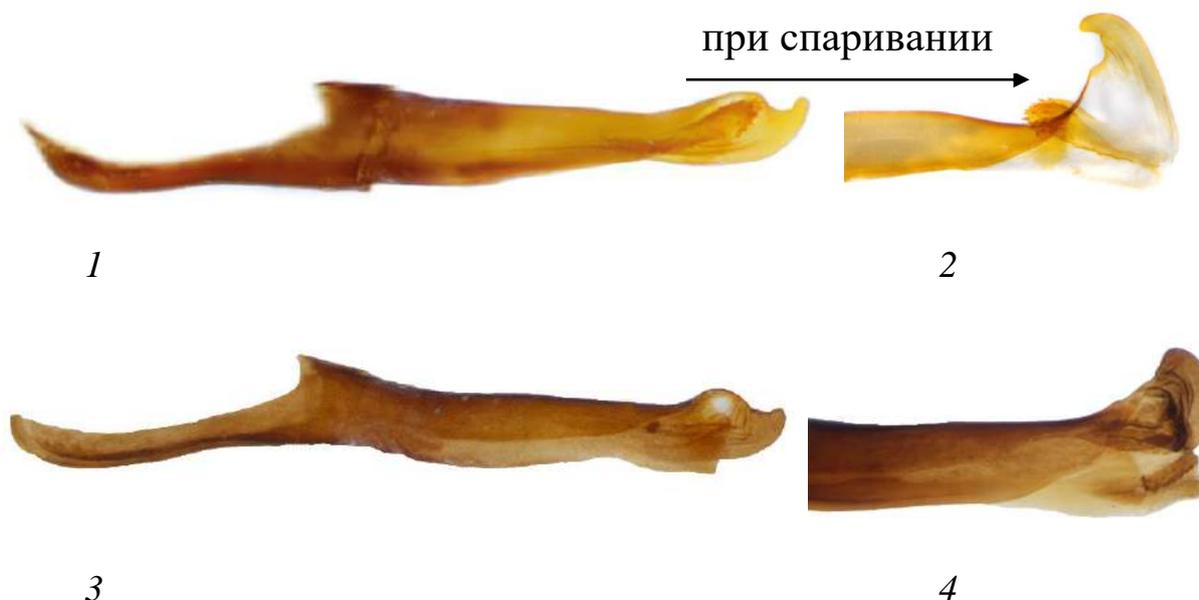


Рисунок 4.3. Переход остиум-киля эдеагуса из горизонтального в вертикальное положение при спаривании у *M. aurelia* (1, 2) и *M. athalia* (3, 4). 1, 3 – эдеагус в состоянии покоя; 2, 4 – эдеагус при копуляции.

Строение остиум-киля имеет важное значение в идентификации видов, а у некоторых является основным диагностическим признаком, например, у *M. celadussa* и *M. deione*, остальные генитальные структуры самцов которых имеют менее выраженные отличия.



Рисунок 4.4. Пример диагностического значения остиум-киля у близких видов *M. celadussa* и *M. deione*. Стрелками показан широкий остиум-киль *M. celadussa* (1) и в виде узкого носика у *M. deione* (2).

На основании массива накопленных данных по спариванию различных групп чешуекрылых (Cordero, Baixeras, 2015) известно, что в общем случае при

совокуплении дистальный конец эдеагуса должен достигать основания копулятивной сумки (cervix), где происходит его закрепление для установления прочного прилегания. Например, в работе И. Галиция-Мендозы и соавторов (Galicia-Mendoza et al., 2008), наглядно показано взаимодействие гениталий самца и самки голубянки рода *Callophrys* при совокуплении, где закрепление эдеагуса происходит в области основания копулятивной сумки за счет длинных корнутусов везики. У чешуекрылых с коротким эдеагусом закрепление происходит в области копулятивного отверстия (устья), а везика выворачивается на протяжении всего дуктуса (Miller, 1988). Очевидно, что существует и масса промежуточных случаев (Cordero, Baixeras, 2015).

Наши исследования пары *M. menetriesi in copula* показали, что эдеагус у этого вида проходит через антрум и выворачивание везики происходит в области дуктуса (рисунок 4.5). Остиум-киль у *M. menetriesi* редуцирован до маленькой мембранозной структуры. Мы не исключаем, что у других видов шашечниц место выворачивания везики способно варьировать от начала дуктуса до его конца у основания копулятивной сумки. Многие авторы считают, что выворачивание происходит за счет давления гемолимфы, однако ряд других авторов оспаривает эту точку зрения, аргументируя свое мнение отсутствием связи везики с полостью тела и предполагая, что инвагинация везики связана с выделением секрета сперматофора через эякуляторный проток (Cordero, Baixeras, 2015).

Покрытая корнутусами морула заякоривает эдеагус в половых путях самки. Роль корнутусов в закреплении эдеагуса демонстрировалось на примере других чешуекрылых (Galicia-Mendoza et al., 2008; Cordero, 2010). Помимо закрепления эдеагуса корнутусы могут предназначаться для внутренней стимуляции самки во время копуляции, манипуляций со сперматофором и других функций, например, у некоторых полиадрических видов корнутусы способны отделяться от эдеагуса и проникать в копулятивную сумку, где они перевариваются, благодаря чему удлиняется период невосприимчивости самки к спариванию со следующими самцами (Cordero, 2010). Что касается рода

Melitaea, то для них известна преимущественно моноандрия (Duplouy et al., 2018).

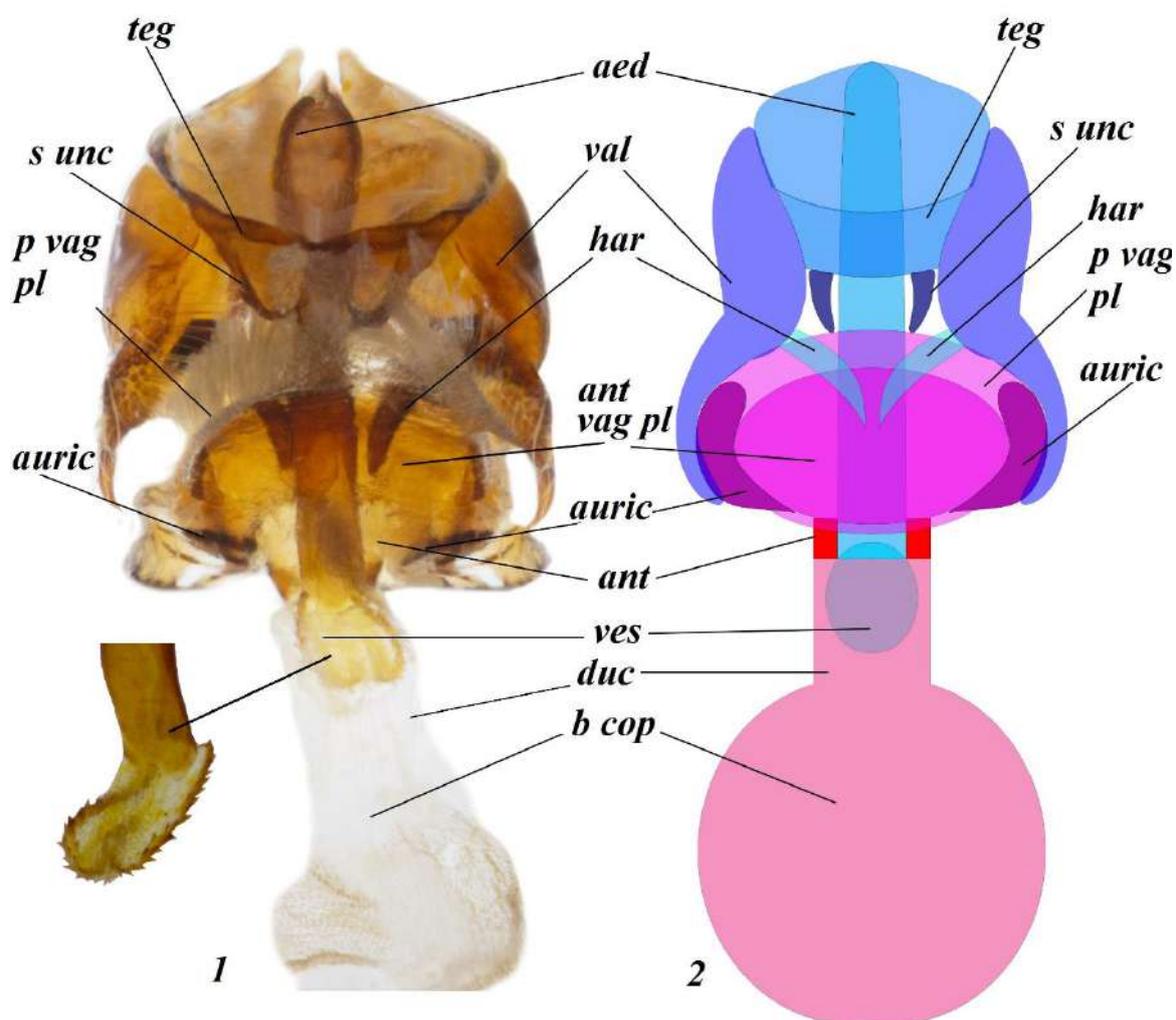


Рисунок 4.5. Фото (1) и схема (2) взаимодействия гениталий самки и самца *M. menetriesi* во время спаривания в дорсальной проекции. Синими тонами на схеме обозначены структуры самца, красно-розовыми тонами – структуры самки. *aed* – эдеагус, *teg* – тегумен, *s unc* – субункус, *val* – вальва, *har* – гарпа, *ves* – везика, *p vag pl* – поствагинальная пластинка, *ant vag pl* – антевагинальная пластинка, *auric* – аурикулы, *ant* – антрум, *duc* – дуктус, *b cop* – копулятивная сумка

Значение строения морулы для видовой диагностики *Mellicta* ранее фактически не изучалось. Наши исследования показали перспективность этой

структуры в данном вопросе. У некоторых близких видов особенности строения морулы являются основным диагностическим признаком. В качестве примера можно привести *M. aurelia* и *M. distans* (рисунок 4.6): у первого морула имеет прямую форму и направлена вверх, у второго – изогнутую и направлена вниз.

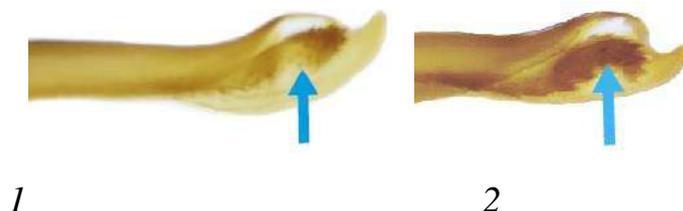


Рисунок 4.6. Пример диагностического значения морулы у близких видов *M. aurelia* (1) и *M. distans* (2).

Строение эдеагуса, очевидно, играет ключевую роль в структурной репродуктивной изоляции видов, что было показано еще опытами по спариванию близких видов бражников с разным строением эдеагуса: самцы либо застревали в самке, не в состоянии извлечь эдеагус из ее половых путей, либо, в случае извлечения, самка не могла отложить яйца из-за повреждений, вызванных такой копуляцией (Federley, 1932). Более важная роль эдеагуса в структурной репродуктивной изоляции по сравнению с другими частями полового аппарата подтверждается также картиной, наблюдаемой между парapatрическими видами шашечниц *M. athalia* и *M. celadussa*. Эти виды рассматриваются как парapatрические с зоной гибридизации в условиях вторичного контакта (Tahami et al., 2021). Они хорошо отличаются по строению каудального отростка вальвы, который у *M. celadussa* длиннее, чем у *M. athalia*, не несет вентрального зубца, а также по наличию у *M. athalia* хорошо развитого суббункуса, который отсутствует у *M. celadussa*, при этом строение эдеагуса у них сходно. Указанные отличия не мешают этим видам успешно спариваться с образованием гибридной зоны, которая лежит на территориях Франции, Австрии, Швейцарии и Италии (Reverdin, 1920, 1922; Beuret, 1931, 1933; Giese, 1933; Bourgogne, 1953; Higgins, 1955; Oorschot, Coutsis, 2014; Tahami et al., 2021).

4.3. Гарпа

Как показали наши исследования, гарпы у *Mellicta* взаимодействуют с эдеагусом, фиксируя и направляя его в половое отверстие самки, расположенное между антевагинальной и поствагинальной пластинками (рисунок 4.7). Зубчатое строение гарпы, очевидно, обеспечивает лучшее сцепление данных структур.

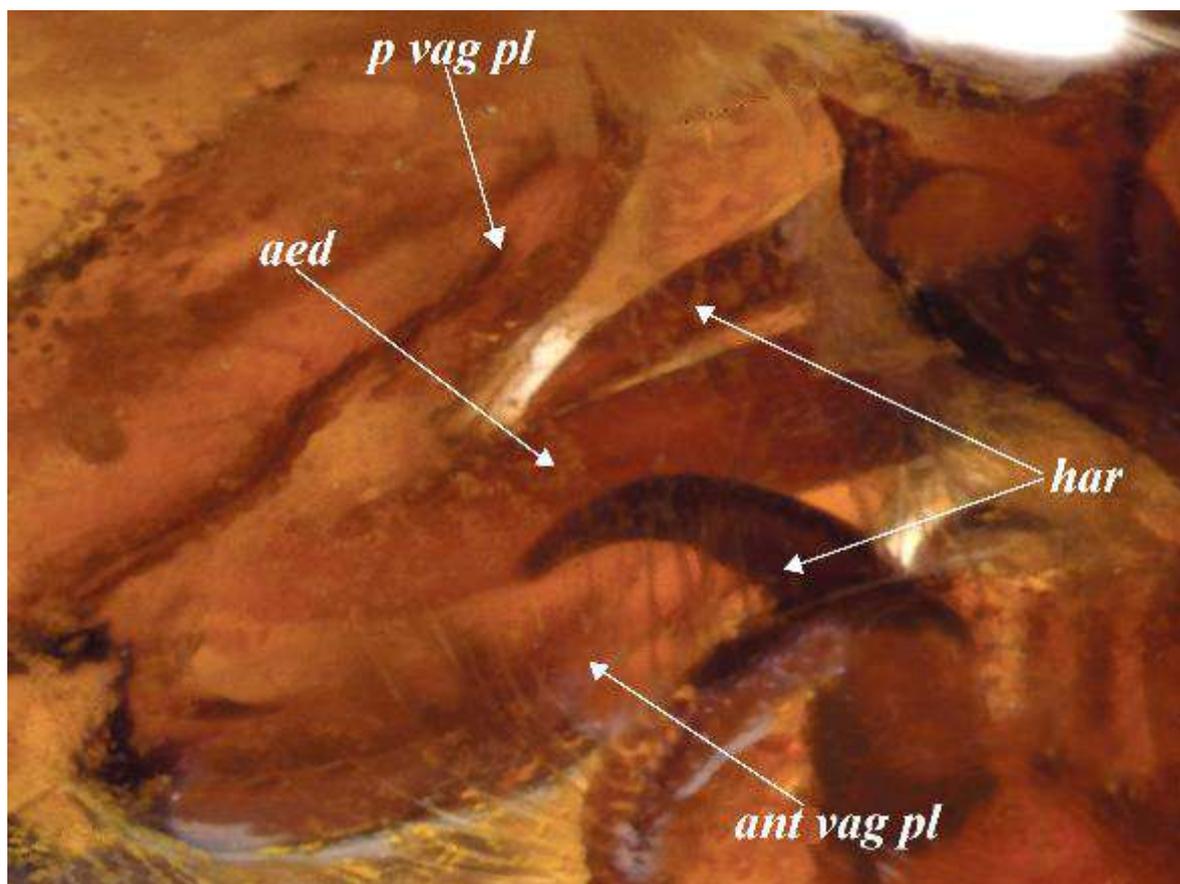


Рисунок 4.7. Взаимодействие гарп с эдеагусом во время спаривания у *M. menetriesi*. *har* – гарпа, *ant vag pl* – антевагинальная пластинка, *p vag pl* – поствагинальная пластинка, *aed* – эдеагус.

Учитывая расположение и проксимальное направление гарп и у других групп Melitaeini (рисунок 4.8), можно заключить, что функцией этих элементов полового аппарата у всех шашечниц является фиксация и направление эдеагуса в половые пути самки.

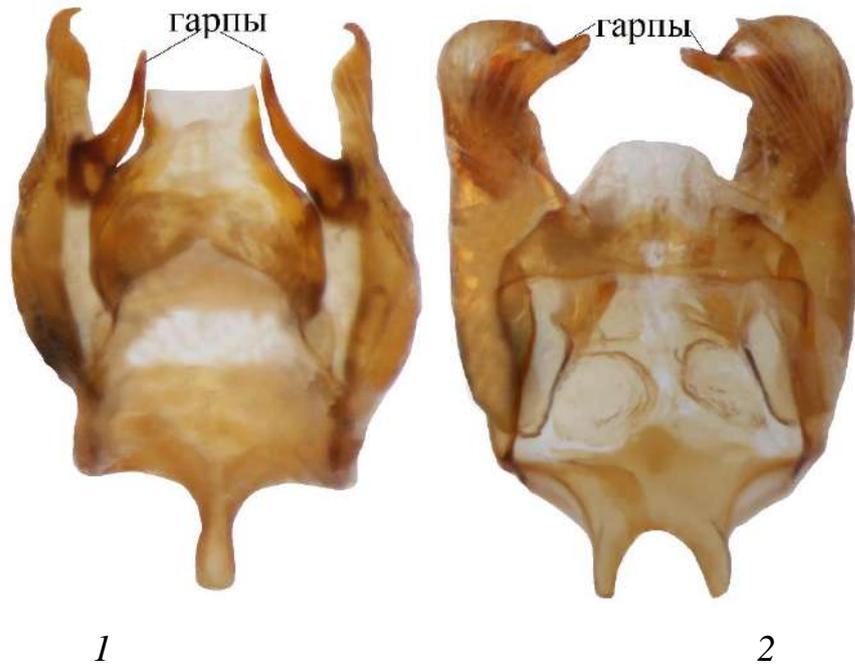


Рисунок 4.8. Гениталии самцов различных групп Melitaeini Нового Света. *1* – *Tegosa* sp., Перу; *2* – *Chlosyne* sp., США.

У шашечниц из группы *Euphydryas aurinia* гарпы имеют форму рогаток и смыкаются в кольцо, через которое, проходит эдеагус (рисунок 4.9).

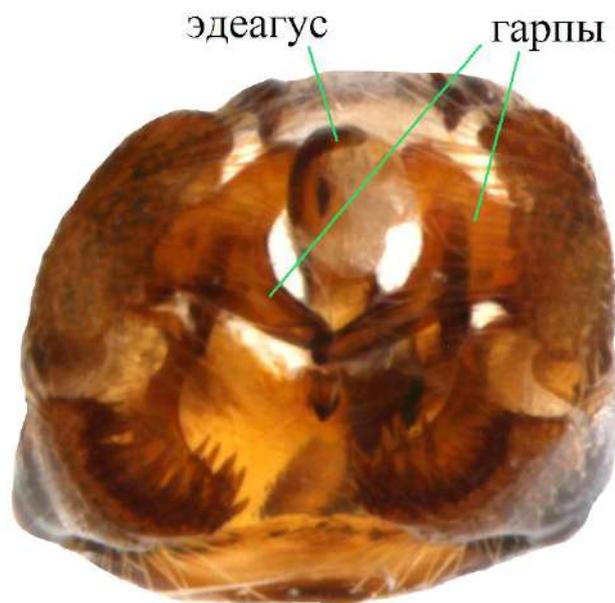


Рисунок 4.9. Фиксация гарпами эдеагуса у *Euphydryas aurinia*.

Гарпы имеет низкое значение для диагностики близких видов *Mellicta*, что, очевидно, связано с взаимодействием этой структуры с участками эдеагуса,

однородными у всех представителей подрода. Однако гарпы могут различаться у видов из далеких видовых групп. Гарпа является сборным термином, обозначающим склеритные структуры внутренней стенки вальвы (Кузнецов, Стекольников, 2001) и ее функции могут различаться у разных групп чешуекрылых. Например, у перламутровок рода *Speyeria* гарпы при копуляции захватывают латерально анальные сосочки (Arnold, Fischer, 1970).

4.4. Каудальный отросток вальвы

Каудальные отростки вальв при спаривании сцепляются с аурикулами. Предположение о взаимодействии аурикул с половыми придатками самца для фиксации при спаривании уже выдвигалось ранее (Колесниченко, 2006) и подтвердилось результатами наших исследований. Можно выделить следующие эволюционные преобразования каудального отростка:

1. Резкая изогнутость основного зубца в проксимальном направлении. Загиб образует прямой или острый угол. Данная черта особенно выражена у подрода *Melitaea* (рисунок 4.10), гениталии самцов у которых лишены дополнительных структур, присутствующих у *Mellicta* и участвующих в сцеплении с самкой. Таким образом функция удержания самки ложится главным образом на каудальный отросток вальвы, что, очевидно, и обуславливает его сильную изогнутость.



Рисунок 4.10. Гениталии различных представителей подрода *Melitaea*. **1** – *M. trivia*, **2** – *M. didyma*, **3** – *M. phoebe*, **4** – *M. cinxia*, **5** – *M. protomedia*. Стрелками показан загиб отростков.

У *Mellicta* резкий изгиб отростка также свойственен видам с обедненным набором генитальных структур (рисунок 4.11., 1), что, очевидно, является закономерной компенсацией для качественного захвата самки. У видов с обогащенным набором дополнительных генитальных структур, участвующих в фиксации, каудальные отростки загнуты слабо в проксимальном направлении под углом от тупого до практически развернутого (рисунок 4.11., 2)



Рисунок 4.11. Примеры гениталий с разной степенью изогнутости каудального отростка вальвы в подроде *Mellicta*. 1 – *M. varia*, 2 – *M. athalia*. Стрелками показана загнутость каудального отростка в проксимальном направлении.

2. Наличие зубцов на дорсальной поверхности отростка (рисунок 4.12, 1–5). Свойственно как видам подрода *Mellicta*, так и другим группам *Melitaea*. У близких по отношению к *Mellicta Melitaea diamina* и *M. protomedia*, а также у некоторых видов *Mellicta* происходит гипертрофия дорсальных зубцов (рисунок 4.12, 1, 2).

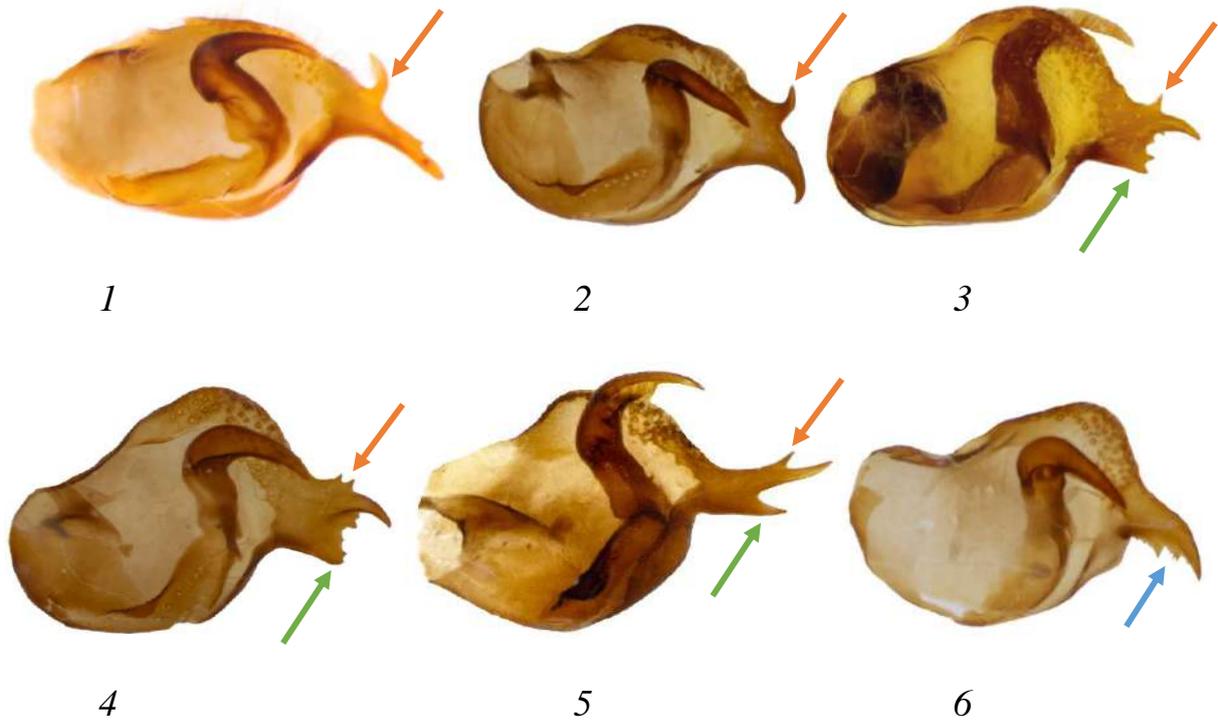


Рисунок 4.12. Вальвы с различным строением каудального отростка. *1* – *M. diamina*, *2* – *M. varia*, *3* – *M. aurelia*; *4* – *M. menetriesi*; *5* – *M. athalia*; *6* – *M. parthenoides*. Красной стрелкой показан дорсальный зубец, зеленой стрелкой показан вентральный зубец, синей стрелкой – ряд зубчиков на вентральной стороне каудального отростка вальвы.

4. Наличие зубцов на вентральной поверхности главного зубца отростка. Встречается довольно редко. У *Mellicta* хорошо выражено у *M. parthenoides* (рисунок 4.12, 6).

5. Наличие особого вентрального зубца на каудальном отростке вальвы, расположенного параллельно главному (рисунок 4.12, 3–5). У некоторых представителей данный зубец сливается в один сплошной ряд со вторичными зубчиками, за счет чего каудальный отросток приобретает лопатообразную форму (рисунок 4.12, 4) У видов *Mellicta* с редукцией данного зубца усиливается развитие других зубцов, например, у *M. varia* (рисунок 4.12, 2.)

Все рассмотренные особенности преобразования каудального отростка вальвы имеют диагностическое значение, иногда в сочетании с другими признаками, и, очевидно, играют важную роль в сцеплении с самкой.

4.5. Гениталии самок

У шашечниц подрода *Mellicta* антевагинальная пластинка вместе с антрумом образует единую структуру, форма которой имеет диагностическое значение, иногда в сочетании с другими признаками. На рисунке 4.13. показаны примеры гениталий грибовидной, грушевидной и округлой формы.

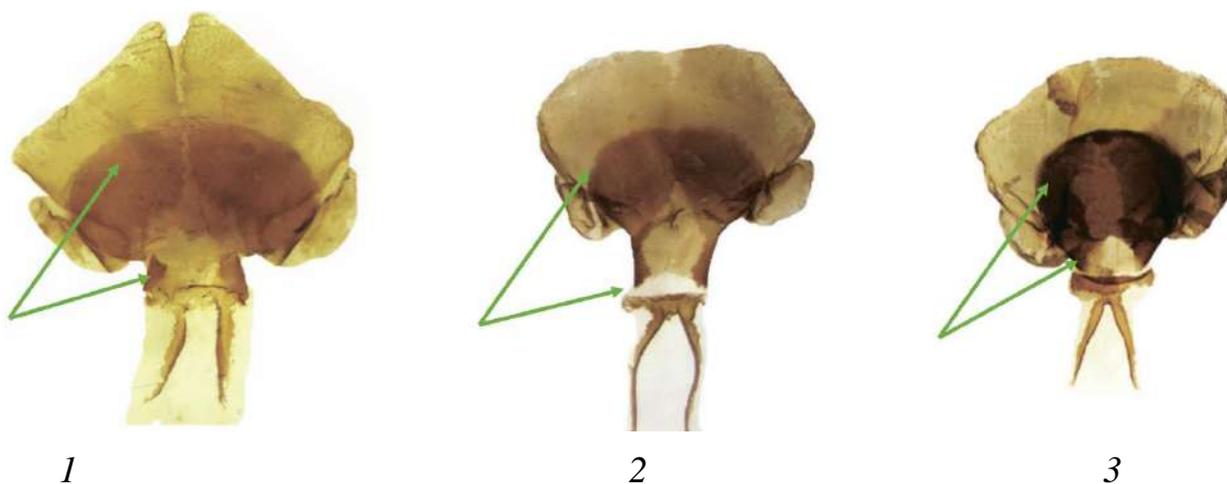


Рисунок 4.13. Гениталии самок шашечниц подрода *Mellicta* грибовидной (1), грушевидной (2) и округлой (3) формы. 1 – *M. parthenoides*, 2 – *M. britomartis*, 3 – *M. athalia*.

Важное диагностическое значение имеет также длина поствагинальной пластинки. Поствагинальная пластинка может значительно выступать за пределы антевагинальной в вершинной части, то есть длина выступающей части составляет не менее половины длины антевагинальной пластинки вместе с антрумом (рисунок 4.14, 1). Также поствагинальная пластинка может быть короткой: не выступать или едва выступать за пределы антевагинальной в вершинной части (рисунок 4.14, 2).

Как уже отмечалось, у видов самки которых имеют длинную поствагинальную пластинку, самцы имеют хорошо развитый субункус, у видов, чьи самки имеют укороченную поствагинальную пластику, субункус у самцов укорочен или не развит. Данная связь согласуется с взаимодействием субункуса и поствагинальной пластинки во время спаривания.



Рисунок 4.14. Примеры гениталий самок шашечниц подрода *Mellicta* с длинной (1) или укороченной (2) поствагинальной пластинкой (показана стрелками). 1 – *M. britomartis*, 2 – *M. asteria*.

Диагностическим значением обладает также строение дуктуса, который может нести вилкообразную склеротизацию или бациллус или же быть прозрачным. Нами обнаружена связь между строением эдеагуса самца и дуктуса самки: у видов, самки которых имеют прозрачный дуктус без вилкообразной склеротизации, остиум-киль самцов тонкий и прозрачный или же вовсе редуцирован, (рисунок 4.15., 1, 3) у видов с развитым бациллузом имеется склеротизованный остиум-киль эдеагуса (рисунок 4.15., 2, 4). Возможно, уменьшение склеротизации остиум-киля связано с тем, чтобы не повредить мембранозный дуктус во время копуляции.

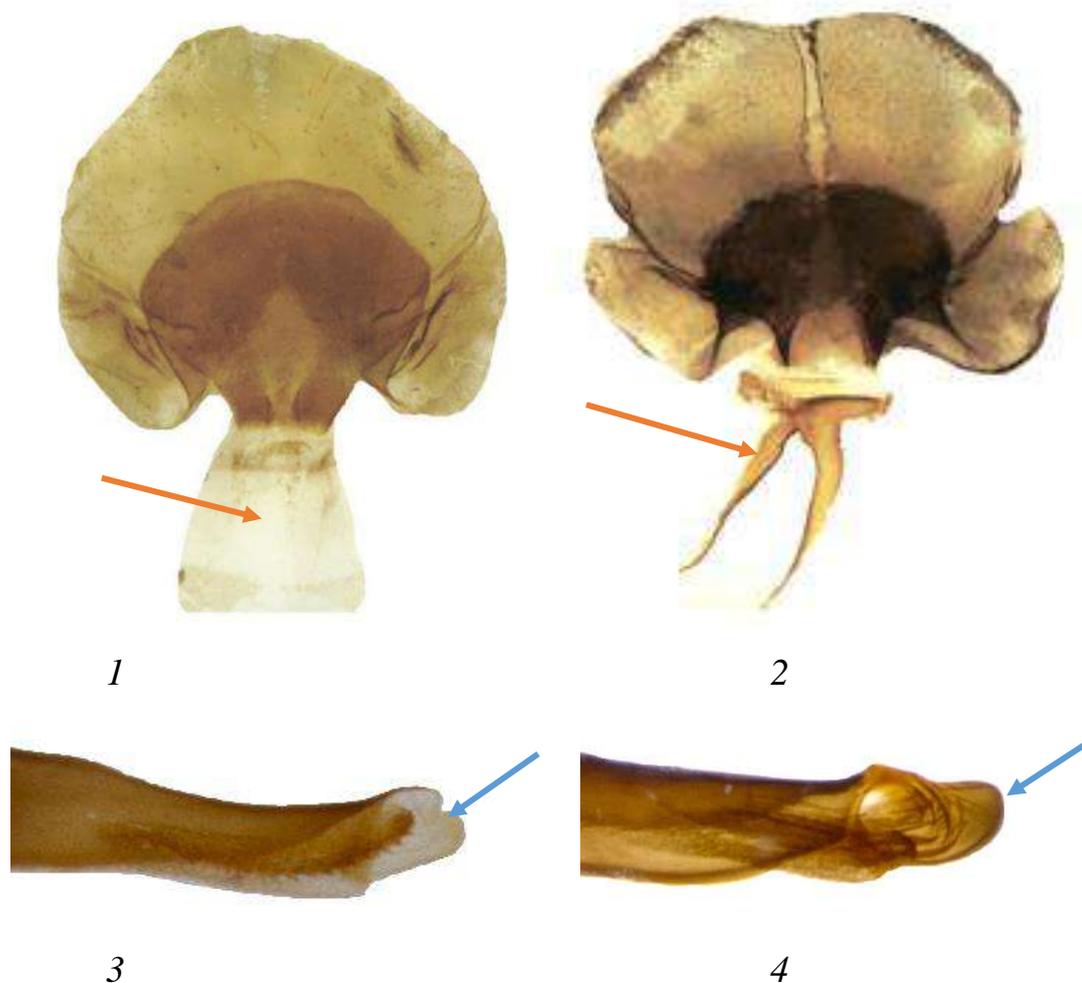


Рисунок 4.15. Примеры гениталий самок шашечниц подрода *Mellicta* с прозрачным дуктусом (1) и дуктусом, имеющим бациллус (2), а также соответствующие им эдеагусы самцов с мембранозным остиум-килем (3) и склеротизованным остиум-килем (4). 1, 3 – *M. menetriesi*; 2, 4 – *M. ambigua*. Синими стрелками показан – остиум-киль эдеагуса, красными – дуктус.

Вторая наша гипотеза подобной взаимосвязи между строением данных структур связана с местом закрепления эдеагуса. У *M. menetriesi*, на чьем примере было изучено взаимодействие гениталий самки и самца, выворачивание везики происходит в верхнем отделе дуктуса, но мы не исключаем, что у других видов это место может варьировать вплоть до нижнего отдела. Возможно, в таком случае остиум-киль облегчает прохождение через дуктус, а бациллус придает дуктусу более удобную для прохождения эдеагуса форму. У видов с дуктусом без

бациллуса (как у *M. menetriesi*) выворчачивание везики происходит в верхнем отделе, необходимость прохождения эдеагуса через весь дуктус отсутствует и нет надобности в столь выраженной форме дуктуса, которую ему придает бациллус. В связи с чем снижается необходимость и в хорошо выраженном остиум-киле эдеагуса. Возможно обе этих гипотезы имеют место в том или ином соотношении. Чтобы ответить на данный вопрос более точно, необходимо изучить копуляцию на большем количестве примеров, в том числе и на примере видов с развитым остиум-килем эдеагуса.

У видов из подрода *Melitaea* склеротизация дуктуса развита лучше, чем у *Mellicta* (единичными исключениями являются некоторые виды из комплекса *M. minerva* с прозрачным дуктусом), часто дуктус имеет сплошную склеротизацию, а остиум-киль эдеагуса при этом никогда не несет развитого остиум-киля. Возможно, в этом случае усиление склеротизации дуктуса обусловлено адаптацией для прохождения эдеагуса без остиум-киля в его нижний отдел. Для прояснения данного вопроса необходимо изучение пар *in copula* видов из разных групп *Melitaea*, что является темой дальнейших исследований. В настоящей работе мы положили начало изучению механизмов спаривания у шашечниц на примере копуляции *M. menetriesi* и сравнительно-морфологического анализа гениталий других видов.

Что касается копулятивной сумки, то наши исследования говорят о ее низком диагностическом значении. На рисунке 4.16 показаны фотографии копулятивных сумок некоторых видов *Mellicta*, выполненных в проходящем свете (фазовый контраст). Как видно, сумки имеют мембранозную структуру.



1



2



3



4

Рисунок 4.16. Копулятивные сумки различных представителей подрода *Mellicta*. **1** – *M. athalia*, **2** – *M. ambigua*, **3** – *M. plotina*, **4** – *M. menetriesi*. Синей стрелкой показан дуктус, красной – копулятивная сумка.

Копулятивная сумка несет ярко выраженные диагностические признаки у многих полиандрических видов (Cordero, Baixeras, 2015). К таким признакам относится в частности строение сигн, разнообразие которых выработалось благодаря половому отбору: основная функция сигн состоит во вскрытии сперматофоров (Galicia-Mendoza et al., 2008) и они эволюционировали в ответ на утолщение оболочки сперматофоров самцов в результате конкуренции. Как уже подчеркивалось, исследования говорят о наличии у шашечниц преимущественно моноандрии (Duplouy et al., 2018), и по этой причине, видимо, для этой группы свойственно простое строение копулятивной сумки без дополнительных склеротизованных структур.

Анальные сосочки, являющиеся элементами яйцевыводной части полового аппарата самок, также имеют однообразное строение в пределах группы (рисунок 4.17).

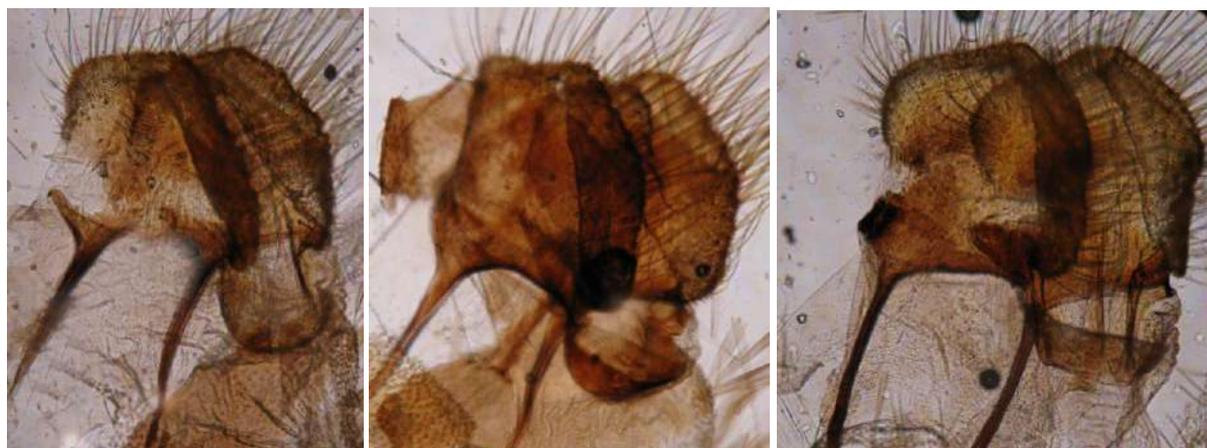


Рисунок 4.17. Анальные сосочки различных представителей подрода *Mellicta*. 1 – *M. plotina*, 2 – *M. rebeli*, 3 – *M. menetriesi*.

На рисунках 4.18–4.25 представлены фотографии гениталий самцов и самок всех видов подрода *Mellicta*, наиболее точно отражающие их типичное строение. Изменчивость диагностических признаков подрода рассматривается в главе 5.

Таким образом, исходя из изложенного в данной главе, можно заключить, что основными диагностическими признаками шашечниц подрода *Mellicta* обладают структуры самцов и самок, взаимодействующие друг с другом во время

спаривания. Структуры, не взаимодействующие со структурами противоположного пола при копуляции, обладают слабым диагностическим значением.

Эволюционные преобразования полового аппарата шашечниц подрода *Mellicta* связаны с совершенствованием фиксации при копуляции. Ослабление одних структур, участвующих в фиксации самки, влечет за собой усиление других и наоборот. Так, у видов со слабой степенью изогнутости вальв в проксимальном направлении имеются дополнительные структуры, играющие роль в закреплении половых аппаратов: зубцы субункуса, наличие дополнительных зубцов на каудальном отростке вальвы, хорошо развитый остиум киль эдеагуса, который, очевидно, участвует не только в облегчении проникновения эдеагуса в половые пути самки, но и в закреплении при выворачивании везики. У видов, лишенных тех или иных структур наблюдается усиление изогнутости вальв в проксимальном направлении или же другие модификации каудального отростка, выраженные главным образом в гипертрофии тех или иных зубцов.

Важную роль в эволюции полового аппарата шашечниц подрода *Mellicta*, судя по всему, играл механизм «замка-и-ключа». Гипотеза «замка-и-ключа» заключается в том, что степень дивергенции гениталий является механизмом структурной репродуктивной изоляции между видами (Dufour, 1844). Во второй половине XX века большую популярность получила идея полового отбора путем скрытого выбора самки (Cryptic female choice, CFC), усиливающего отбор самцов с наиболее предпочтительными для самки гениталиями во время копуляции, в то время как гипотеза «замка-и-ключа» рассматривалась как малозначимая (Eberhard, 1985). В настоящее время половой отбор считается основной причиной высокого разнообразия и коэволюции генитальных структур у самцов и самок, включающий помимо скрытого выбора самки половой конфликт и конкуренцию сперматофоров (Simmons, 2013; Cordero, Baixeras, 2015). Вместе с тем появляется все больше данных о том, что правило «замка-и-ключа» тоже вносит свой вклад в разнообразие гениталий (Masly, 2012; Simmons, 2013) и выбор самки часто действует как раз в качестве такого видоизолирующего механизма (Simmons, 2013). Таким образом,

дивергенция полового аппарата может обуславливаться комплексом причин и отличаться в разных систематических группах. Очевидно, что немаловажную роль в эволюции полового аппарата играет стратегия репродуктивной изоляции: в группах с химической или визуальной репродуктивной изоляцией необходимость в структурной изоляции не так выражена, как в группах со слабо развитой феромонной коммуникацией и сходным обликом близких видов и их брачных ритуалов. Тот факт, что в полиандрических группах с хорошо развитой химической коммуникацией (к которым относятся, например, многие семейства разноусых чешуекрылых и молей) основным движущим фактором разнообразия генитальных структур служит половой отбор является логичным и закономерным. В моноандрических группах с развитой химической коммуникацией (например, семейство *Psychidae*) или визуальной коммуникацией (например, различные группы трибы *Nymphalini*) прослеживается низкое разнообразие диагностических признаков гениталий. Шашечницы подрода *Mellicta* моноандричны, при этом развитая химическая коммуникация для них неизвестна, а их внешний облик весьма однообразен. Таким образом, предположение, что коэволюция и разнообразие половых аппаратов самцов и самок шашечниц подрода *Mellicta* являются в немалой степени следствием действия механизма «замка-и-ключа», представляется весьма закономерным.

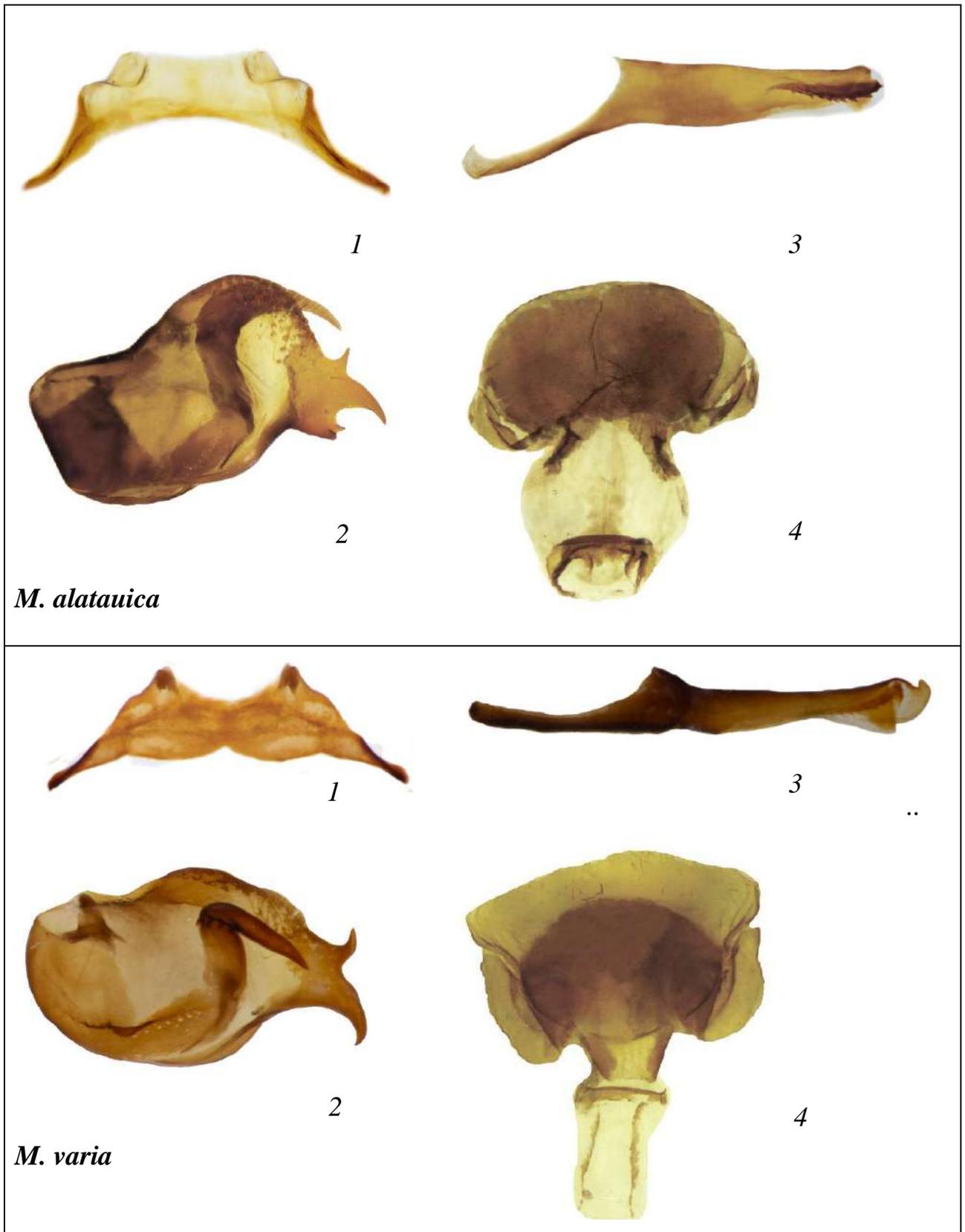


Рисунок 4.18. Генитальные структуры представителей подрода *Mellicta*. 1 – тегумен, 2 – вальва, 3 – эдеагус, 4 – гениталии самки.

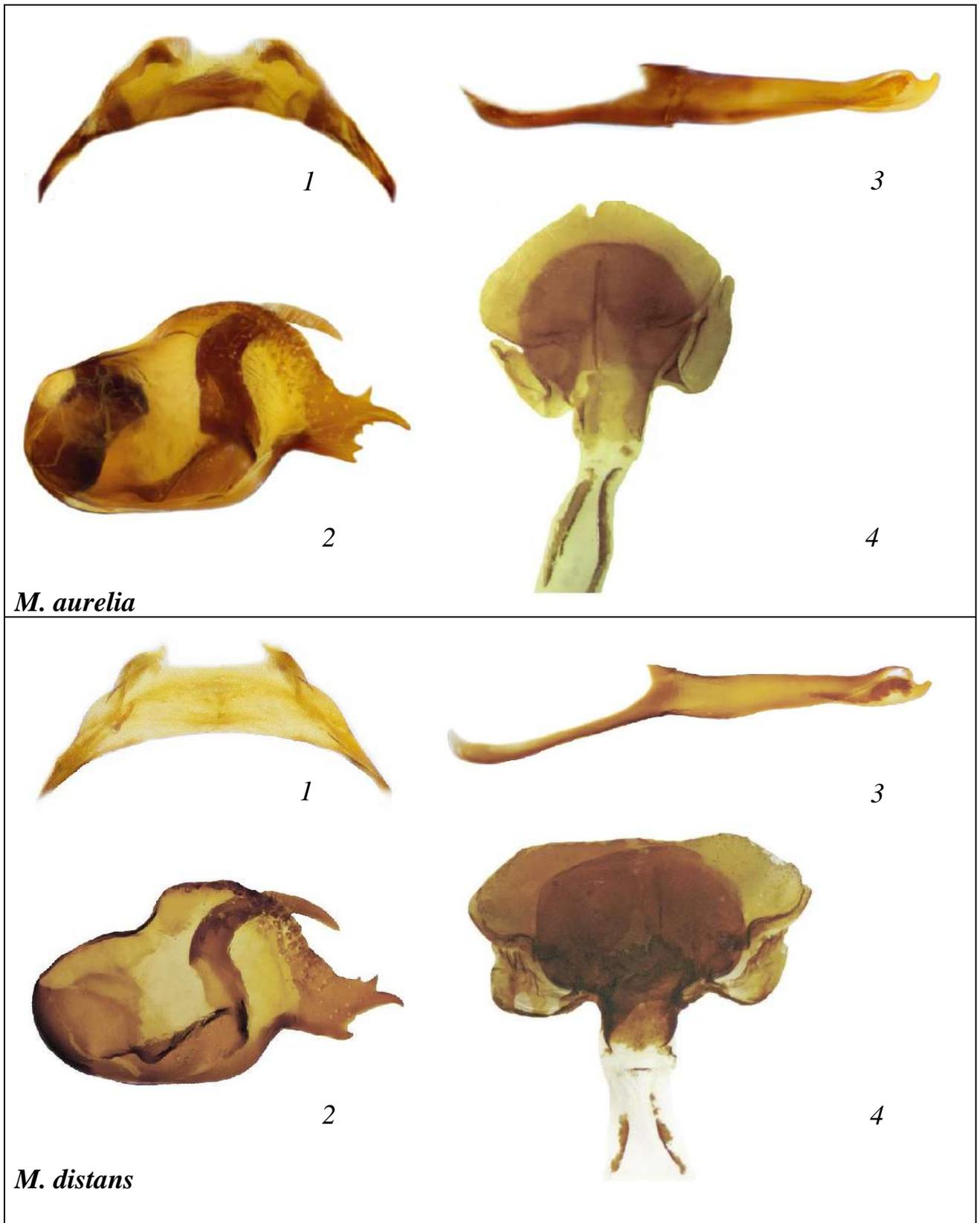


Рисунок 4.19. Генитальные структуры представителей подрода *Mellicta*. 1 – тегумен, 2 – вальва, 3 – эдегус, 4 – гениталии самки.

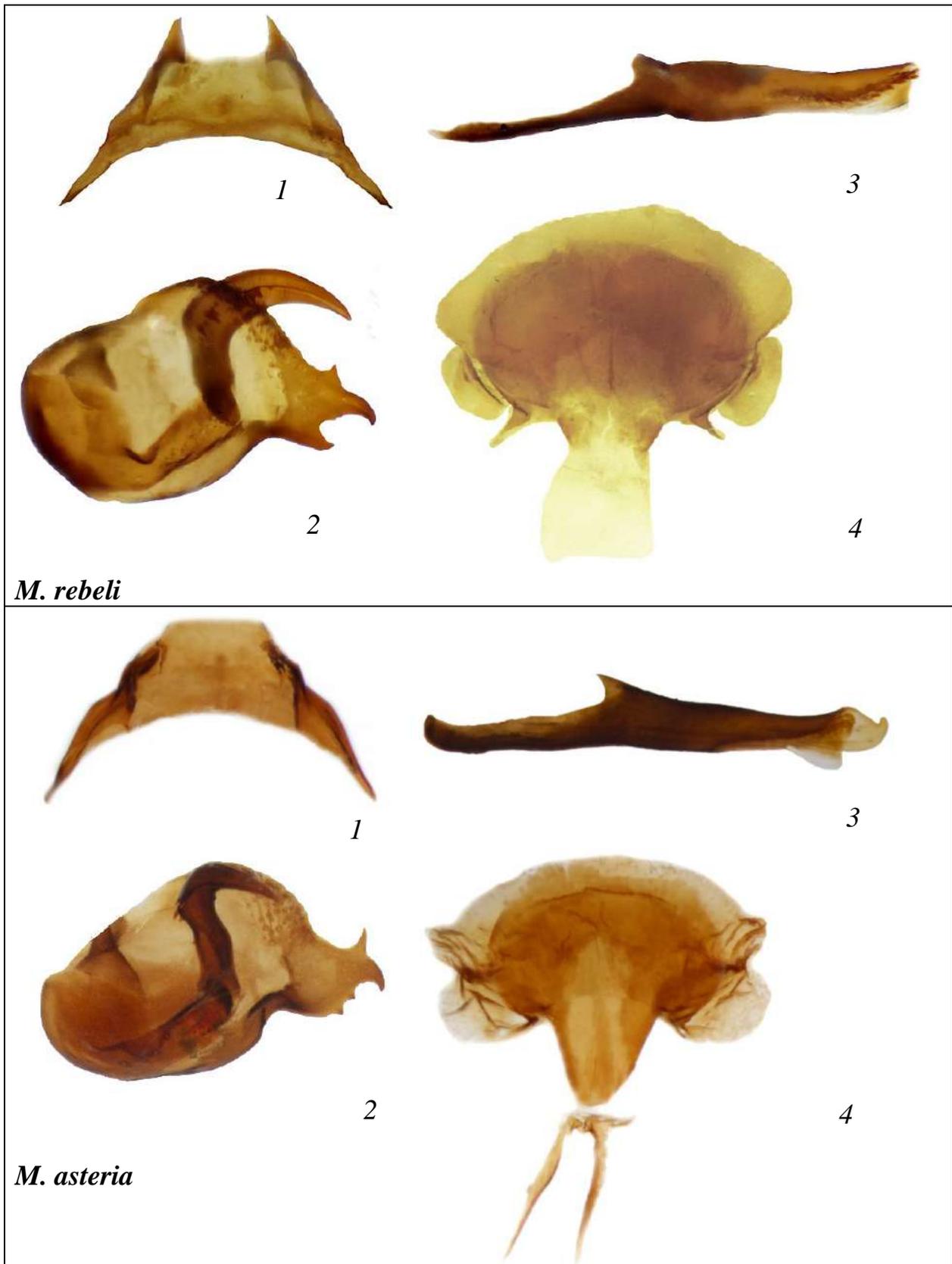


Рисунок 4.20. Генитальные структуры представителей подрода *Mellicta*. 1 – тегумен, 2 – вальва, 3 – эдеагус, 4 – гениталии самки.

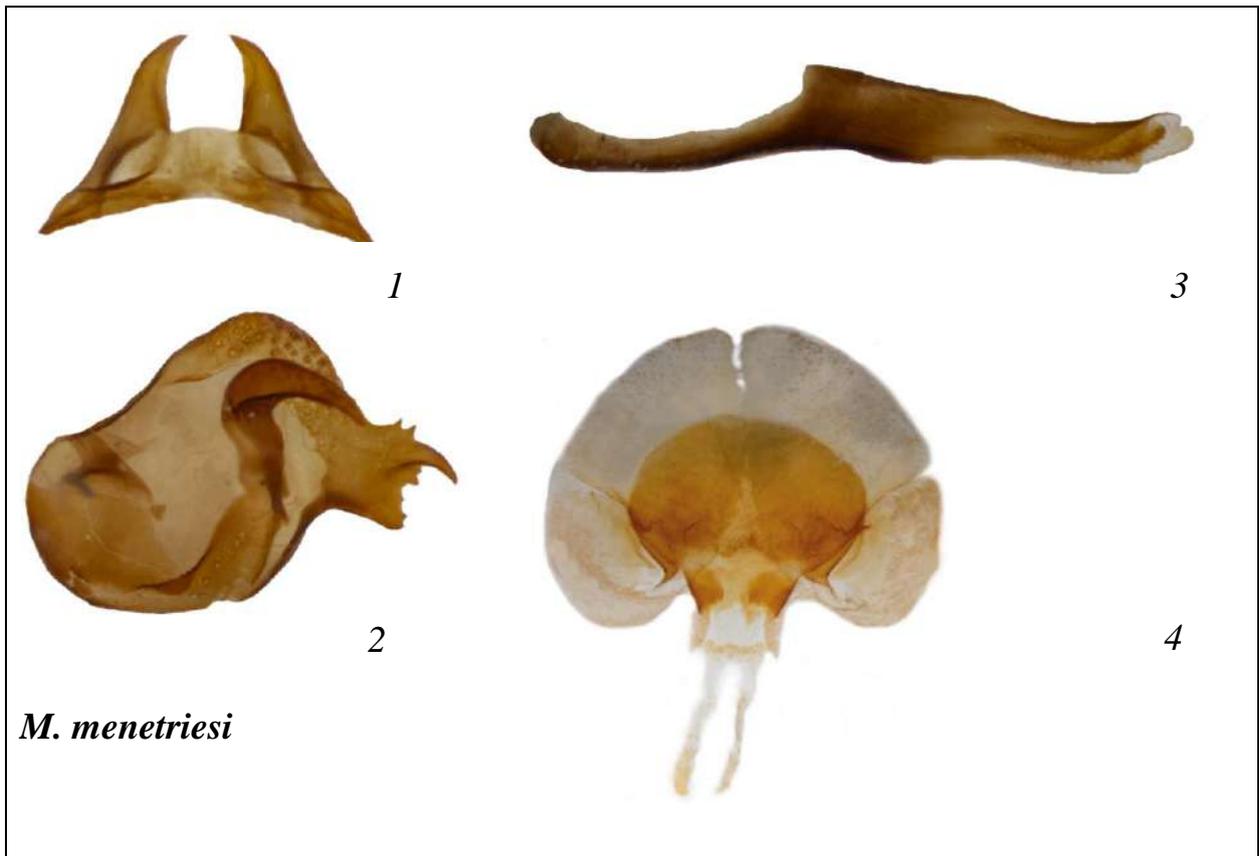


Рисунок 4.21. Генитальные структуры *M. menetriesi*. **1** – тегумен, **2** – вальва, **3** – эдеагус, **4** – гениталии самки.

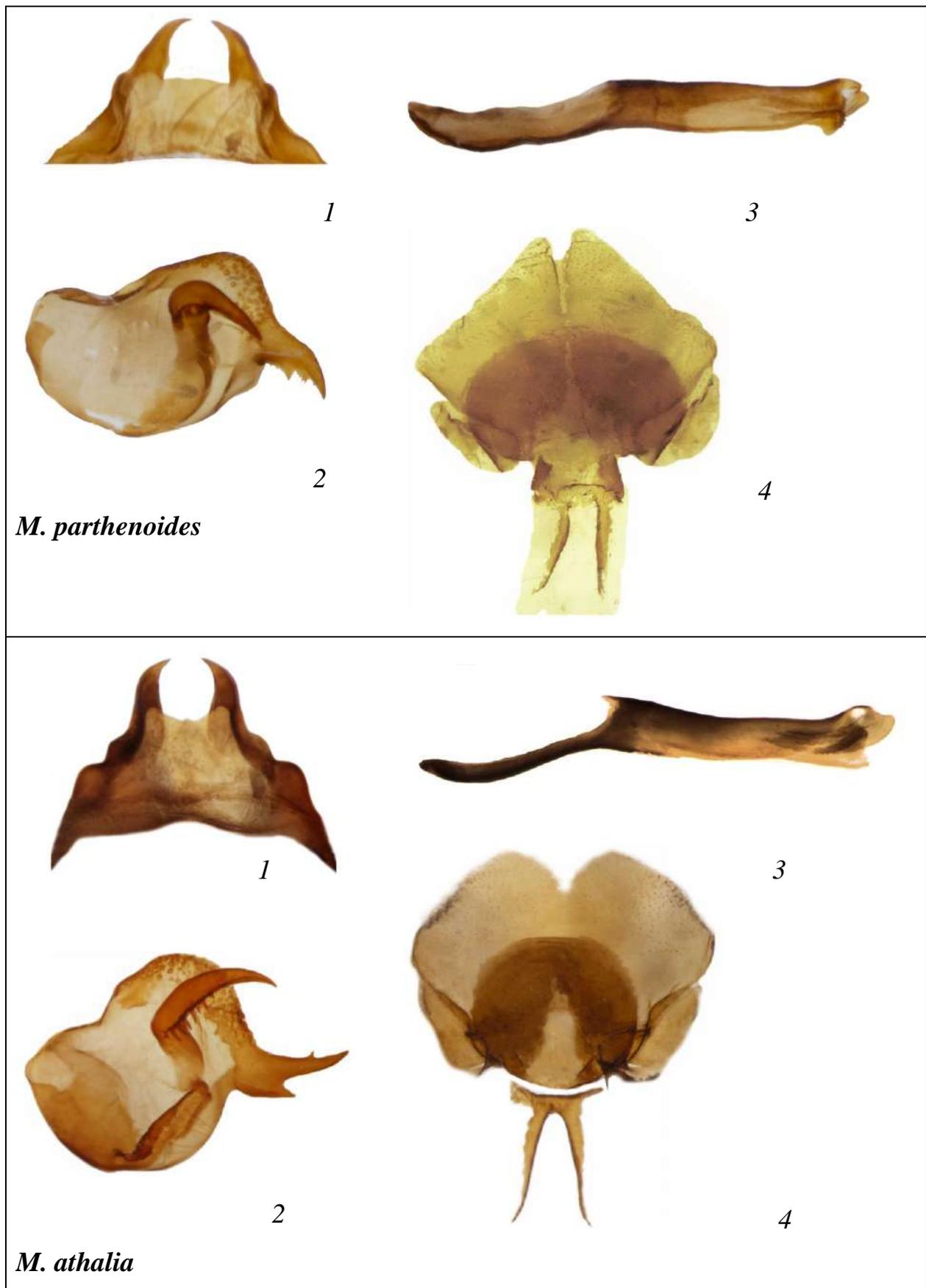


Рисунок 4.22. Генитальные структуры представителей подрода *Mellicta*. 1 – тегумен, 2 – вальва, 3 – эдеагус, 4 – гениталии самки.

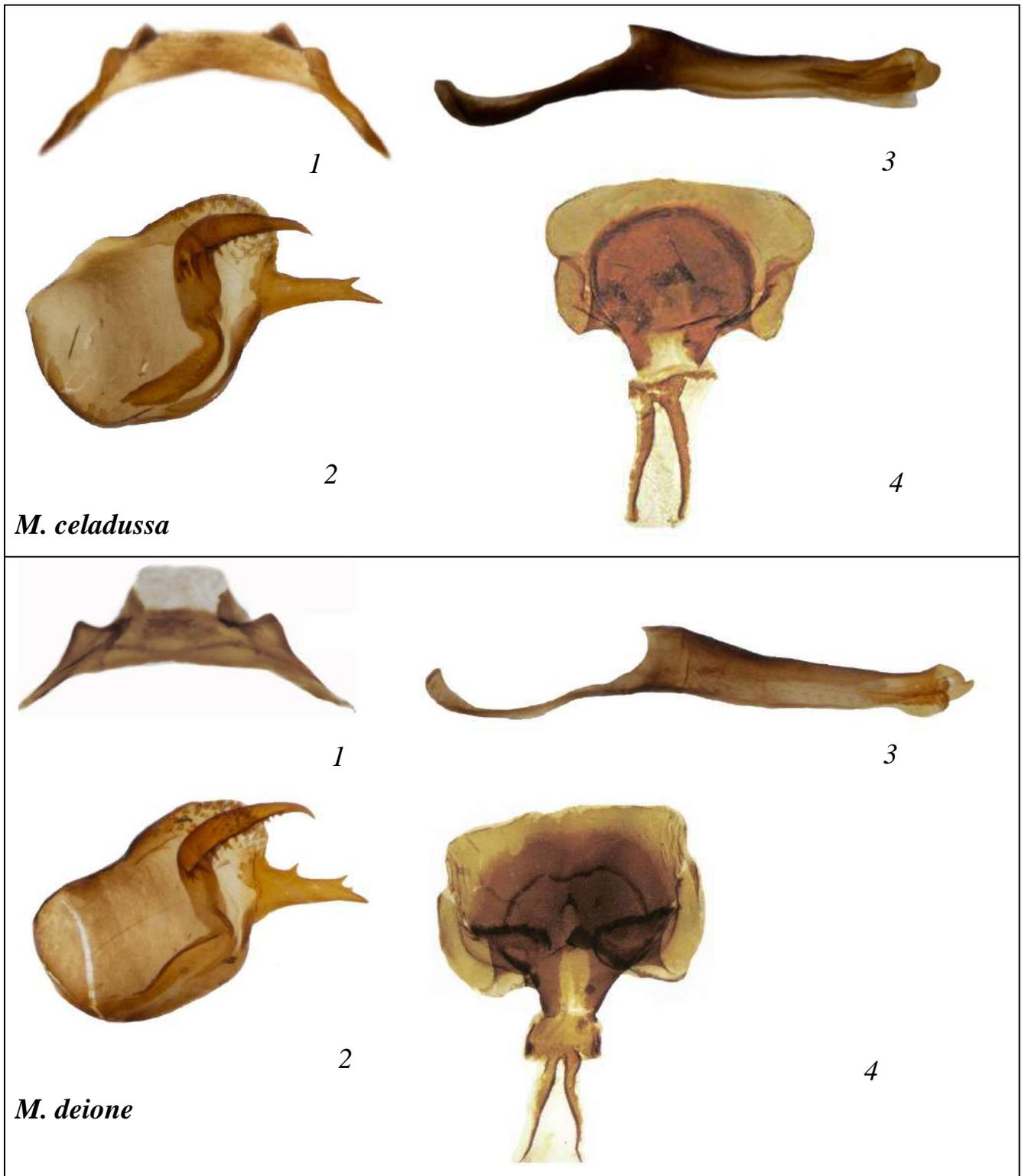


Рисунок 4.23. Генитальные структуры представителей подрода *Mellicta*. 1 – тегумен, 2 – вальва, 3 – эдеагус, 4 – гениталии самки.

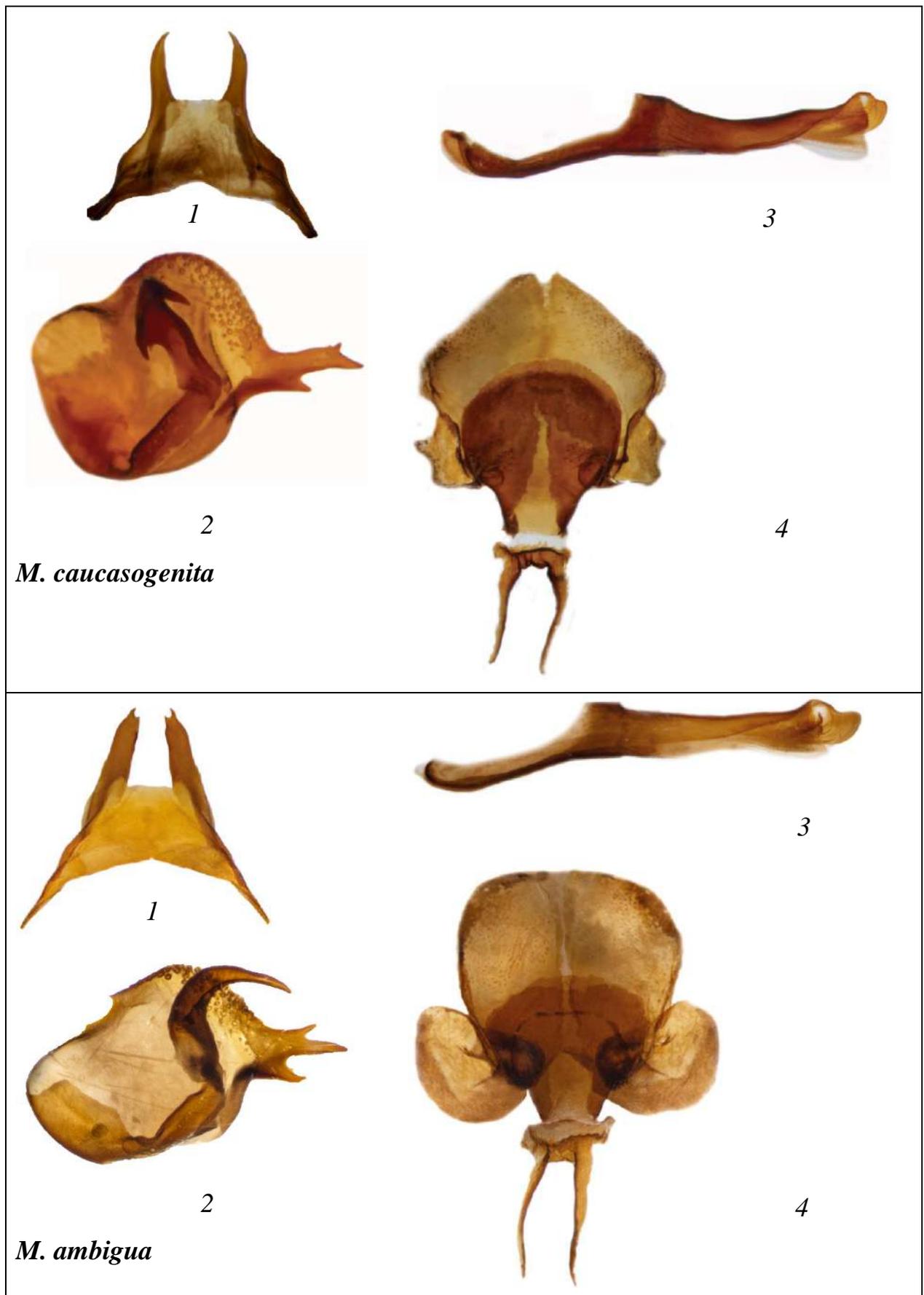


Рисунок 4.24. Генитальные структуры представителей подрода *Mellicta*. 1 – тегумен, 2 – вальва, 3 – эдеагус, 4 – гениталии самки.

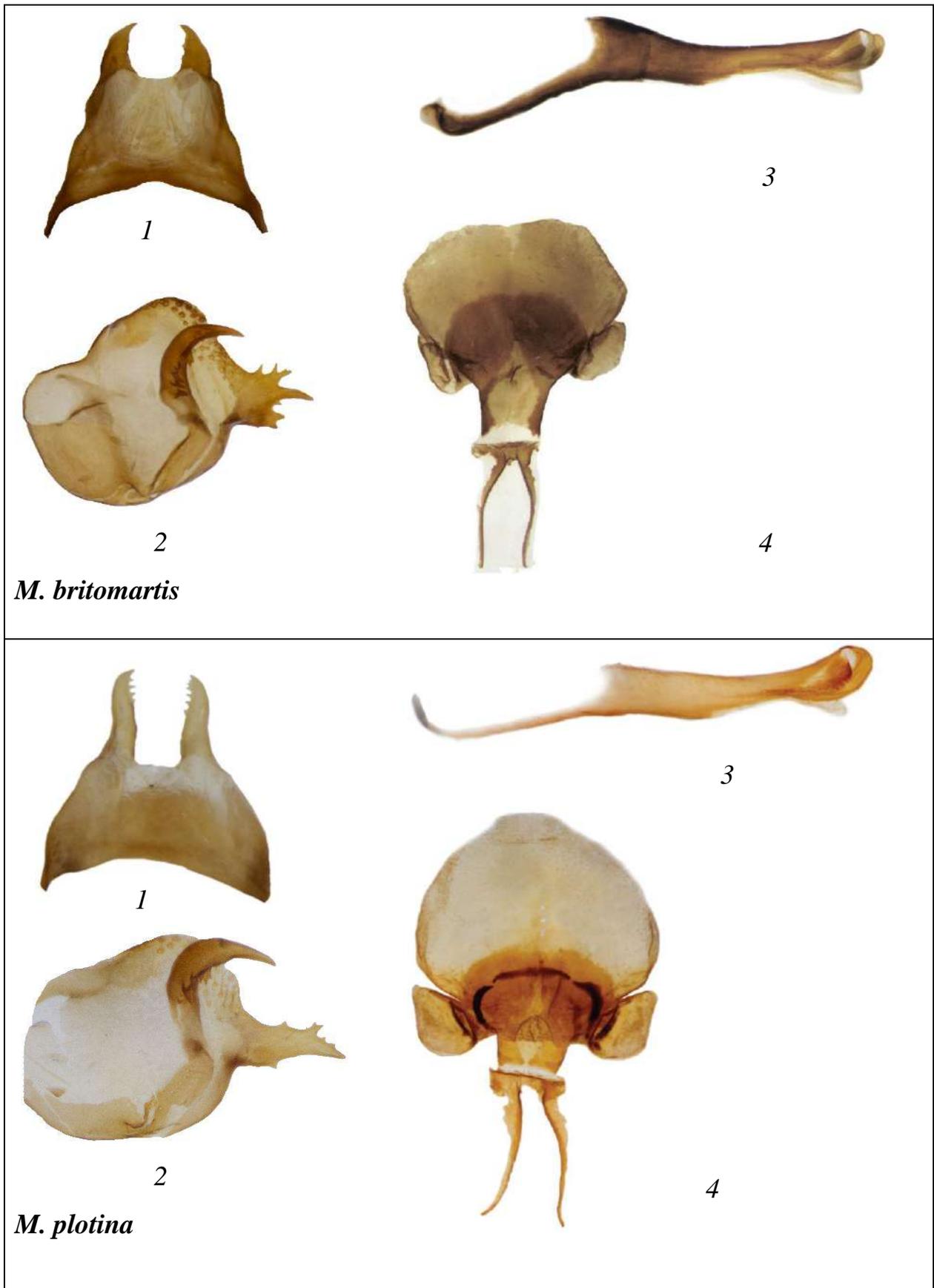


Рисунок 4.25. Генитальные структуры представителей подрода *Mellicta*. **1** – тегумен, **2** – вальва, **3** – эдеагус, **4** – гениталии самки.

ГЛАВА 5.

Внутривидовая изменчивость диагностических признаков шашечниц подрода *Mellicta*

В данной главе рассматриваются диагностические признаки гениталий самцов и самок подрода *Mellicta* и описывается их внутривидовая изменчивость. В отдельных случаях, для которых это имеет значение, затрагивается и окраска крыла. В этой главе также разбираются вопросы с таксонами, вызывающими споры среди исследователей.

5.1. *Melitaea (Mellicta) athalia* (Rottemburg, 1775)

M. athalia (рисунок 5.1, Приложение В, рисунок В.21) – трансевразийский вид, обладающий высокой степенью изменчивости рисунка крыла. Для надежной видовой диагностики *M. athalia* при совместном обитании с близкими видами необходимо исследовать строение копулятивного аппарата.



Рисунок 5.1. *M. athalia* в природе. Московская область, Одинцовский р-н.

Одним из основных диагностических признаков самцов *M. athalia* является строение каудального отростка вальвы. Данная структура у *M. athalia* направлена

вверх (иногда прямая) имеет удлиненную форму (длина вдвое превышает ширину) и в большинстве случаев несет три зубца – главный, дорсальный и вентральный (рисунок 5.2, 1). Каудальный отросток именно с таким строением изображается в определителях и региональных сводках по чешуекрылым (Devyatkin, 2000; Lafranchis, 2004; Дубатолов и др., 2005; Львовский, Моргун, 2007 и др.).

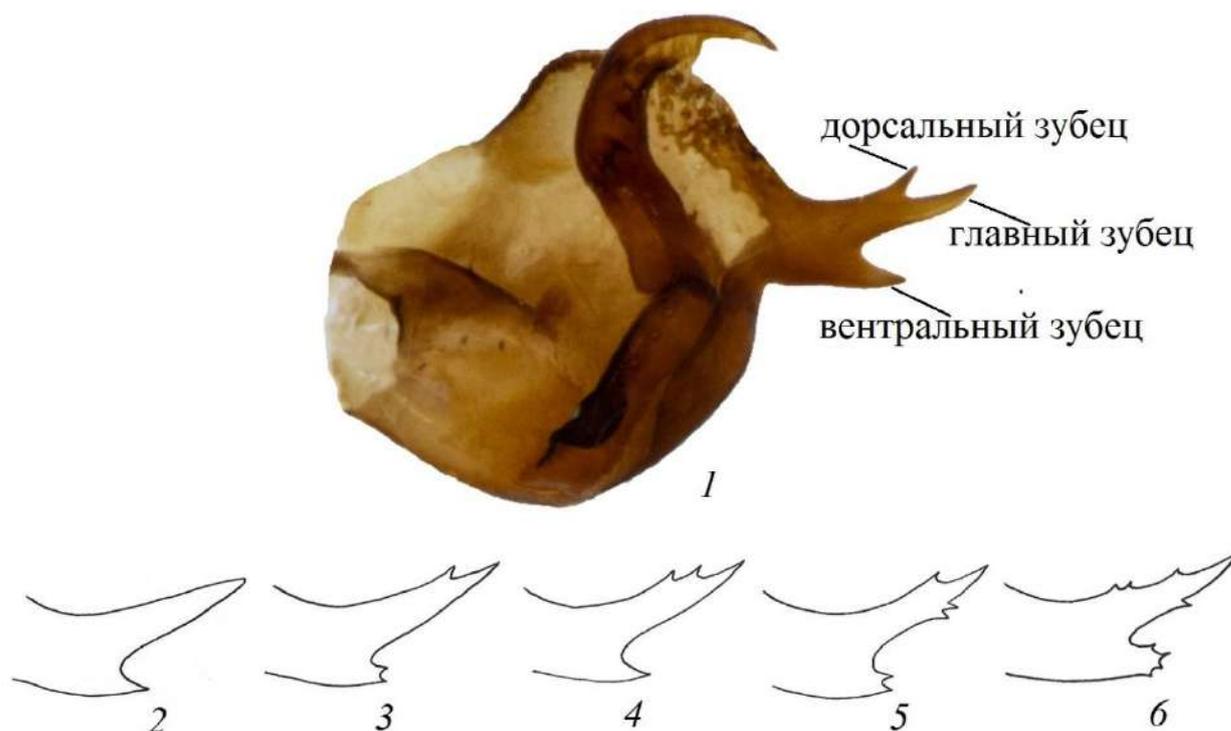


Рисунок 5.2. Вальва *M. athalia* (Башкирия, Бурзянский р-н, Башкирский заповедник) и примеры внутривидовой изменчивости каудального отростка.

При изучении многочисленного материала по данному виду (см. Приложение А), мы выяснили, что изменчивость каудального отростка вальвы довольно высока. Несмотря на то, что каудальные отростки типичного плана строения преобладают, существуют также многочисленные видоизменения отростка, отличающиеся количеством и расположением дополнительных вторичных зубчиков. В процессе работы мы нередко сталкивались с ошибочными идентификациями *M. athalia* начинающими фаунистами: экземпляры с большим числом вторичных зубцов на отростке нередко принимались за *M. britomartis*.

Некоторые авторы даже утверждали об отсутствии надежных отличий между этими двумя видами и считали их конспецифичными (Niculescu, 1964). По этой причине определение степени вариации диагностических признаков и составление рядов изменчивости мы считаем одной из первостепенных задач.

Нами были изучены популяции *M. athalia* из разных частей ареала от Европы до Магаданской области и зарисованы их каудальные отростки. Основные примеры внутривидовой изменчивости каудального отростка вальвы приведены на рисунке 5.2. Ряды изменчивости каудального отростка вальвы *M. athalia* в изученных популяциях приведены в Приложении Б на рисунках Б.1–Б.13.

Количество зубцов каудального отростка у *M. athalia* может колебаться от двух до девяти. Главный зубец может нести дополнительные дорсальные зубцы (рисунок 5.2., 4, 6), а в единичных случаях быть вообще без зубцов на дорсальной поверхности (рисунок 5.2., 2). Также может нести вторичные зубцы на вентральной поверхности (рисунок 5.2., 5, 6). Вентральный зубец может быть расщеплен на разное число зубчиков – от двух до пяти (рисунок 5.2., 6). Основной тип строения отростка (рисунок 5.2., 1) был обнаружен в 55,7% случаев среди всего изученного материала (доверительный интервал 49,9–61,5%). Кроме того, относительно часто встречался каудальный отросток, отличающийся от основного типа раздвоенным вентральным зубцом (рисунок 5.2, 3). Частота встречаемости данного типа составила 14,3% (доверительный интервал 10,5–18,8%). Остальные типы строения встречались в 5,1% случаев (доверительный интервал 2,8–8,2%) и реже, часто в единичных случаях.

Нередко наблюдается асимметрия вальв, но стабильных отличий в изменчивости правой и левой вальвы мы не обнаружили. Сочетания правых и левых отростков у одного экземпляра могут быть различными, но если отросток одной вальвы сильно видоизменен в сторону усложнения строения, то второй, как правило, тоже.

Характер изменчивости каудального отростка вальвы *M. athalia* типичен на всем протяжении ареала: в различных популяциях имеется основной тип

строения отростка с тремя зубцами и вышеописанные отклонения от него, повторяющиеся в различных популяциях. Общий габитус отростка, как правило, стабилен – его длина вдвое превышает ширину, и он направлен вверх. В популяции из Винницкой области (Приложение Б, рисунок Б.5, 10, 11) были отмечены отростки, наиболее заметно отклоняющиеся от типичного строения *M. athalia*: тенденция к образованию столь большого числа вторичных зубцов больше характерна для *M. britomartis*. Тем не менее его вытянутая форма и направленность основного зубца вверх позволяет отличить данных особей *M. athalia* от *M. britomartis* по рассматриваемому признаку.

Строение суббункуса и тегумена у *M. athalia* не обладает столь выраженной внутривидовой изменчивостью, как каудальный отросток вальвы. Зубцы суббункуса хорошо развиты, имеют изогнутую форму. Длина зубцов суббункуса может составлять порядка половины длины тегумена или больше, часто превышая его длину, такая изменчивость может наблюдаться в пределах одной популяции (Приложение Б, рисунок Б.14, 1–3) Изменчивость данных структур продемонстрирована в Приложении Б на рисунках Б.14–Б.15.



Рисунок 5.3. Тегумен *M. athalia*. Башкирия, Бурзянский р-н.

Эдеагус также обладает низкой изменчивостью. Имеет хорошо развитый, широкий остиум-киль (рисунок 5.4.), географических отличий по данному признаку выявлено не было. Морула несет мелкие, чуть заметные корнутусы (рисунок 5.4, 2). Изменчивость эдеагуса приведена на рисунках Б.16–Б.17.

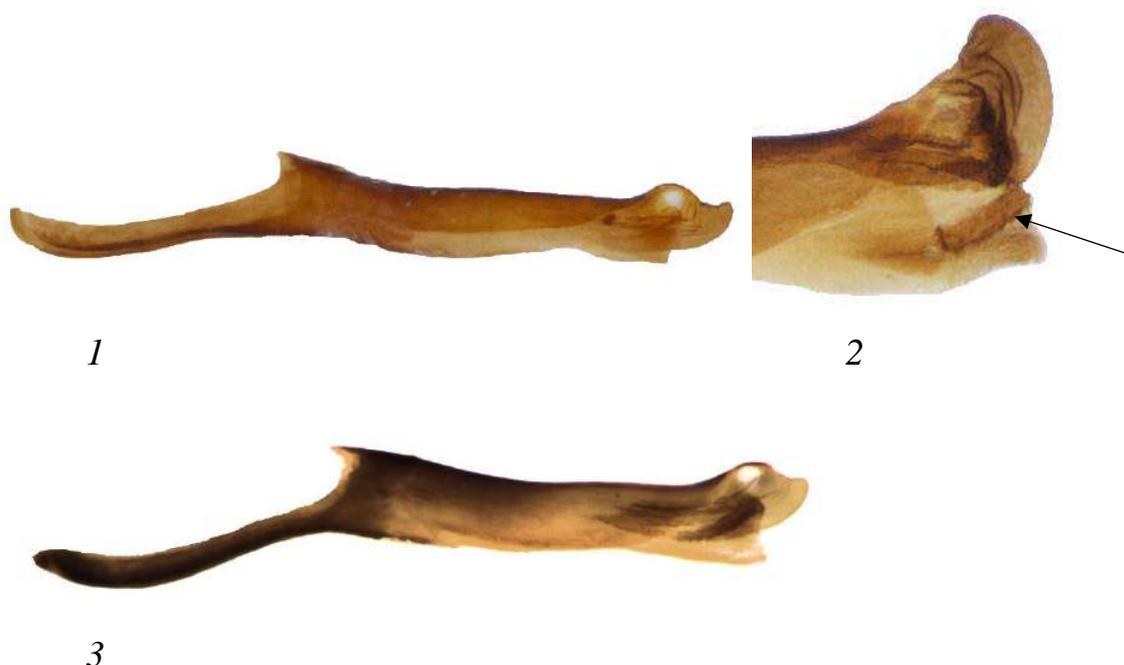


Рисунок 5.4. Эдеагус *M. athalia*. **1** – Волгоградская обл., Камышинский р-н, **2** – Башкирия, Бурзянский р-н, с вывернутой везикой; **3** – Московская обл., Жуково. Стрелкой показаны мелкие корнутусы.

В отличие от самцов, у самок главным образом изучалась внутривидовая, а не внутривидовая изменчивость. Поскольку идентификация видов по самкам ранее была фактически не разработана, первоочередная задача нашей работы состояла в изучении строения полового аппарата самок представителей подрода *Mellicta* из различных точек их ареалов, изменчивости отдельных структур и их пригодности для видовой диагностики и классификации.

Антевагинальная пластинка у *M. athalia* имеет слабо различимые границы с антрумом и образует вместе с ним единую структуру округлой формы, часто с зауженным основанием. Поствагинальная пластинка, как правило, трапециевидная (редко округлая), существенно выступает за пределы антевагинальной. Длина выступающей части составляет порядка половины длины антевагинальной пластинки вместе с антрумом (рисунок 5.5, 1, 2, 3). В отдельных случаях длина поствагинальной пластинки может составлять менее (рисунок 5.5., 4) или же более (рисунок 5.5, 5) половины длины антевагинальной пластинки. Дуктус имеет

мощную вилкообразную склеротизацию (бациллус), расходящуюся в виде двух тяжей по его длине. Как правило, тяжи бациллуса расходятся из одной точки (рисунок 5.5, 2), однако в некоторых случаях между тяжами может наблюдаться перегородка (рисунок 5.5, 3). Данный видовой признак (расхождение тяжей бациллуса из одной точки) хорошо выражен при совместном обитании с близким видом *M. caucasogenita*. Стабильных отличий между популяциями в гениталиях самок на данном этапе работы выявлено не было. Также стоит отметить, что строение и изменчивость гениталий алтайских популяций как самцов, так и самок соответствует популяциям из других частей ареала и повышение подвида *reticulata* Higgins, 1955, к которому их относят, до вида (Tuzov, 1993) мы считаем необоснованным.



Рисунок 5.5. Гениталии самок *M. athalia*. **1** – Черниговская обл., окрестности с. Конотоп; **2** – Грузия, Имеретинский хребет, с. Ликани; **3** – Тверская обл., Западнодвинский р-н; **4** – Магаданская обл., Тенькинский р-н; **5** – Алтай, окрестности с. Усть-Кокса.

5.2. *Melitaea (Mellicta) caucasogenita* Verity, 1930

M. caucasogenita (рисунок 5.6., Приложение В, рисунок В.22) – наиболее морфологически близкий вид к *M. athalia*, обитает на Кавказе, в Закавказье и Турции.



Рисунок 5.6. Брачное ухаживание *M. caucasogenita* в природе. Армения, окр. г. Цахкадхор.

Каудальный отросток вальвы напоминает таковой у *M. athalia*, но его главный зубец, как правило, имеет более изогнутую форму (рисунок 5.7, 1.). При совместном обитании эти виды хорошо отличаются внешне: у *M. caucasogenita*

заднее крыло практически полностью затемнено (рисунок 5.7, 3), в то время как у *M. athalia* заднее крыло имеет рыжий фон (рисунок 5.7., 4). Встречаются популяции *M. athalia* и с затемненными крыльями, но они распространены в других регионах. Нами такие популяции были выявлены в Центральной и Западной Украине, в Воронежской и Волгоградской области, на Урале и в северо-восточной части материка.

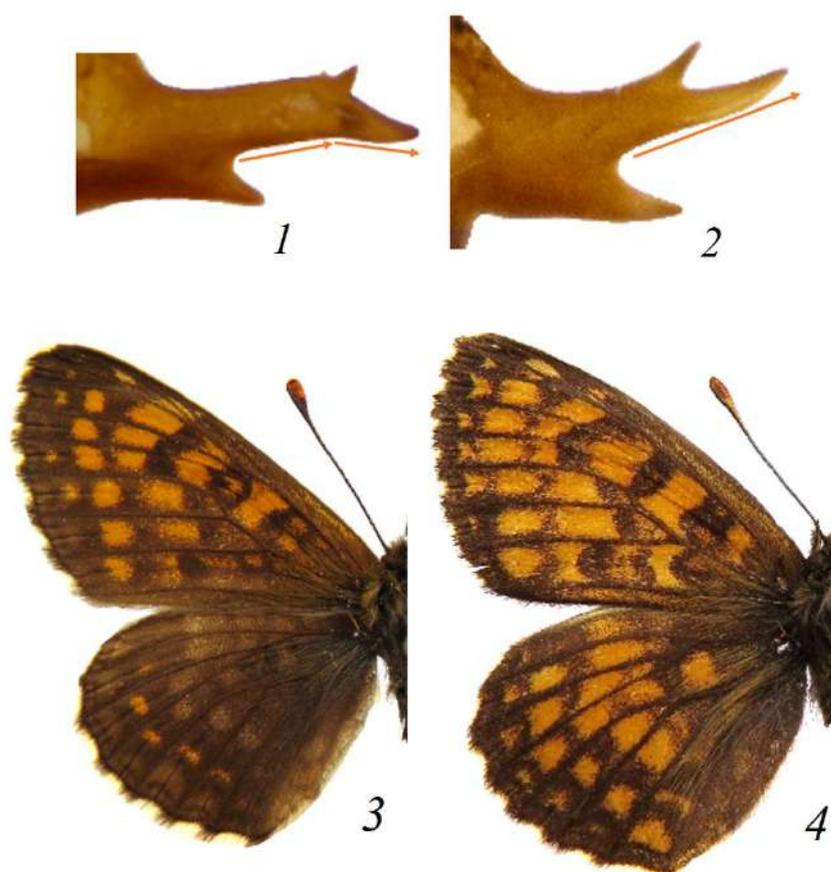


Рисунок 5.7. Основные отличия *M. caucasogenita* (1, 3) от *M. athalia* (2, 4) при симпатричном обитании (Грузия, Бакуриани). 1, 2 – каудальный отросток вальвы, 3, 4 – внешний вид.

Как и у *M. athalia*, у *M. caucasogenita* можно выделить основной вариант строения каудального отростка (рисунок 5.8., 1), который соответствует таковому у *M. athalia*. Такой вариант строения отростка приводится и в научной литературе

(Devyatkin, 2000). Изменчивость каудального отростка *M. caucasogenita* выражается в отсутствии дорсального зубца (рисунок 5.8., 1, 2), наличии дополнительных вторичных зубцов (рисунок 5.8., 4, 6) и раздвоении вентрального зубца (рисунок 5.8., 5). Ряд изменчивости каудального отростка *M. caucasogenita* в изученном материале представлен в Приложении Б на рисунке Б. 18.

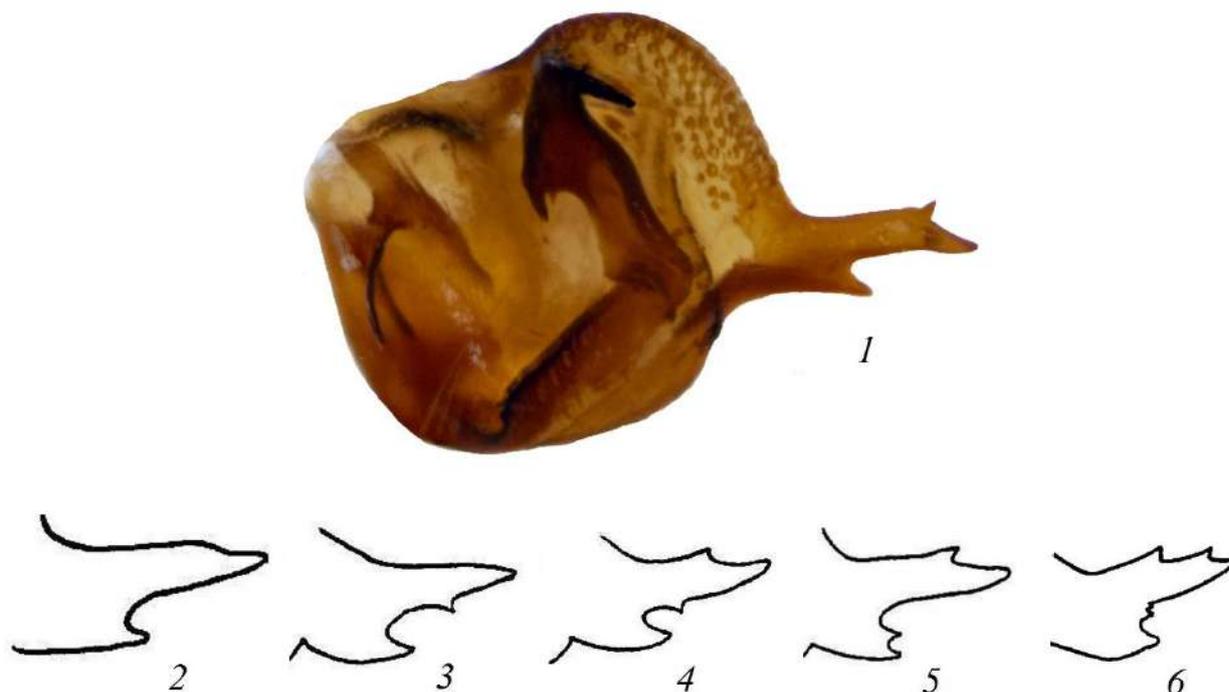


Рисунок 5.8. Вальва *M. caucasogenita*. (Грузия, Самцхе-Джавახети) и примеры внутривидовой изменчивости каудального отростка.

Все эти видоизменения каудального отростка наблюдаются и у *M. athalia*, однако у *M. caucasogenita* зубец основного типа встречается в целом реже – в 38,7% (доверительный интервал 28,0–50,3%), чем у *M. athalia*. Изменчивость каудального отростка в Грузии и Теберде согласуется с таковой в Армении. Интересно отметить у *M. caucasogenita* тенденцию к исчезновению у каудального отростка дорсального зубца: если у *M. athalia* подобные отростки встречались единично, то у *M. caucasogenita* такие отростки встречаются всего лишь вдвое реже, чем зубец

основного варианта строения. Вполне вероятно, что дорсальный зубец у *M. caucasogenita* не является столь значимым для сцепления с самкой, как у видов, у которых его наличие стабильно, в связи с чем нередко редуцируется. Усиление сцепления с самкой у *M. caucasogenita*, возможно, происходит за счет более изогнутой формы отростка.

На сайте «Бабочки Кавказа и юга России» (Тихонов и др., 2023) приведено девять фотографий каудального отростка вальвы и внешнего вида *M. caucasogenita* из различных регионов Кавказа. Все бабочки имеют характерную темную окраску, каудальный отросток вальвы типичной формы – слегка изогнутый вниз или прямой. По числу и расположению зубцов каудальные отростки соответствуют вариантам строения, представленных в нашей работе, отростки типичного строения (с тремя зубцами) встречаются там в половине случаев.

Суббункус (рисунок 5.9) и эдеагус (рисунок 5.10) у *M. caucasogenita* не имеют надежных и стабильных отличий от таковых у *M. athalia*. Изменчивость данных структур представлена в Приложении Б, на рисунках Б.19 и Б.20.



Рисунок 5.9. Тегумен *M. caucasogenita*. Грузия, Самцхе-Джавахети.



Рисунок 5.10. Эдеагус *M. caucasogenita*. Грузия, Самцхе-Джавахети.

Строение гениталий самок *M. caucasogenita* в целом сходно с таковым *M. athalia*, имеют более вытянутую форму. Поствагинальная пластинка от трапециевидной (рисунок 5.11, 1) до округлой (рисунок 5.11., 2). Между тяжами бациллуса имеется узкая (рисунок 5.11., 3) или широкая перегородка (рисунок 5.11., 1, 2).

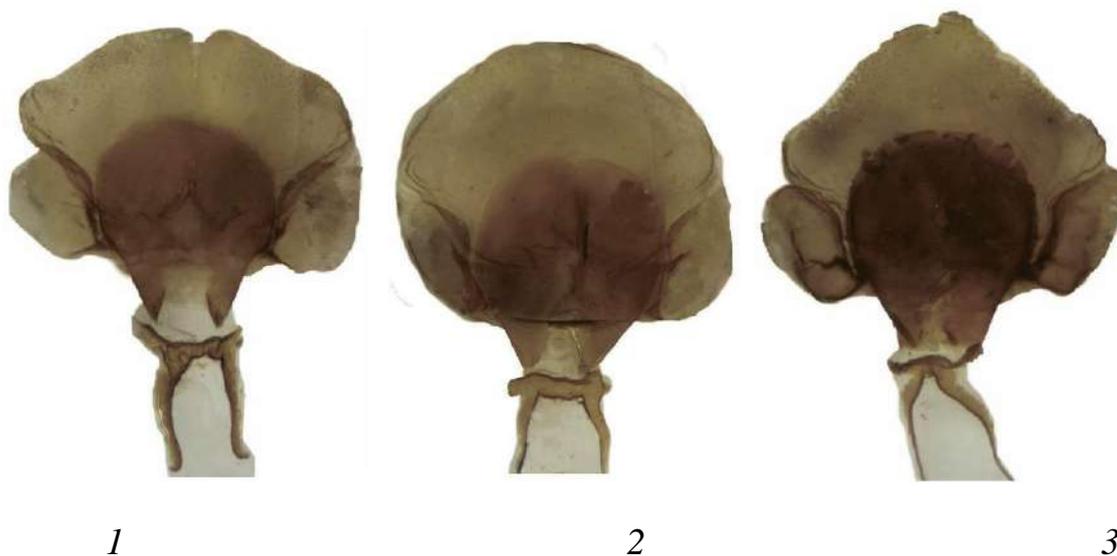


Рисунок 5.11. Гениталии самок *M. caucasogenita*. 1 – Армения, г. Горис; 2 – С. Кавказ, г. Теберда; 3 – Грузия, Имеретинский хребет, с. Ликани;

Таким образом, ситуацию с *M. caucasogenita* и *M. athalia* можно назвать тем редким случаем в данной группе шашечниц, когда признаки окраски крыла более надежны для видовой диагностики, чем строение полового аппарата. Впрочем, если репродуктивная изоляция у данных видов является визуальной за счет темной и светлой окраски крыльев, то сходное строение половых аппаратов неудивительно.

5.3. *Melitaea (Melicta) ambigua* Ménétriés, 1859

M. ambigua (рисунок 5.12.) широко распространена в восточной части Палеарктики и обладает высокой степенью изменчивости в размерах и окраске крыла (Колесниченко, Буш, 2015). Отличается от *M. athalia* более размытыми

рядами пятен на верхней стороне крыла, более интенсивным, темно-рыжим окрасом испода, желтой проксимальной частью срединной перевязи испода, и более расширенной дистальной частью срединной перевязи испода (Приложение В, рисунки В.18–8.19). Однако в некоторых случаях отличия не столь надежны и для точной видовой идентификации необходимо исследование полового аппарата.

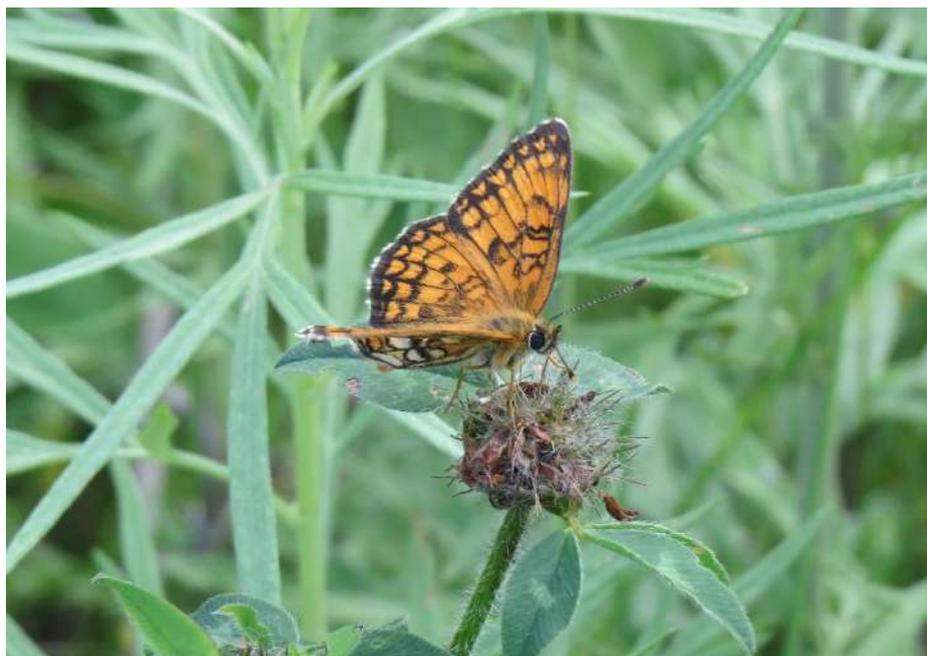


Рисунок 5.12. *M. ambigua* в природе. Приморский край, Шкотовский р-н.

Для *M. ambigua* характерны каудальные отростки вальвы, имеющие промежуточное строение между *M. athalia* и *M. britomartis* (рисунок 5.13): длинные как у *M. athalia* (длина в два раза превышает ширину), но при этом с тенденцией к увеличению числа вторичных зубцов на дорсальной поверхности, что больше характерно для *M. britomartis*. Основной зубец, в отличие от направленного вверх у *M. athalia*, направлен прямо или немного вниз, подобно *M. britomartis*.

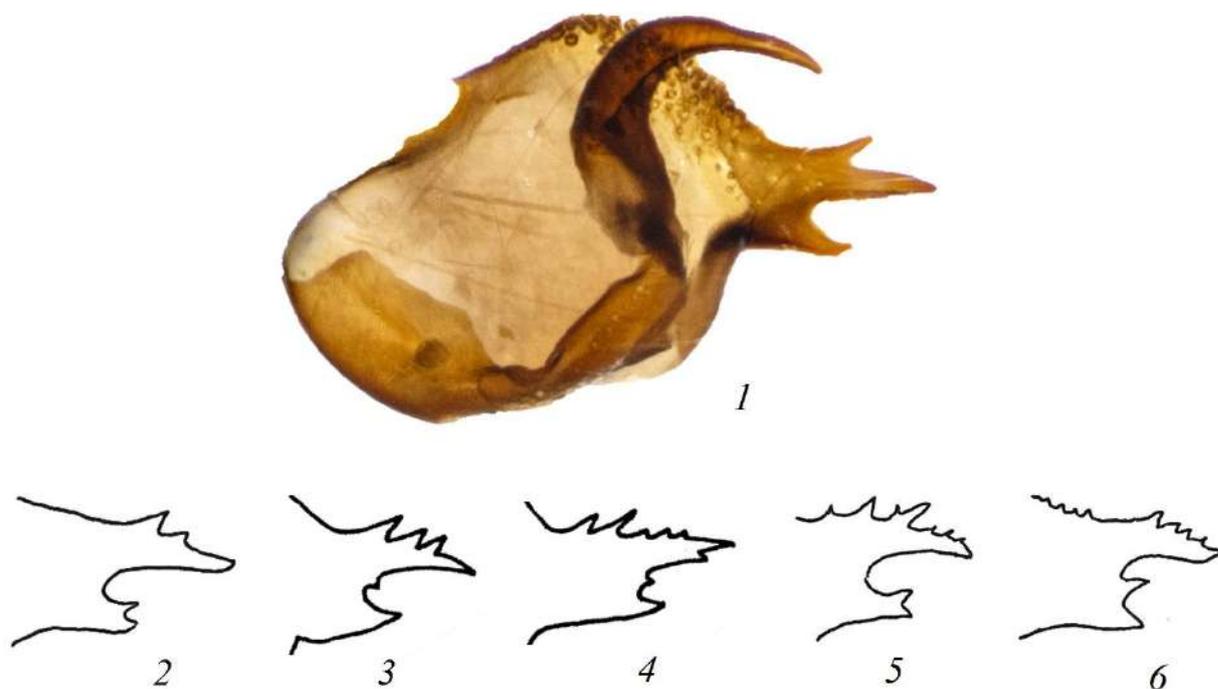


Рисунок 5.13. Вальва *M. ambigua*. (Бурятия, Монды) и примеры внутривидовой изменчивости каудального отростка.

В результате проведенных исследований мы выяснили, что у *M. ambigua* каудальный отросток вальвы обладает высокой степенью изменчивости и нельзя выделить вариант строения отростка как у *M. athalia* и *M. caucasogenita*, который бы преобладал. Тем не менее, аналогичный базовый вариант строения каудального отростка с тремя зубцами у *M. ambigua* имеется (рисунок 5.13, 1), однако в изученном материале был встречен только в 8% случаев (доверительный интервал 1–27%). Для каудального отростка вальвы *M. ambigua* характерна тенденция к увеличению числа дорсальных зубцов, которое в изученном материале составило до девяти (рисунок 5.13, 6). На вентральной поверхности основного зубца каудального отростка, как правило, вторичные зубцы отсутствуют, но иногда может быть один-два зубца (рисунок 5.13, 4). Вентральный зубец может раздваиваться или делиться на три части. При классификации отростков по числу зубцов вне зависимости от их расположения и строения, можно выделить 9 вариантов строения каудального отростка вальвы, содержащих от 4 до 12 зубцов.

По частоте встречаемости отростки с 5, 6, 7 и 8 зубцами распределены практически равномерно. Частота встречаемости отростков с 5, 6 и 8 зубцами составила по 21 % (доверительный интервал 7,1–42,1 %). Частота встречаемости отростков с 7 зубцами составила 25 % (доверительный интервал 9,7–46,7 %). Частота встречаемости остальных типов отростка составляет 8% (доверительный интервал 1–27%) и ниже. Какой-либо строгой географической закономерности в строении и изменчивости каудального отростка на данном этапе исследований нами не выявлено. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. ambigua* в изученном материале представлена в Приложении Б на рисунке Б.21. Тенденция к увеличению числа дорсальных зубцов у *M. ambigua* может свидетельствовать об их важной роль в сцеплении с самкой у данного вида.

В литературе в качестве видового признака *M. ambigua* приводится раздвоение зубцов субункуса (Devyatkin, 2000). В результате проведенных исследований мы выяснили, что данная структура обладает следующей изменчивостью. В простейшем случае зубцы субункуса могут быть изогнуты, но не раздвоены (рисунок 5.14., 1), часто зубцы имеют раздвоенное состояние (рисунок 5.14., 2), также зубцы могут делиться на три части – как оба, так и один (рисунок 5.14, 3). Встречается и масса переходных случаев (Приложение Б, рисунок Б.22). Также может варьировать ширина зубцов субункуса. В различных популяциях имеют место разные варианты строения субункуса, какой-либо географической закономерности на данном этапе исследований не обнаружено. Очевидно, что наличие дополнительных зубчиков и расщеплений на субункусе улучшает его сцепление с поствагинальной пластинкой самки во время спаривания.



Рисунок 5.14. Тегумены *M. ambigua*. 1 – Япония; 2 – Бурятия, Монды; 3 – Читинская область, Ингода. Стрелкой показана изогнутость зубца.

Для *M. ambigua* характерен эдеагус с мощным остиум-килем (рисунок 5.15), по строению сходен с таковым у *M. athalia*, в целом более мощный, но имеются пересечения. Изменчивость эдеагуса низка (Приложение Б, рисунок Б. 23), остиум киль широкий, иногда оформлен широкий округлый «носик», который может встречаться в популяциях из различных частей ареалов.



Рисунок 5.15. Эдеагус *M. ambigua*. 1 – Бурятия, Монды; 2 – Япония.

В гениталиях самок антевагинальная пластинка имеет слабо различимые границы с антрумом и образует вместе с ним единую структуру округлой формы (рисунок 5.16), что хорошо отличает данный вид от *M. britomartis*, у которого эта структура удлиненная грушевидная. Поствагинальная пластинка округлая (рисунок 5.16., 1, 2) или трапециевидная (рисунок 5.16, 3, 4). Длина выступающей части поствагинальной пластинки приблизительно равна длине антевагинальной пластинки вместе с антрумом, что хорошо отличает данный вид от *M. athalia*, у которой та существенно короче. Дуктус несет мощную вилкообразную

склеротизацию, тяжи которой расходятся из одной точки (рисунок 5.16, 1), или же между ними может иметься перегородка (рисунок 5.16, 4, 5).



Рисунок 5.16. Гениталии самок *M. ambigua*. 1 – Хабаровский край, Ульчский р-н (лектотип); 2 – Приморье, Пограничный р-н; 3 – Байкал, хр. Хамар-Дабан; 4 – Сахалин; 5 – Николаевск.

5.4. *Melitaea (Mellicta) britomartis* Assmann, 1847

M. britomartis (рисунок 5.17) – вид, имеющий трансевразийское распространение, характеризующийся высокой степенью изменчивости крыла (Приложение В, рисунок В.14), для надежной идентификации необходимо изучение полового аппарата.



Рисунок 5.17. *M. britomartis* в природе. Белгородская область, Белгородский р-н.

Строение каудального отростка вальвы *M. britomartis* наиболее близко к *M. ambigua*, но отростки *M. britomartis* в целом шире и короче (рисунок 5.18): их длина лишь незначительно превышает ширину, в то время как у *M. athalia* и *M. ambigua* длина отростка превышает ширину фактически вдвое. При некотором возможном пересечении признаков строения каудального отростка вальвы у *M. britomartis* и *M. ambigua* можно использовать другие признаки полового аппарата, которые будут обсуждаться ниже.



Рисунок 5.18. Вальвы *M. britomartis* из различных частей ареала. *1* – Белгородская обл., *2* – Бурятия; *3* – Монгольский Алтай, Аршантын-Нуруу; *4* – Приморский край; *5* – Корейский полуостров.

Как и в случае с *M. ambigua*, у *M. britomartis* нельзя выделить преобладающий вариант строения отростка по числу и расположению зубцов, как у *M. athalia* и *M. caucasogenita*. Изменчивость отростка у *M. britomartis* еще выше, чем у *M. ambigua* (Приложение Б, рисунки Б.24–Б.28). Для *M. britomartis* характерна тенденция к увеличению числа и «ветвлению» дорсальных зубцов, а также к «ветвлению» вентрального зубца. Число дорсальных зубцов в изученном материале составило от одного до шести. Вентральный зубец, как правило, обособлен и может быть, как цельным, так и делиться на части, вплоть до пяти. Вентральная сторона главного зубца также может иногда нести вторичные зубцы, максимальное число которых в изученном материале составило три.

Наиболее часто встречаются отростки с пятью (21,3% (доверительный интервал 14–30,2%)), шестью (24% (доверительный интервал 16,3–33,2%)) и семью (22,2% (доверительный интервал 14,7–31,2%)) зубцами. Достоверных отличий в изменчивости каудального отростка среди изученных популяций не найдено.

Несмотря на высокую степень изменчивости, общий габитус каудального отростка в изученном материале постоянен и сохраняется во всех изученных нами популяциях. Ярко выраженная тенденция ветвления соответствующих зубцов может свидетельствовать об их адаптивном значении в сцеплении с самкой.

Для *M. britomartis* характерен длинный тегумен и хорошо развитые зубцы суббункуса. Зубцы суббункуса широкие у основания и узкие у вершины (рисунок 5.19). Сужение к вершине варьирует от довольно плавного (рисунок 5.19., 1) до резкого с образованием своего рода перетяжки (рисунок 5.19., 2–6). Между двумя этими вариантами существуют и промежуточные (Приложение Б, рисунок Б.29.). Данные варианты строения зубцов суббункуса были найдены в разных популяциях. В восточной части ареала у некоторых экземпляров на внутренней стороне зубцов суббункуса встречаются маленькие зубчики. Особи с данным признаком были обнаружены в материале из Забайкальского края и Бурятии, Монгольского Алтая, а также в редких случаях в материале из Республики Алтай (два самца из тридцати двух изученных). В забайкальском материале попадались и экземпляры с суббункусом без дополнительных зубчиков. Тенденция к образованию дополнительных зубчиков, очевидно, благоприятствует улучшению сцепления с поствагинальной пластинкой самки.

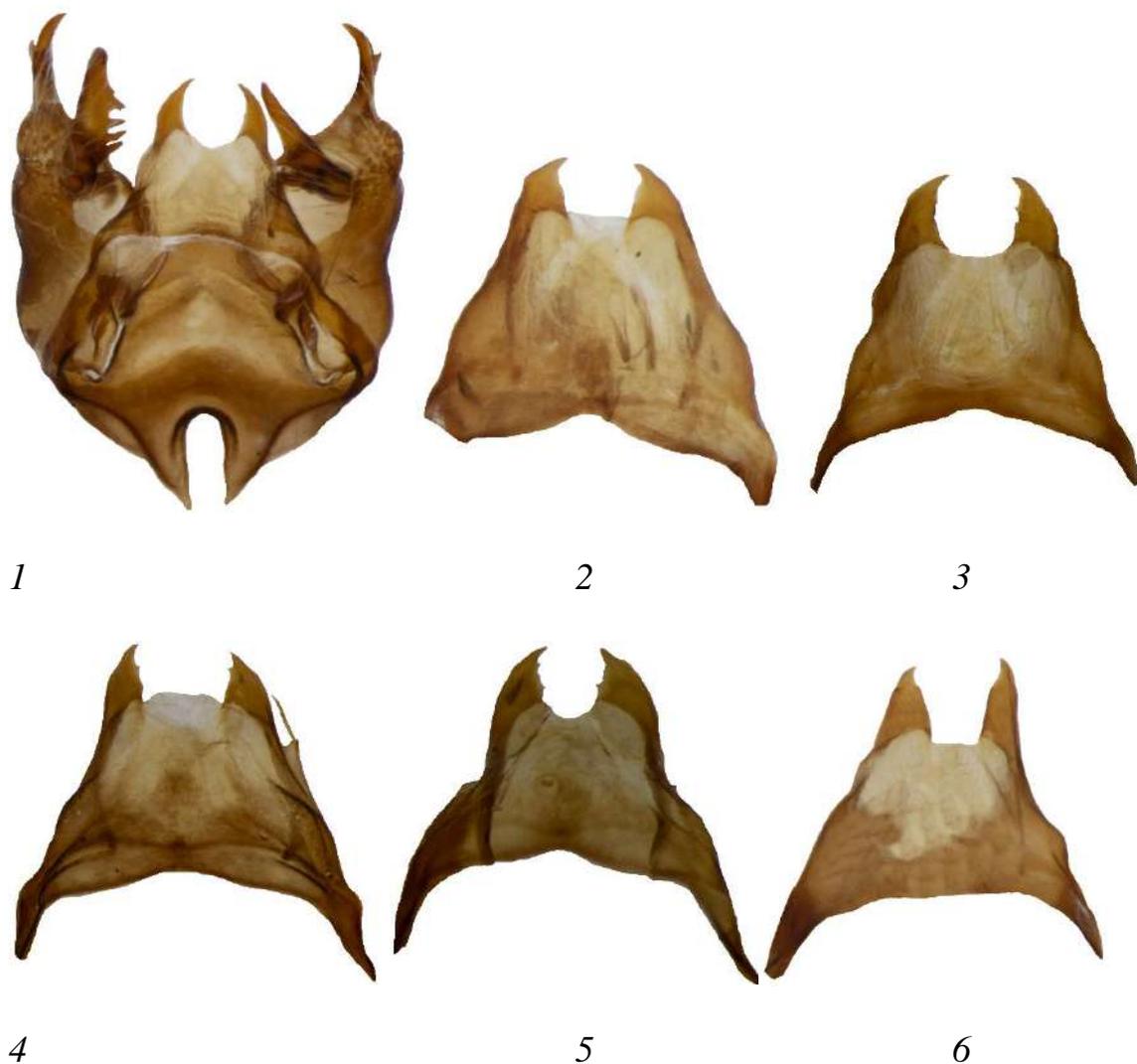


Рисунок 5.19. Строение субгнупкуса *M. britomartis*. **1** – Приморский край, Барабаш-Левада, общий вид; **2** – Белгородская область; **3, 4** – Бурятия; **5** – Монголия, Аршантын-Нуруу; **6** – Корейский полуостров.

По строению зубцов субгнупкуса *M. britomartis* отличим от *M. ambigua*, даже от тех экземпляров, у которых субгнупкус не раздвоен, а изогнут: у *M. britomartis* длина зубцов субгнупкуса составляет порядка половины (или даже трети) длины тегумена, в то время как у *M. ambigua* зубцы длиннее и тоньше – их длина равняется длине тегумена или превышает ее. Также у *M. ambigua* субгнупкус в основном раздвоен. От *M. plotina* *M. britomartis* тоже отличим по данному признаку, поскольку у *M. plotina* длина субгнупкуса, как и у *M. ambigua*, равняется длине тегумена или превышает ее, к тому же субгнупкус *M. plotina* имеет зубцы, что будет

рассмотрено ниже. Однако в некоторых случаях по строению тегумента и суббункуса *M. britomartis* плохо отличим от *M. athalia*: это касается вариантов строения у *M. britomartis* суббункуса без перетяжки (рисунок 5.19, 1), что сходно с таковым у *M. athalia*. Для отличия этих двух видов более надежно использовать строение каудального отростка вальвы.

Эдеагус *M. britomartis* имеет широкий и короткий остиум-киль (рисунок 5.20). В целом остиум-киль данного вида короче, чем у *M. athalia* и *M. ambigua*, но наблюдаются и пересечения, поэтому строение эдеагуса само по себе в данной группе не является надежным признаком для видовой диагностики, только в сочетании с другими признаками. Строение эдеагуса *M. britomartis* сходно с таковым у *M. plotina*. Изменчивость в разных частях ареала низкая (Приложение Б, рисунок Б.30). Морула покрыта мелкими, плохо заметными корнутусами (рисунок 5.20). Указание отсутствия корнутусов в качестве отличительного признака *M. elenae* Yakovlev, 2007, описанного из Аршантын-Нуруу, ошибочно: по всем признакам этот таксон принадлежит к *M. britomartis* (рисунок 5.18, 3; рисунок 5.19, 5; рисунок 5.20, 4), что подтверждается и молекулярно-генетическими данными (см. главу 6), и его ранг следует рассматривать не выше уровня подвида.



Рисунок 5.20. Строение эдеагуса *M. britomartis*. **1** – Бурятия; **2** – Белгородская область; **3** – Приморский край; **4** – Монголия, Аршантын-Нуруу; **5** – Корейский полуостров. Стрелкой показаны мелкие корнутусы на моруле.

Для гениталий самок *M. britomartis* характерен удлинённый антрум, суженный в основании и образующий вместе с антевагинальной пластинкой грушевидную структуру (рисунок 5.21). Трапециевидная или округлая поствагинальная пластинка значительно выступает за пределы антевагинальной: длина выступающей части варьирует от половины до полной длины антевагинальной пластинки вместе с антрумом. Дуктус с ярко выраженной вилкообразной склеротизацией, тяжи которой тонкие, как правило, расходятся из одной точки, но между ними может быть и перегородка. От близких видов *M. britomartis* отличается удлинённым антрумом, за счет которого и формируется грушевидная структура. Этот признак стабилен как у европейских популяций, так у сибирских, монгольских и дальневосточных. У изученных экземпляров с Корейского полуострова (рисунок 5.21, б) антрум несколько укорочен, а антевагинальная пластинка расширена, но самки с подобным строением гениталий встречались и в популяциях из других частей ареала. В работе Оршота и Кутсиса (Oorschot, Coutsis, 2014), а также у некоторых других исследователей (Verity, 1940; Kim, 1976) корейские популяции рассматривались в качестве отдельного вида *M. latefascia* Fixsen, 1887 (= *coreae* Verity, 1940), в то время как другие авторы рассматривали данные популяции как подвид *M. britomartis* (Higgins, 1955; Devyatkin, 2000). При этом Оршот и Кутсис отмечают, что гениталии самцов *M. britomartis* и *M. latefascia* одинаковы, но у *M. latefascia* не бывает шипиков на зубцах суббункуса, которые иногда встречаются у *M. britomartis*. В качестве внешних отличий приводятся несколько более удлинённые передние крылья у *M. latefascia* и расширенная срединная перевязь испода. Как было сказано выше, шипики на суббункусе часто встречаются у особей *M. britomartis* из восточной части ареала, в то время как у европейских популяций такого признака обнаружено не было, поэтому отсутствие шипиков на зубцах суббункуса не является видовым признаком таксона *latefascia*. На данном этапе исследований мы не считаем целесообразным рассматривать данный таксон, гениталии которого (рисунок 5.19, б; рисунок 5.20, 5, рисунок 5.21, 5) соответствуют *M. britomartis*, в качестве отдельного вида. Для проведения молекулярно-генетических сравнений требуется

наличие свежего материала с Корейского полуострова, который пока в нашем доступе отсутствует.

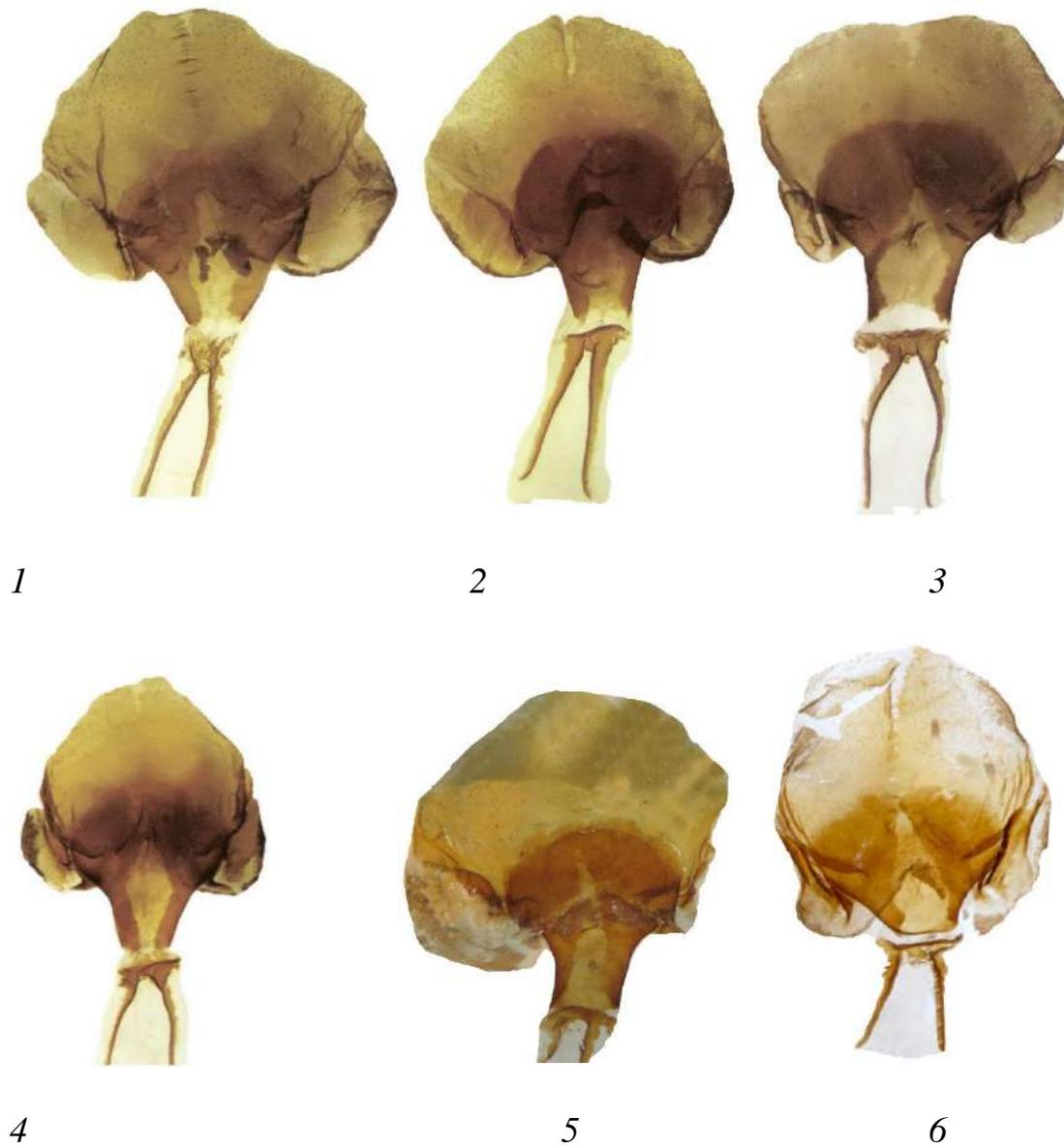


Рисунок 5.21. Гениталии самок *M. britomartis*. **1** – Иркутская обл., Ольхонский р-н; **2** – Приморский край, Пограничный р-н; **3** – Новосибирская обл., Искитимский р-н; **4** – Тульская обл., Заокский р-н; **5** – Монголия, Аршантын-Нуруу, **6** – Корейский полуостров.

5.5. *Melitaea (Mellicta) plotina* Bremer, 1861

M. plotina – восточнопалеарктический вид, сильно дифференцирован от других видов *Mellicta* в первую очередь по рисунку крыла (Приложение В, рисунок В.16). Изменчивость гениталий изучалась нами главным образом на особях из дальневосточных популяций. Для *M. plotina* характерен узкий каудальный отросток вальвы, длина которого не менее, чем вдвое превышает ширину, слегка изогнутый с различным числом вторичных зубцов (рисунок 5.22).

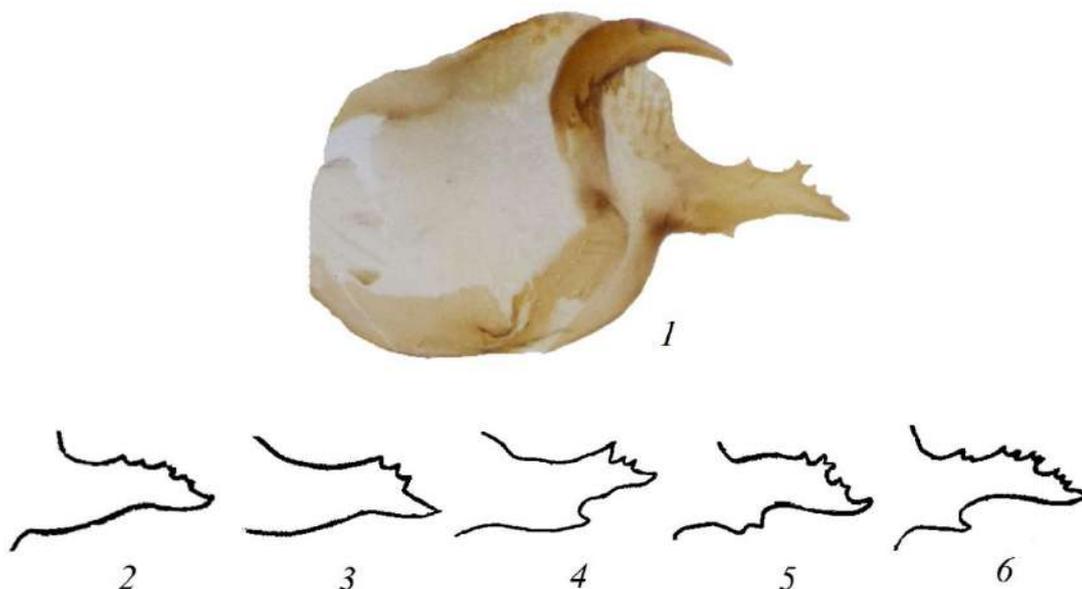


Рисунок 5.22. Вальва *M plotina*. (Приморский край, Пограничный район) и примеры внутривидовой изменчивости каудального отростка.

Изменчивость каудального отростка вальвы у этого вида высока (Приложение Б, рисунок Б.31), преобладающий тип строения отростка отсутствует. Как и у предыдущих двух видов, у *M. plotina* имеется тенденция к увеличению числа дорсальных зубцов, в изученном материале их число достигало девяти

(рисунок 5.22, 6). У некоторых экземпляров раздваивается вентральный зубец (рисунок 5.22, 5).

Наиболее интересным результатом в изучении изменчивости *M. plotina* оказалась полная редукция у части особей вентрального зубца (рисунок 5.22, 2, 3). Экземпляры с отростками такого типа строения были встречены в разных популяциях – из Хабаровского края, Уссури, Хасанского района, однако доля отростков с вентральным зубцом у *M. plotina* преобладает, составляя в изученном материале 82,8% случаев (доверительный интервал 66,3–93,4%). Подобная изменчивость является любопытной и, возможно, мы наблюдаем процесс формирования нового морфологического признака, который пока не стабилизировался в популяциях данного вида. Подобная картина наблюдалась у *M. caucasogenita*, но была связана с исчезновением дорсального зубца отростка, а также у особей *M. britomartis* с восточных рубежей ареала, выраженная в развитии у некоторых особей зубчиков на субункусе. Вероятно, более существенное значение у *M. plotina* дорсальной стороны каудального отростка в сцеплении с самкой благоприятствует тенденции к увеличению на ней зубчиков, а низкое значение вентральной стороны приводит к редукции соответствующего зубца. У некоторых видов, например, у *M. deione* и *M. celadussa* отсутствие вентрального зубца является одним из основных диагностических признаков.

В литературе (Higgins, 1955, Devyatkin, 2000 и др.) в качестве отличительного признака *M. plotina* приводится наличие зубчиков на субункусе (рисунок 5.23, 1). Действительно, у большинства экземпляров данный признак встречается, однако попадаются единичные особи, у которых зубчики неразвиты (Приложение Б, рисунок Б.32, 2). Также зубчики могут быть развиты в различной степени: от слабо различимых до ярко выраженных (Приложение Б, рисунок Б.32). Все эти переходы могут наблюдаться в пределах одной популяции. Наличие зубчиков на субункусе, очевидно, способствует лучшему сцеплению с поствагинальной пластинкой во время спаривания.

Для эдеагуса *M. plotina* характерен широкий остиум-киль (рисунок 5.23, 2.), округлой или слегка вытянутой формы. Изменчивость данной структуры невысока (Приложение Б, рисунок Б.33.). Морула несет мелкие слабо заметные корнутусы.



Рисунок 5.23. Тегумен *M. plotina*. Приморский край, Пограничный район.

Гениталии самок сходны с таковыми *M. britomartis*, однако несут ряд специфических черт (рисунок 5.24): антрум у *M. plotina* короче (имеет форму прямоугольника), а поствагинальная пластинка округлая, расстояние между тяжами бациллуса в месте их расхождения, как правило, в 1,5–2 раза больше, чем у *M. britomartis*. Тяжи бациллуса тонкие, между ними имеется мощная перемычка. Поствагинальная пластинка округлой формы.



Рисунок 5.24. Гениталии самок *M. plotina*. 1 – Амурская обл., г. Свободный; 2 – Иркутская обл., Октябрьский р-н; 3 – Приморье, Пограничный р-н.

5.6. *Melitaea (Mellicta) celadussa* Fruhstorfer, 1910

Является западноевропейским видом подрода, и долгое время рассматривался в качестве подвида *M. athalia*, несмотря на ярко выраженные видовые признаки. Причиной тому послужило наличие переходных популяций в зоне вторичного контакта с *M. athalia*. Были установлены зоны переходных популяций на территориях Франции, Австрии, Швейцарии и Италии (Reverdin, 1920, 1922; Beuret, 1931, 1933; Giese, 1933; Bourgogne, 1953; Higgins, 1955; Oorschot, Coutsis, 2014; Tahami et al., 2021). Молекулярно-генетические данные (Leneveu et al., 2009) показали видовую самостоятельность *M. celadussa*. В нашем материале особи из переходной зоны отсутствуют. Внешне сходен с *M. athalia*, надежно отличается по гениталиям. Для *M. celadussa* характерен длинный каудальный отросток вальвы с редуцированным вентральным зубцом (рисунок 5.25), в отличие от *M. athalia*, у которой вентральный зубец всегда развит.

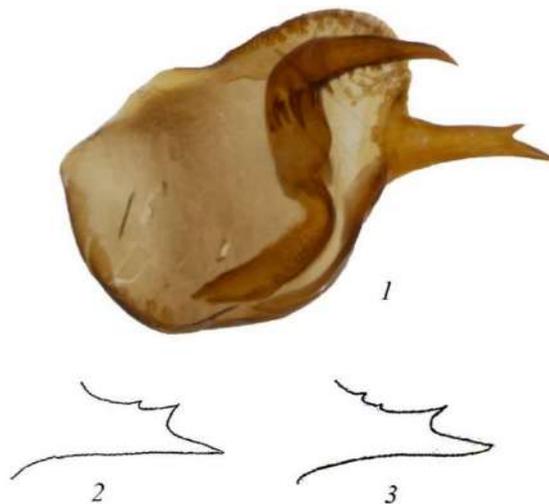


Рисунок 5.25. Вальва *M. celadussa* (Италия, Молизе) и примеры внутривидовой изменчивости каудального отростка.

У имеющихся в нашем распоряжении восьми самцов из Франции, Швейцарии и Италии изменчивость каудального отростка очень низка (Приложение Б, рисунок Б. 34). В изученном материале встретился один отросток с раздвоенным дорсальным зубцом, а также по одному отростку с одним и двумя дополнительными дорсальными зубцами. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. celadussa* изучалась в Испании Р. Агженджо (Agenjo, 1974). Результаты изучения изменчивости, представленные автором, согласуются с нашими, однако в указанной работе фигурируют отростки с отсутствующим дорсальным зубцом. Отростков с наличием развитого вентрального зубца, который характерен для *M. athalia*, как и в нашей работе, представлено не было.

Для данного вида характерен тегумен без субункуса, с небольшими треугольными складками (рисунок 5.26).



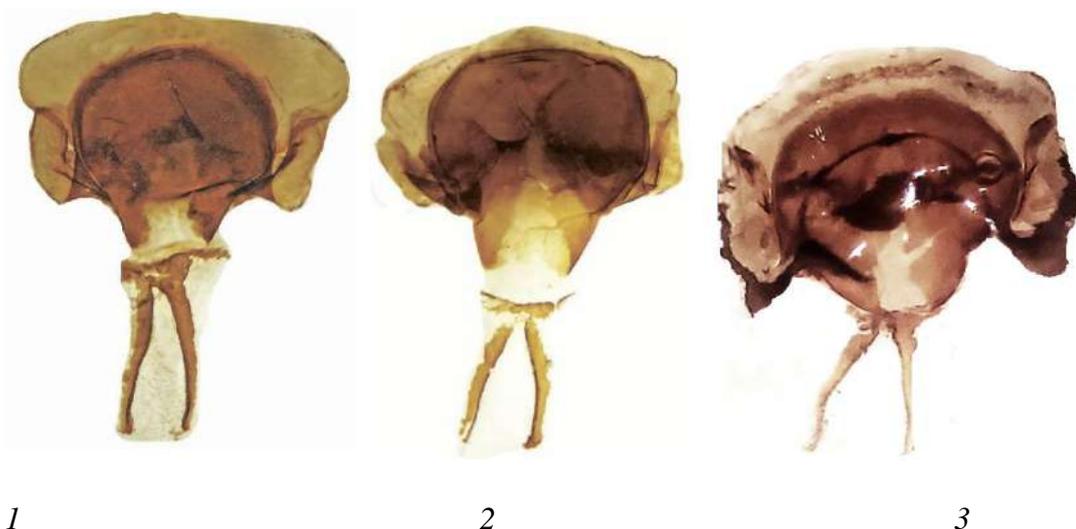
Рисунок 5.26. Тегумен *M. celadussa*. Италия, Молизе.

Эдеагус имеет крупный остиум-киль (рисунок 5.27), со слабо выраженной внутривидовой изменчивостью (Приложение Б, рисунок Б.35). Морула несет мелкие, плохо различимые шипики. Эдеагусы, приведенные в работе по изменчивости полового аппарата данного вида в Испании (Agenjo, 1974), соответствуют таковым в изученном нами материале. Эдеагус с подобным строением характерен для *M. athalia* и других близких видов этой группы – *M. caucasogenita* и *M. ambigua*.



Рисунок 5.27. Эдеагус *M. celadussa*.

В гениталиях самок для этого вида характерна короткая поствагинальная пластинка в виде эллипса (рисунок 5.28, 1) или трапеции (рисунок 5.28, 2, 3) с боковыми лопастями, которая в вершинной части едва выступает за пределы антевагинальной пластинки, в отличие от сильно выступающей поствагинальной пластинки *M. athalia*. Дуктус несет хорошо развитый бациллус.



1

2

3

Рисунок 5.28. Гениталии самок *M. celadussa*. 1 – Испания, провинция Лерида; 2 – Южная Италия, Калабрия; 3 – Центральная Италия, Молизе.

5.7. *Melitaea (Mellicta) deione* (Geyer, 1832)

M. deione – западнопалеарктический вид, единственный из подрода *Mellicta*, ареал которого заходит в Северную Африку. Характеризуется крупными размерами и ярко-рыжей окраской (Приложение В, рисунок В.12), у самок часто наблюдаются более интенсивные оттенки по сравнению с основным рыжим

фоном в области субмаргинальной перевязи верхней стороны крыла и других участков, за счет чего бабочки выглядят контрастно, окрашенными в красновато-рыжие тона.

Каудальный отросток вальвы *M. deione* характеризуется редукцией вентрального зубца и, таким образом, имеет сходное строение с *M. celadussa*, но в отличие от него у *M. deione* чаще присутствуют дополнительные дорсальные зубцы (рисунок 5.29). В изученном материале из Франции и Испании у *M. deione* наблюдалось от одного до четырех дорсальных зубцов (Приложение Б, рисунок Б.36). В труде Р. Агженджо (Agenjo, 1974) приводятся данные об изменчивости гениталий данного вида на территории Испании. Результаты автора согласуются с нашими – каудальный отросток вальвы *M. deione* несет до четырех дорсальных зубцов, кроме того, автором обнаружены отростки, лишенные дорсальных зубцов вовсе. Вентральных зубцов, как и у предыдущего вида, у *M. deione* не наблюдается. Строение каудального отростка вальвы не является надежным признаком для отличия этих двух близких видов, для отличия по гениталиям самцов необходимо изучить строение эдеагуса.

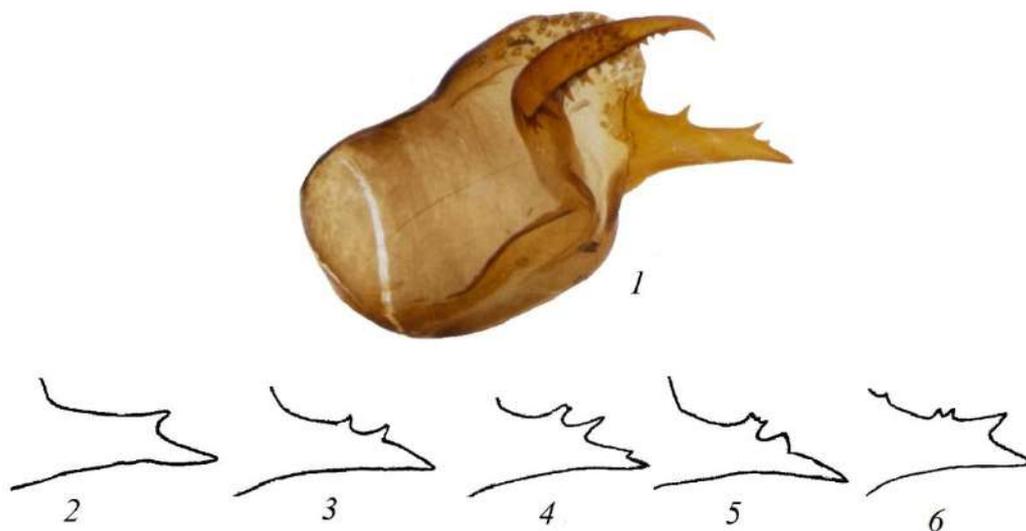


Рисунок 5.29. Вальва *M. deione* (Испания, Сьерра-де-лас-Ньевес) и примеры внутривидовой изменчивости каудального отростка.

Для данного вида, как и для предыдущего, характерен тегумен без субункуса, но со складками, напоминающими таковой (рисунок 5.30). Субункус с подобным строением был обнаружен у всех изученных образцов *M. deione*.



Рисунок 5.30. Тегумен *M. deione*. Испания, Сьерра-де-лас-Ньевес.

Эдеагус несет хорошо развитый остиум-киль, с довольно глубокой выемкой, таким образом вершина остиум-киля имеет вид маленького «носика» (рисунок 5.31). Такая особенность эдеагуса *M. deione* является основным отличительным признаком от *M. celadussa*. Морула несет мелкие слабо различимые корнутусы.



Рисунок 5.31. Эдеагус *M. deione*. Испания, Сьерра-де-лас-Ньевес.

Изменчивость эдеагуса низкая (Приложение Б, рисунок Б.37). В работе Р. Адженджо (Agenjo, 1974) представленные иллюстрации эдеагусов соответствуют нашим данным.

В гениталиях самок антевагинальная пластинка округлой формы, имеет слабо различимые границы с антрумом. Поствагинальная пластинка трапецевидной (рисунок 5.32, 1) или прямоугольной формы (рисунок 5.32, 2) с

выступающими боковыми углами, в вершинной части лишь слегка выступает за пределы антевагинальной. Дуктус несет длинные и тонкие тяжи бациллуса. Характерным признаком строения генитального аппарата самок *M. deione* является широкая склеротизация дуктуса в области его вершины перед расхождением тяжей бациллуса.

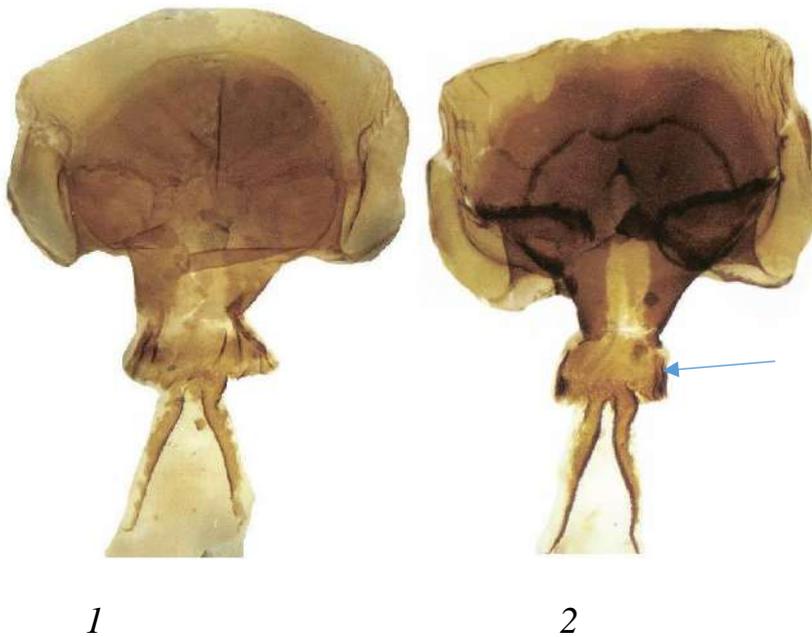


Рисунок 5.32. Гениталии самок *M. deione*. 1 – Алжир, Тлемсен; 2 – Испания, Сьерра Невада. Стрелкой показана широкая склеротизация перед расхождением тяжей бациллуса.

5.8. *Melitaea (Mellicta) parthenoides* Keferstein, 1851

Очень своеобразный западноевропейский вид. Бабочка характеризуется высокой степенью редукции черного рисунка на верхней стороне крыла (Приложение В, рисунок В.8). Срединная перевязь испода заднего крыла в своей проксимальной части ярко-желтого цвета, у некоторых экземпляров может быть полностью желтой. От близких видов надежно отличается по строению гениталий.

Строение каудального отростка вальвы – основной диагностический признак *M. parthenoides*. В отличие от других *Mellicta* каудальный отросток у данного вида не дифференцируется на дорсальные и вентральные зубцы, имеет узкую серповидную форму, на вентральной стороне несет ряд зубчиков, в количестве которых и выражена главным образом его изменчивость. В изученном материале число таких зубчиков варьировало от двух до девяти (рисунок 5.33; Приложение Б, рисунок Б.38). Основную долю составили отростки с числом зубцов от четырех до шести. Так частота встречаемости отростков с четырьмя и пятью зубцами на вентральной поверхности составила по 25 % случаев каждого (доверительный интервал 14,3–39,6%), с шестью – 16% случаев (доверительный интервал 7–28,5%). Остальные варианты встречались в 6 % случаев (доверительный интервал 1,2–16,2%) и ниже. На дорсальной поверхности в редких случаях могут иметься мелкие вторичные зубчики в количестве одного или двух. Так каудальные отростки с одним зубцом на дорсальной поверхности были встречены в 8% случаев (доверительный интервал 2,1–18,8%), а с двумя – в 6% (доверительный интервал 1,2–16,2%). Вторичные зубцы в большем количестве на дорсальной поверхности не встречались.

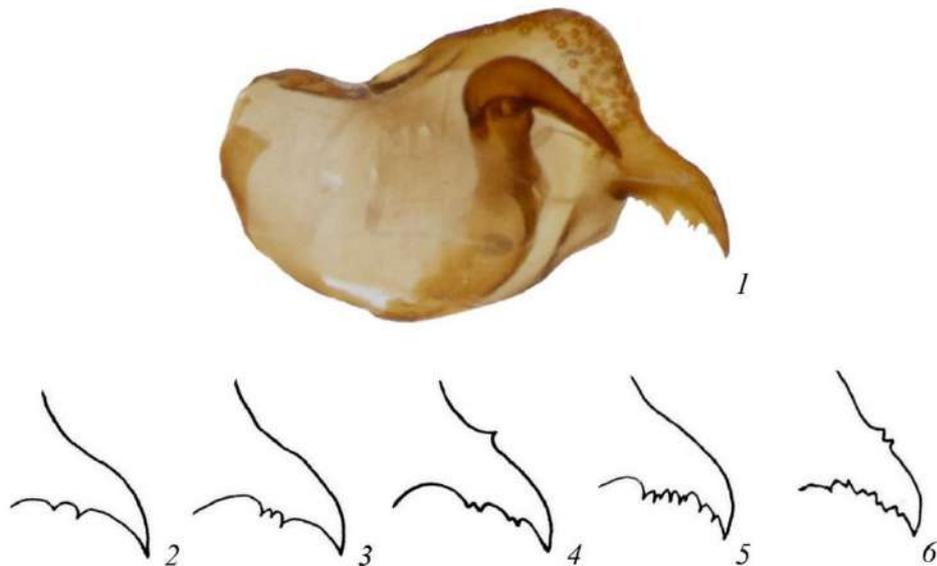


Рисунок 5.33. Вальва *M. parthenoides* (Испания, провинция Лерида) и примеры внутривидовой изменчивости каудального отростка.

Несмотря на довольно высокую вариабельность числа вторичных зубцов, своеобразный серповидный габитус каудального отростка данного вида постоянен и является надежным определительным признаком. Изменчивость, продемонстрированная на нескольких особях в работе Оршота и Кутсиса (Oorschot, Coutsis, 2014) согласуется с нашими результатами.

M. parthenoides имеет хорошо развитый суббункус (рисунок 5.34), зубцы которого равны по длине тегумену или превышают его. Также наблюдается изменчивость в расстоянии между зубцами, которое может быть равным длине основания зубца суббункуса или же превышать таковую в два раза (Приложение Б, рисунок Б.39). Подобный характер изменчивости типичен и характерен и для вышерассмотренных видов.



Рисунок 5.34. Тегумен *M. parthenoides*. Испания, провинция Лерида.

Эдеагус *M. parthenoides* несет хорошо развитый остиум-киль (рисунок 5.35). Морула имеет хорошо выраженные корнутусы. Строение эдеагуса в определенной степени варьирует (Приложение Б, рисунок Б.40). Так, форма остиум-киля может быть более округлой или вытянутой.



Рисунок 5.35. Эдеагус *M. parthenoides*. Испания, провинция Лерида.

Гениталии самок данного вида обладают своеобразным строением с четко выраженными видовыми признаками: прямоугольный антрум вместе с антевагинальной пластинкой образуют характерную грибовидную структуру. Антевагинальная пластинка округлая, имеет явные границы с антрумом; Поствагинальная пластинка трапециевидная, иногда с закругленными сторонами (рисунок 5.36) значительно выступает за пределы антевагинальной. Дуктус несет довольно тонкий, но хорошо выраженный бацилус. Изменчивость низка, гениталии с таким строением найдены у всех изученных особей.

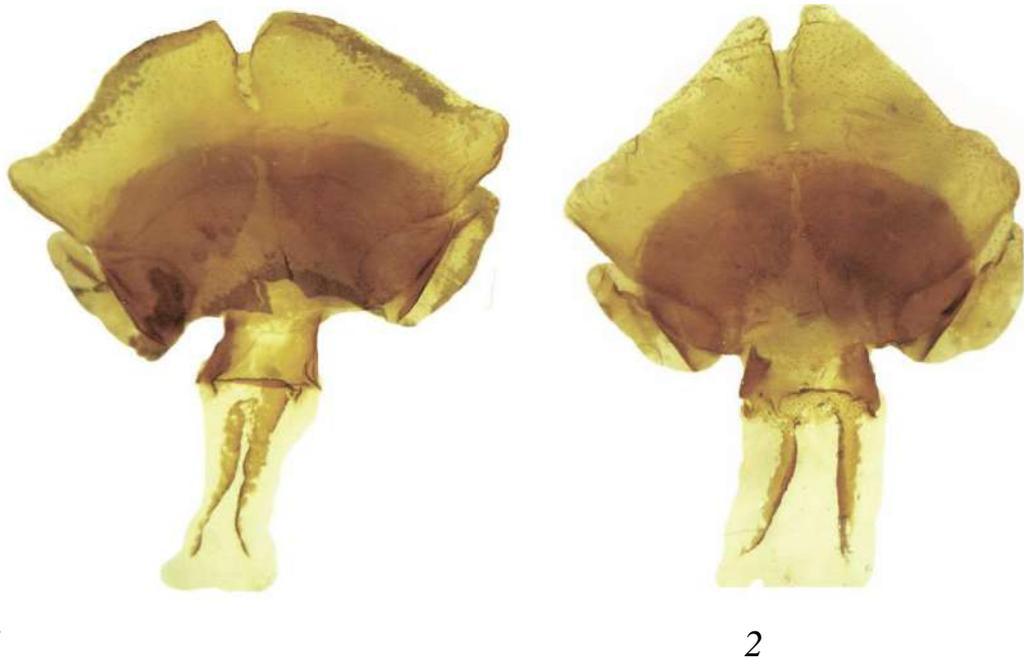


Рисунок 5.36. Гениталии самок *M. parthenoides*. 1 – Франция, Мен и Луара; 2 – Испания, провинция Уэска.

5.9. *Melitaea (Mellicta) varia* Herrich-Schaeffer, 1851

M. varia обитает в Альпах и Центральных Апеннинах. Демонстрирует высокий уровень морфологического своеобразия. Имеет рыжую окраску с умеренным развитием черного рисунка (Приложение В, рисунок В.23). По сравнению со сходным внешне *M. parthenoides* у *M. varia* в целом сильнее выражено базальное затемнение, однако для надежных отличий этих видов в местах их симпатрии необходимо прибегать к изучению полового аппарата.

Для каудального отростка вальвы *M. varia* характерно наличие двух выгнутых в противоположные стороны зубцов – главного и дорсального, вентральный зубец отсутствует (рисунок 5.37). Данное строение отростка является уникальным и не встречается у других видов подрода.

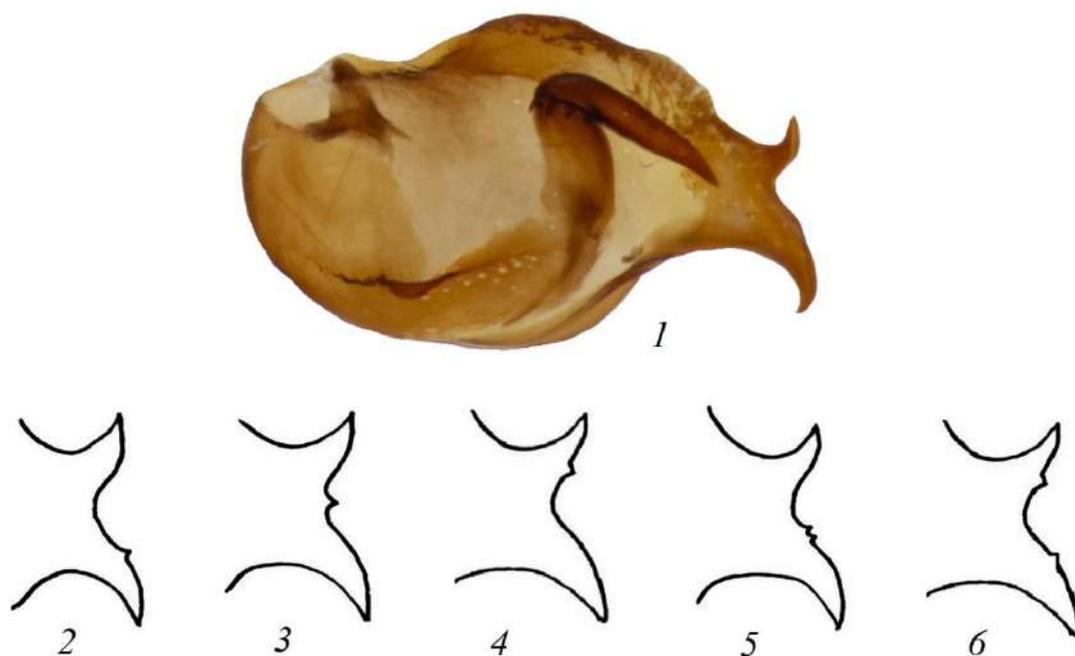


Рисунок 5.37. Вальва *M. varia*. (Италия, Кунео) и примеры внутривидовой изменчивости каудального отростка.

В результате проведенных исследований на материале из Италии, Австрии, Франции и Швейцарии мы выяснили, что каудальный отросток вальвы *M. varia* обладает весьма низкой изменчивостью. В изученном материале на отростке отмечались один или два очень мелких вторичных зубца (Приложение Б, рисунок Б.41). Причем отростки без вторичных зубцов были встречены в 83% случаев (доверительный интервал 73,1–90,8%). Таким образом, можно заключить, что каудальный отросток вальвы данного вида наименее изменчив среди всего подрода. Возможно, такое упрощенное строение каудального отростка данного вида связано с гипертрофией и резкой изогнутостью двух имеющихся зубцов, которые надежно фиксируют самку, в результате чего необходимость в дополнительных зубцах отсутствует.

Тегумен у *M. varia* тонкий, суббункус отсутствует (рисунок 5.38). Данные детали строения обнаружены у всех изученных образцов *M. varia*.

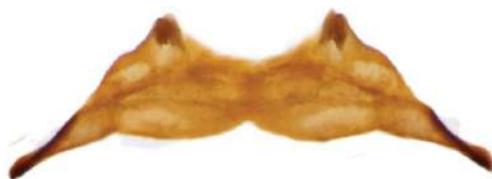


Рисунок 5.38. Тегумен *M. varia*.

Для *M. varia* характерен эдеагус с хорошо развитым остиум-килем (рисунок 5.39). Морула несет развитые корнутусы.



Рисунок 5.39. Эдеагус *M. varia*.

Изменчивость эдеагуса выражена в форме остиум-киля, который может быть в разной степени загнут, и его вершина в зависимости от степени изогнутости может быть направлена вперед, вверх и назад (Приложение Б, рисунок Б.42). Все эти типы строения эдеагуса встречаются в различных изученных популяциях, закономерности в географической изменчивости обнаружено не было.

В гениталиях самок антевагинальная пластинка округлая, вместе с удлиненным антрумом образует структуру грушевидной формы (рисунок 5.40). Поствагинальная пластинка трапециевидная, слабо выступает за пределы антевагинальной в вершинной части, но с сильно выступающими и, как правило, образующими складки боковыми углами. Тяжи бациллуса тонкие, его склеротизация выражена в различной степени.



Рисунок 5.40. Гениталии самок *M. varia*. **1** – Италия, провинция Кунео; **2** – Австрия, Тироль.

5.10. *Melitaea (Melicta) alatauica* Staudinger, 1881

M. alatauica обитает на территории Юго-Восточного Казахстана и в приграничных районах на территории Китая. Как и *M. varia* характеризуется

высокой степенью морфологической обособленности от близких видов. *M. alatauica* имеет характерную окраску крыльев (Приложение В, рисунок В.29) – темные элемента рисунка в значительной степени редуцированы, основной фон ярко-рыжий, у самок передние крылья могут быть серых оттенков, а задние – красноватые.

Каудальный отросток *M. alatauica* широкий, резко загнутый в проксимальном направлении, как и большинство видов рода имеет главный зубец, дорсальный и вентральный, в различной степени модифицированные (рисунок 5.41). Дорсальный зубец крупный, как правило составляет порядка половины длины главного или больше. Подобным соотношением зубцов обладают западноевропейские *M. asteria* и *M. varia*.



Рисунок 5.41. Вальвы *M. alatauica*. 1 – Джунгарский Алатау, р. Коксу; 2, 3 – Бурхансарытау.

Изменчивость каудального отростка вальвы *M. alatauica* имеет следующий характер (Приложение Б, рисунок Б.43). На дорсальной стороне может присутствовать дополнительный зубец. Иногда бывает хорошо выражен один вентральный зубец, но чаще вентральные зубцы сливаются в один ряд или вентральный зубец выражен слабо, что делает *M. alatauica* сходным с *M. varia* еще сильнее (Приложение Б, рисунок Б.43, 2).

M. alatauica характеризуется коротким тегуменом с парой лопастей (рисунок 5.42), являющихся загибами тегумена, которые могут быть как заостренными, так

и закругленными (Приложение Б, рисунок Б.44). Тегумен с таким строением обнаружен у всех изученных экземпляров.



Рисунок 5.42. Тегумен *M. alatauica*. Бурхансарытау.

Эдеагус *M. alatauica* широкий, без остиум-киля (рисунок 5.43, Приложение Б., рисунок Б. 45). Морула имеет мощные корнутусы. Эдеагусы с подобным строением обнаружены у всех изученных экземпляров.



Рисунок 5.43. Эдеагус *M. alatauica*. 1 – Бурхансарытау, 2 – Джунгарский Алатау, р. Коксу.

Весьма вероятно, что гипертрофия зубцов каудального отростка вальвы, его резкая изогнутость, а также сильное развитие корнутусов морулы компенсируют отсутствие других сцепляющих структур с самкой – зубцов суббункуса и остиум-киля эдеагуса.

Гениталии самки имеют совершенно уникальное строение. Антевагинальная и поствагинальная пластинки примерно равны по длине. Антрум сильно увеличен (рисунок 5.44), что является необычным для других шашечниц и кроме *M. alatauica* ни у кого не встречается. В своей вершинной части и в месте соединения с дуктусом

имеет участки склеротизации, попадаются особи со склеротизацией по всему антруму (рисунок 5.44, 3).



Рисунок 5.44. Гениталии самок *M. alataunica*. 1, 2 – Бурхансарытау; 3 – Северо-Западный Китай, Кульджа.

5.11. *Melitaea (Mellicta) asteria* Freyer, 1828

M. asteria – локальная альпийская бабочка мелких размеров (Приложение В, рисунок В.24). Характеризуется сильным развитием темных элементов рисунка, основной цвет верхней стороны крыльев от серого до темно-коричневого. Уникальная особенность крылового рисунка *M. asteria* состоит в наличии на маргинальном крае испода заднего крыла одинарной линии (Приложение В, рисунок В.24, 10), тогда как у других видов *Mellicta* эта линия двойная. Эта особенность является редким примером надежного видового признака крылового рисунка в данной группе шашечниц.

Несмотря на довольно высокую изменчивость, каудальный отросток вальвы *M. asteria* обладает весьма характерным для вида строением – крупный дорсальный зубец, как правило, составляет не менее половины длины главного (рисунок 5.45). Подобная особенность характерна для *M. varia*, но у *M. asteria* выражен один или

несколько вентральных зубцов. У некоторых экземпляров может присутствовать дополнительный дорсальный зубец (рисунок 5.45, б) либо быть раздвоен имеющийся (рисунок 5.45, 4). Может иметься один обособленный вентральный зубец (рисунок 5.45, 2) или же один сплошной ряд из вентральных зубцов (рисунок 5.45, б). Изменчивость во всем изученном материале представлена в Приложении Б на рисунке Б.46.

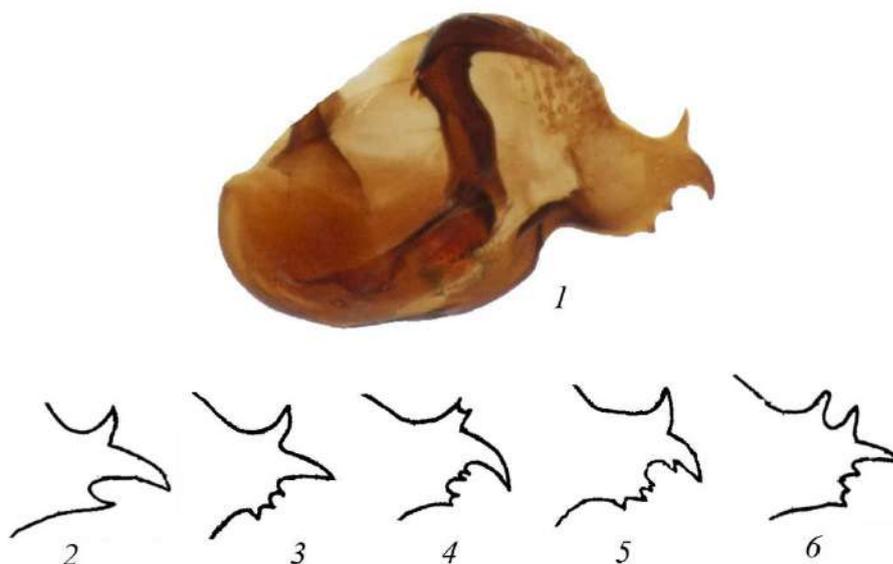


Рисунок 5.45. Вальва *M. asteria* (Швейцария, перевал Альбула) и основные примеры внутривидовой изменчивости каудального отростка.

Суббункус у *M. asteria* отсутствует (рисунок 5.46). Тегумен с подобным строением имеется у всех изученных образцов этого вида.



Рисунок 5.46. Тегумен *M. asteria*. Швейцария, перевал Альбула.

Для эдеагуса *M. asteria*, как и для вышерассмотренных видов рода характерен хорошо развитый остиум-киль с узким «носиком» (рисунок 5.47). Морула несет развитые корнутусы.



Рисунок 5.47. Эдеагус *M. asteria* в состоянии покоя (1) и с вывернутой везикой (2).

Вершина остиум-киля может быть в разной степени изогнута и несколько отличаться по длине (Приложение Б, рисунок Б.47). Строение эдеагуса *M. asteria* схоже с таковым у *M. varia*, однако эти виды хорошо отличаются между собой строением каудального отростка вальвы и рисунком крыла.

Гениталии самки сходны с таковыми у *M. varia*. У *M. asteria* поствагинальная пластинка в своей вершинной части фактически не выступает за пределы антевагинальной (рисунок 5.48), тогда как у *M. varia* выступает довольно явно. Тяжи бациллула тонкие. Гениталии с таким строением были найдены у всех исследованных образцов.



Рисунок 5.48. Гениталии самок *M. asteria*. Швейцария, перевал Альбула.

5.12. *Melitaea (Mellicta) distans* (Higgins, 1955)

M. distans – эндемик бассейнов рек Теккес и Баянкол Северо-Западного Тянь-Шаня. Долгое время считался подвидом *M. aurelia* (Higgins, 1995; Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Devyatkin, 2000; Toropov, Zhdanko, 2015), иногда сводимый к нему в синонимы (Oorschot, Coutsis, 2014) или в синонимы к *M. alatauica* (Tschikolovets et al., 2016). Нами на основании морфологии, молекулярно-генетических данных, а также зоогеографических и биологических особенностей был доказан видовой статус *M. distans* (Kovalenko et al., 2020). Здесь мы коснемся его морфологических особенностей, а другие аспекты рассмотрим в следующих главах.

Имеет ярко выраженные признаки рисунка крыла. В отличие от *M. aurelia* характеризуется наличием расширенных и слитых пятен дискального ряда ближе к внутренней поверхности крыла, в то время как окраска *M. aurelia* более равномерная (рисунок 5.49). Также *M. distans* характеризуется расширенной срединной перевязью на исподе заднего крыла (Приложение В, рисунок В.39).

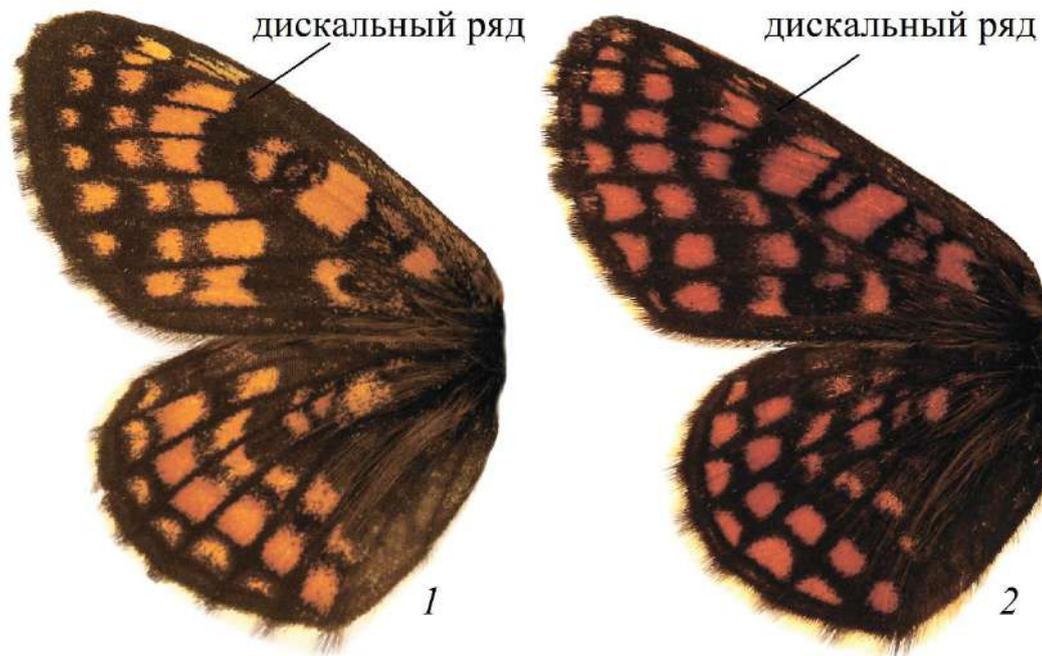


Рисунок 5.49. Верхняя сторона крыльев *M. distans* (1) и *M. aurelia* (2)

Каудальный отросток вальвы *M. distans* образует хорошо обособленный вентральный зубец (рисунок 5.50), в то время как у *M. aurelia* часто наблюдается несколько вентральных зубцов, слитых в один сплошной ряд. Однако стоит отметить, что строение каудального отростка вальвы не является основным отличительным признаком у этих двух видов и может пересекаться. Характер изменчивости каудального отростка вальвы *M. distans* вполне типичен для других видов. Дорсальный зубец может раздваиваться, может присутствовать дополнительный дорсальный зубец. На вентральной поверхности главного зубца могут присутствовать мелкие вторичные зубчики. Вентральный зубец также может раздваиваться.

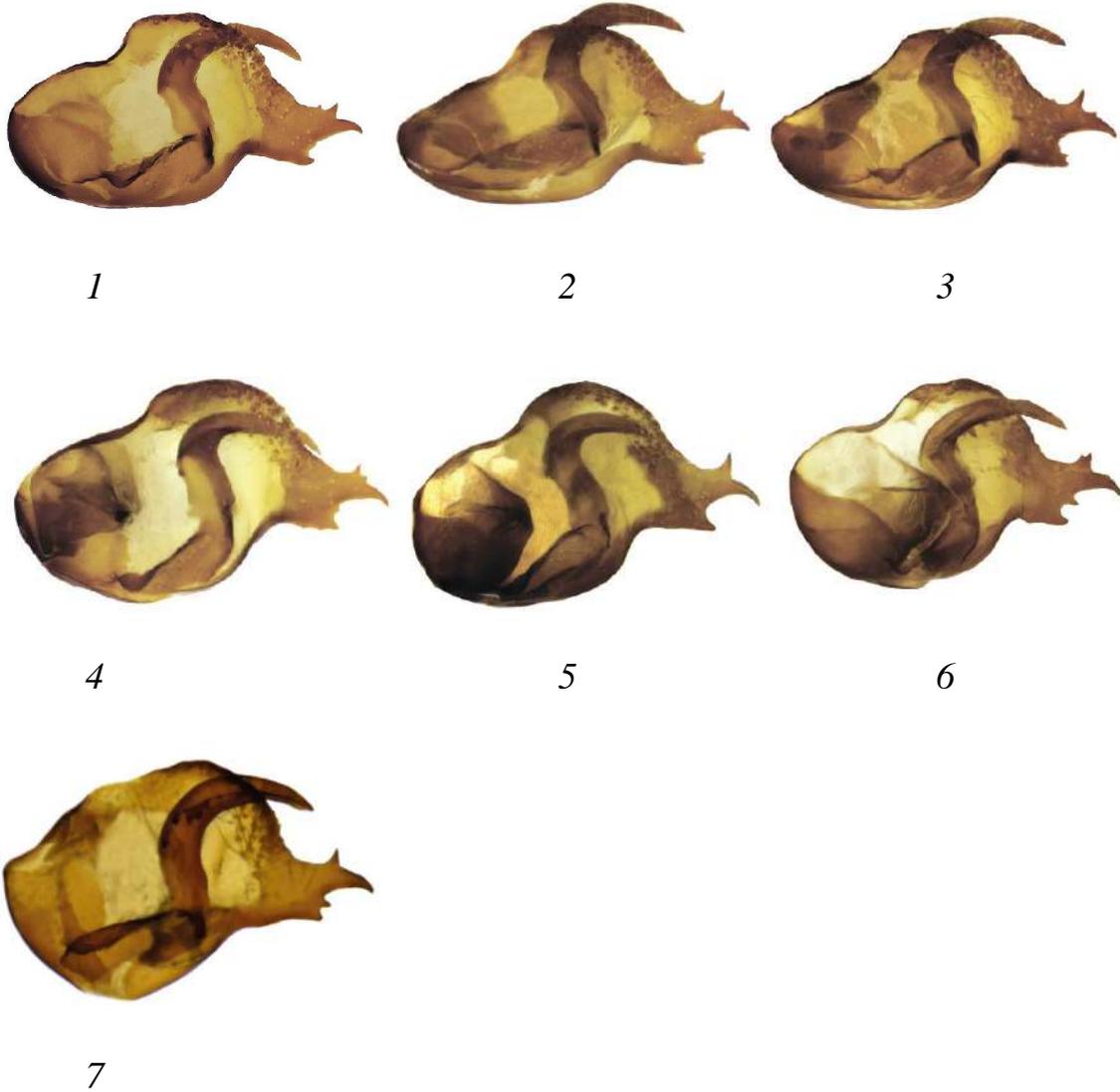


Рисунок 5.50. Вальвы *M. distans*. 1–6 – Юго-Восточный Казахстан, р. Баянкол; 7 – Северо-Западный Китай, р. Текес.

Суббункус у *M. distans* отсутствует, тегумен имеет изгибы (рисунок 5.51). Тегумен с таким строением был отмечен для всех изученных экземпляров.



Рисунок 5.51. Вальвы *M. distans*. 1, 2 – Юго-Восточный Казахстан, р. Баянкол; 3 – Северо-Западный Китай, р. Текес.

Строение эдеагуса является основным отличительным признаком *M. distans* (рисунок 5.52). В отличие от *M. aurelia* остиум-киль эдеагуса *M. distans* более короткий, так же нами был найден надежный отличительный признак в строении морулы: у *M. distans* она имеет изогнутую форму и направлена вниз, в то время как у *M. aurelia* морула прямая и направлена вверх. Корнутусы развиты хорошо у обоих видов.



Рисунок 5.52. Эдеагус *M. distans*. 1–6 – Юго-Восточный Казахстан, р. Баянкол; 7 – Северо-Западный Китай, р. Текес. Стрелкой показана изогнутая, направленная вниз морула.

В гениталиях самок антевагинальная пластинка вместе с несколько удлиненным антрумом образуют структуру грушевидной формы (рисунок 5.53), шире, чем у *M. aurelia*. У *M. aurelia* длина антевагинальной пластинки вместе с антрумом, как правило, заметно превышает ширину, у *M. distans* – не превышает или едва превышает. Поствагинальная пластинка короткая, в своей вершинной части не выступает или слабо выступает за пределы антевагинальной пластинки. В

отличие от *M. aurelia*, боковые углы поствагинальной пластинки у *M. distans* сильнее выдаются в стороны. Дуктус имеет бацилус, иногда недоразвитый.

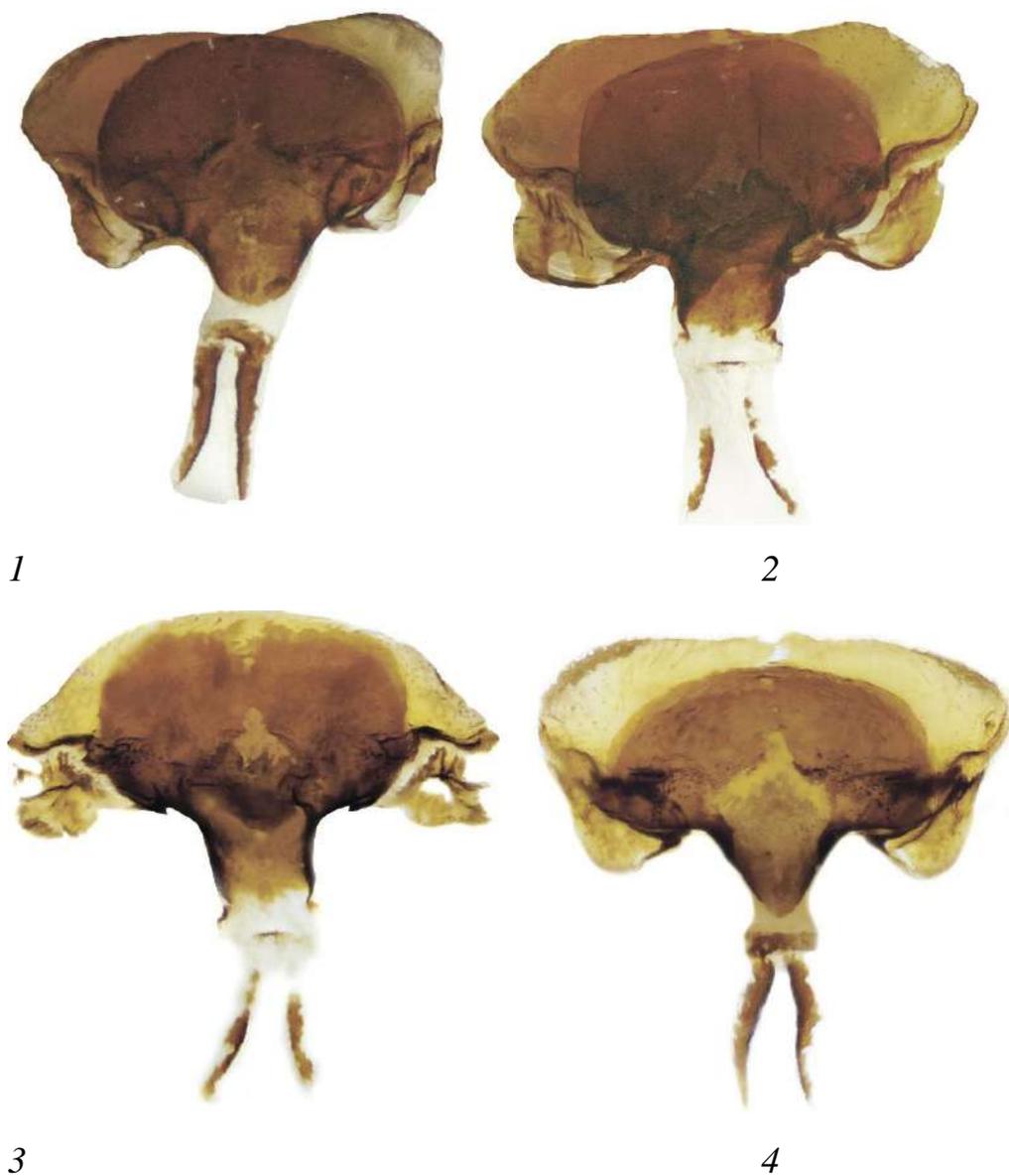


Рисунок 5.53. Гениталии самок *M. distans*, Юго-Восточный Казахстан, р. Баянкол.

5.13. *Melitaea (Mellicta) aurelia* Nickerl, 1850

Западноевразийский вид *M. aurelia* распространен от Европы до Западной Сибири. Окраска крыла изменчива и зависит от экологических условий, в которых развивались преимагинальные стадии (Devyatkin, 2000). Черные элементы рисунка в целом хорошо развиты, окраска в отличие от *M. distans* более равномерная. Дискальный ряд в виде черных слитых и расширенных пятен не выделяется.

Для *M. aurelia* характерен мощный, загнутый вниз каудальный отросток вальвы. Как и большинство видов рода, он имеет главный зубец, дорсальный и вентральный, а также может нести разное число вторичных зубцов (рисунок 5.54). Внутривидовая изменчивость каудального отростка *M. aurelia* достаточно велика (Приложение Б, рисунки Б.48–Б.52). У некоторых экземпляров может отсутствовать дорсальный зубец или присутствовать дополнительные дорсальные, от одного до пяти. На вентральной стороне главного зубца также могут быть вторичные зубцы, которые часто сливаются с вентральным зубцом в сплошной ряд, лежащий, как правило, под косым углом по отношению к главному зубцу, однако попадаются экземпляры с более-менее перпендикулярно расположенным рядом вентральных зубцов по отношению к главному, что больше характерно для *M. menetriesi*. В случае, если вентральный зубец обособлен, он может делиться на два или три зубца, или же не делиться вовсе. У *M. aurelia* нельзя выделить преобладающий вариант строения каудального отростка вальвы, максимальная частота встречаемости того или иного варианта строения отростка не превышает 13,2% (доверительный интервал 7,4–21,1%).

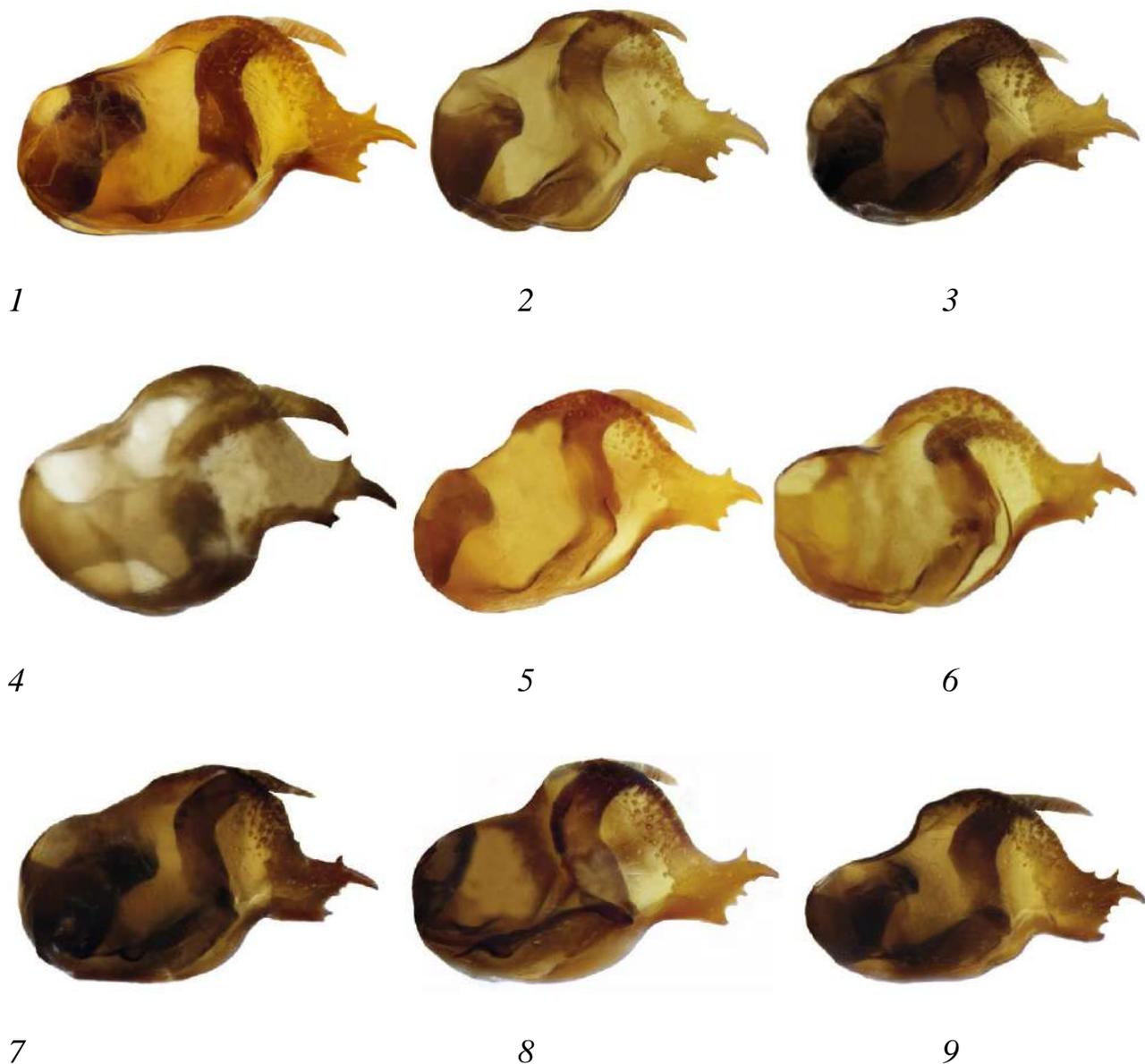


Рисунок 5.54. Вальвы *M. aurelia*. 1 – Московская область, Луховицы; 2 – Крым, Чатыр-Даг; 3 – Винницкая область, Могилев-Подольский; 4 – Башкирия, Учалинский р-н, 5 – Оренбургская область, Бузулук; 6 – Волгоградская область, Камышинский р-н.; 7 – Челябинская область, Чебаркуль; 8 – Челябинская область, Аркаим; 9 – Новосибирская область, Карасукский р-н.

При категоризации отростков по общему числу зубцов можно отметить, что наиболее часто встречаются отростки с пятью (21,3% (доверительный интервал 14–30,2%)), шестью (24% (доверительный интервал 16,3–33,2%)) и семью (22,2% (доверительный интервал 14,7–31,2%)) зубцами, остальные типы встречаются в

9,2% случаев (доверительный интервал 4,5–16,3%) и реже. В популяциях, представленных наибольшими выборками – из Московской области, Волгоградской области, Крыма и Теберды достоверных отличий в изменчивости каудального отростка вальвы не найдено. Изучение экземпляров из Карасукского района Новосибирской области показало, что в этой популяции изменчивость каудального отростка характерна для данного вида. Строение каудального отростка вальвы отдельных особей из популяций с малыми выборками (Хмельницкая область, Челябинская область) также типично для данного вида.

Для *M. aurelia* характерен тегумен без развитого суббункуса (рисунок 5.55). Эдеагус *M. aurelia* несет хорошо развитый длинный и узкий остиум-киль (рисунок 5.56). Морула прямая, направлена вверх. Изменчивость низка.



Рисунок 5.55. Тегумены *M. aurelia*. **1** – Винница, **2** – Крым, Чатыр-Даг; **3** – Московская область, Луховицы; **4** – Новосибирская область, Карасукский р-н.



Рисунок 5.56. Эдеагусы *M. aurelia*. **1** – Крым, Чатыр-Даг; **2** – Винница, **3** – Московская область, Луховицы; **4** – Волгоградская область, Камышинский р-н; **5** – Челябинская область, Чебаркуль; **6** – Новосибирская область, Карасук; **7** – Армения, эдеагус с вывернутой везикой. Стрелкой показана прямая, направленная вверх морула.

В гениталиях самок антевагинальная пластинка у *M. aurelia* округлой формы, антрум узкий, границы между ними слабо различимы. Поствагинальная пластинка с хорошо заметными выдающимися в стороны углами. В своей вершинной части поствагинальная пластинка не выступает (рисунок 5.57, **1**, **2**) или слабо выступает за пределы антевагинальной (рисунок

5.57, 3-6). Дуктус несет бациллус, который в некоторых случаях может быть практически редуцирован (рисунок 5.57, 4).

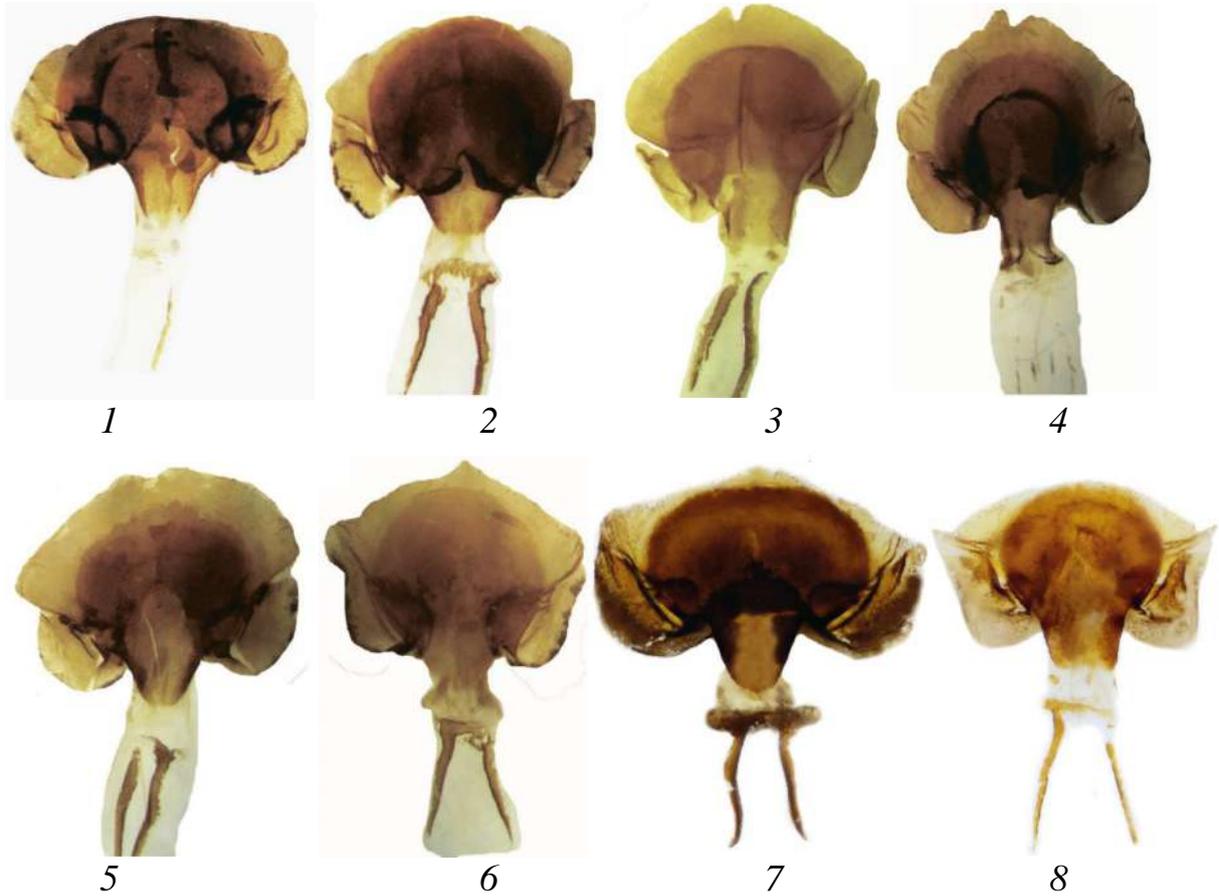


Рисунок 5.57. Гениталии самок *M. aurelia*. **1, 2**, – Крым, Ай-Петри; **3** – Украина, Винницкая область; **4, 5** – Новосибирская обл., Карасукский р-н; **6** – Кабардино-Балкария, Безенги; **7** – Челябинская обл., Чебаркуль; **8** – Башкирия.

5.15. *Melitaea (Mellicta) menetriesi* Caradja, 1895

Взгляды на систематику этого таксона не являются устоявшимися, и имеются следующие концепции:

1. Существует единый восточноевразийский вид *M. menetriesi*, а *centralasiae* Wnukowsky, 1929 и ряд других близких таксонов являются его подвидами (Коршунов, 2002; Дубатовлов и др., 2005; Яковлев, 2007; Oorschot, Coustis, 2014).

2. К *M. menetriesi* Caradja, 1895 относятся популяции с Камчатки, а популяции с основной части материка – к отдельному виду *M. centralasiae* (Higgins, 1955; Devyatkin, 2000 и др.).

3. Следует рассматривать единый трансевразийский вид *M. aurelia*, а таксоны, относящиеся к *M. menetriesi* считать соответствующими подвидами *M. aurelia* (Ивонин и др., 2013, Tschikolovets et al., 2016; Korb, Bolshakov, 2016).

Последняя концепция появилась относительно недавно (Ивонин и др., 2013) и была принята на основании наличия популяций с промежуточными признаками на стыке ареалов двух парапатрических видов – западноевразийского *M. aurelia* и восточноевразийского *M. menetriesi*. *M. aurelia* доходит в восточном направлении до левобережной части Новосибирской области (западнее р. Обь), где встречается в степях и по ковыльным участкам в лесостепной зоне (Ивонин и др., 2013). В правобережной части Новосибирской области и в прибрежной зоне левобережной части обитают популяции, описанные как *M. menetriesi westsibirica* [Dubatolov et Korshunov], 1998, имеющие в отличие от типичного *M. menetriesi* развитый остиум-киль эдеагуса, подобный *M. aurelia*. На основании таких популяций, а также фрагментарных сведений о наличии подобных промежуточных гениталий в более восточных регионах и была предложена концепция единого политипического трансевразийского вида *M. aurelia* (Ивонин и др., 2013), а данные популяции рассматривались как переходная зона между двумя подвидами – *M. aurelia aurelia* и *M. aurelia centralasiae* (в традиционном понимании – *M. menetriesi centralasiae*).

Авторами было выделено три типа субункуса (гнатоса) – короткий (у *M. aurelia*), средний и длинный (у таксона *M. menetriesi westsibirica*) и предположено, что эти три состояния соответствуют двум контрастным гомозиготам и гетерозиготам по двум аллелям одного гена, определяющего длину ветвей гнатоса и проявляющим неполное доминирование. Таким образом, таксоны, ранее относящиеся к *M. menetriesi*, и предварительно *M. rebeli* стали рассматриваться авторами в качестве подвидов *M. aurelia*.

Учитывая сильную морфологическую дифференциацию *M. aurelia* от *M. menetriesi* вне этой зоны, тем более по структурам, имеющим свое значение при копуляции, а также молекулярно-генетические данные, которые будут детально обсуждаться в следующей главе, нам сложно согласиться с теорией единого трансевразийского вида.

Рассмотрим особенности популяций в переходной зоне. Достоверных подтверждений (подкрепленных материалом) симпатричного обитания типичной *M. aurelia* и таксона *M. menetriesi westsibirica* до недавнего времени не было. Нами зафиксирована точка, где совместно летали бабочки, по гениталиям соответствующие *M. aurelia* (рисунок 5.58, 1, 2) и таксону *M. menetriesi westsibirica* (рисунок 5.58, 3–5). Их крыловой рисунок так же оказался вполне типичен для данных таксонов: у *M. aurelia* была отмечена характерная желтая область между срединной и субмаргинальной перевязями (рисунок 5.59, 1), которая часто присутствует у этого вида в разных точках ареала, у второго таксона срединная перевязь практически вплотную прилегала к субмаргинальной (рисунок 5.59, 2). Локалитет, где были собраны эти бабочки, находится в урочище Шеничный лог (Ордынский район, с. Рогалево) левобережной части Новосибирской области и представляет собой один из самых западных форпостов спирейно-тырсовой степи среди березовых и сосновых приобских лесов Ордынского района (Ивонин и др., 2018).

У экземпляра, соответствующего *M. aurelia* по строению тегумена, эдеагус несет более короткий остиум-киль (рисунок 5.58, 2) по сравнению с типичной *M. aurelia* из Карасукского района и популяций из западной части ареала. У

экземпляра, соответствующего *M. menetriesi westsibirica* отмечен эдеагус похожего строения (рисунок 5.58, 5). Данный локалитет можно считать единственной достоверно известной точкой симпатрии этих двух таксонов.



Рисунок 5.58. Гениталии особей, соответствующих *M. aurelia* (1, 2) и *M. menetriesi westsibirica* (3–5) из урочища Шеничный лог Ордынского района Новосибирской области.



1



2

Рисунок 5.59. Внешний вид бабочек по гениталиям соответствующих *M. aurelia* (1) и *M. menetriesi westsibirica* (2), обитающих симпатрично в урочище Шеничный лог Ордынского р-на, Новосибирской области. Стрелкой показана желтая область между срединной и субмаргинальной перевязями.

В правобережной части Новосибирской области *M. aurelia* отсутствует. У всех исследованных нами особей, принадлежащих таксону *M. menetriesi westsibirica* из данной части Новосибирской области (Буготакские сопки и правый

коренной берег р. Шипуниха, между деревнями Евсино и Ложок) зубцы суббункуса длинные, составляют не менее длины тегумена (рисунок 5.60, 4, 5), а строение остиум-киля эдеагуса варьирует от укороченного, но при этом склеротизованного (рисунок 5.60, 7), до узкого удлинённого, что характерно для *M. aurelia* (рисунок 5.60, 9). Подобное строение гениталий обнаружено и у экземпляра из Томской области (Лучаново) (рисунок 5.60, 3, 6, 10). Отмечались эдеагусы с удлинённым, но при этом прозрачным остиум килем (рисунок 5.60, 8).

Изученные гениталии самок данного таксона (рисунок 5.61 1, 2) также обладают смешанными признаками: короткий антрум приближает эти популяции к *M. menetriesi*, а укороченная поствагинальная пластинка и суженная антевагинальная – к *M. aurelia*. Строение дуктуса в популяции так же варьирует от полностью прозрачного, что характерно для *M. menetriesi* до несущего развитый бациллу, что характерно для *M. aurelia*. У части изученных особей комбинация признаков была несколько иной: из признаков *M. aurelia* фигурировало наличие бациллу и суженная антевагинальная пластинка (рисунок 5.61, 3), а из признаков *M. menetriesi* – длинная поствагинальная пластинка и короткий антрум. Изучение самок из окрестностей Горно-Алтайска также показало смешанный характер строения гениталий (рисунок 5.61, 4, 5). Стоит отметить, что у гениталий некоторых самок обнаруживался разрыв поствагинальной пластинки в центральной части (рисунок 5.61, 5), выраженный в различной степени, и это было обнаружено у разных видов подрода. Возможно, данная особенность свидетельствует о факте спаривания самки.

Рисунок крыла в популяции из правобережной части Новосибирской области также обладает изменчивостью: встречаются как экземпляры с характерными особенностями *M. aurelia*, например, с выраженной желтой областью между срединной и субмаргинальной перевязями (рисунок 5.62, 1) (при этом их гениталии как у *M. menetriesi westsibirica*), так и с меньшей выраженностью подобных признаков (рисунок 5.62, 2).

Получившиеся сиквенсы фрагмента гена COI двух особей по гениталиям соответствующих *M. menetriesi westsibirica* – с Буготакских сопок и Томской

области, показали, что они идентичны западным популяциям *M. aurelia*. Анализ ядерного гена 18S рРНК показал принадлежность таксона *westsibirica* к *M. menetriesi* (см. главу 6).

Полученные результаты свидетельствуют о происхождении популяции *M. menetriesi westsibirica* в результате контакта *M. menetriesi* и *M. aurelia* в прошлом. В настоящее время в правобережную часть Новосибирской области *M. aurelia* не заходит и, следовательно, контакты между этими видами там отсутствуют. В Ордынском районе оба таксона – и *aurelia* и *westsibirica* – встречаются вместе в отдельных локалитетах (например, в урочище Шеничный лог).

На основании полученных морфологических и молекулярно-генетических данных остальных популяций *M. menetriesi* s.l. внутри этого таксона можно выделить два крупных комплекса: западный, основной ареал которого охватывает Алтае-Саянскую горную страну, и восточный, распространенный от Забайкалья и прилегающих территорий до Камчатки. Западный комплекс имеет низкие генетические K2P-расстояния по фрагменту гена COI с *M. aurelia* (0.30-0.61%), и кроме того некоторые признаки гениталий, свойственные *M. menetriesi*, в этой части ареала менее выражены, чем в восточной. Очевидно, что западный комплекс тесно связан с *M. menetriesi westsibirica*, и его сходство по COI с *M. aurelia*, как мы полагаем, обусловлено интрогрессией. По ядерному гену 18S р РНК *M. menetriesi* из западного комплекса (включая таксон *westsibirica*) кластеризуется вместе с восточным комплексом отдельно от *M. aurelia* (см. главу 6).

Рассмотрим популяции из западной части ареала. Помимо западносибирских популяций нами были изучены экземпляры из различных локалитетов Республики Алтай, Хакасии, Тувы, с хребтов Саур и Манрак Восточного Казахстана, а также юго-запада Иркутской области.

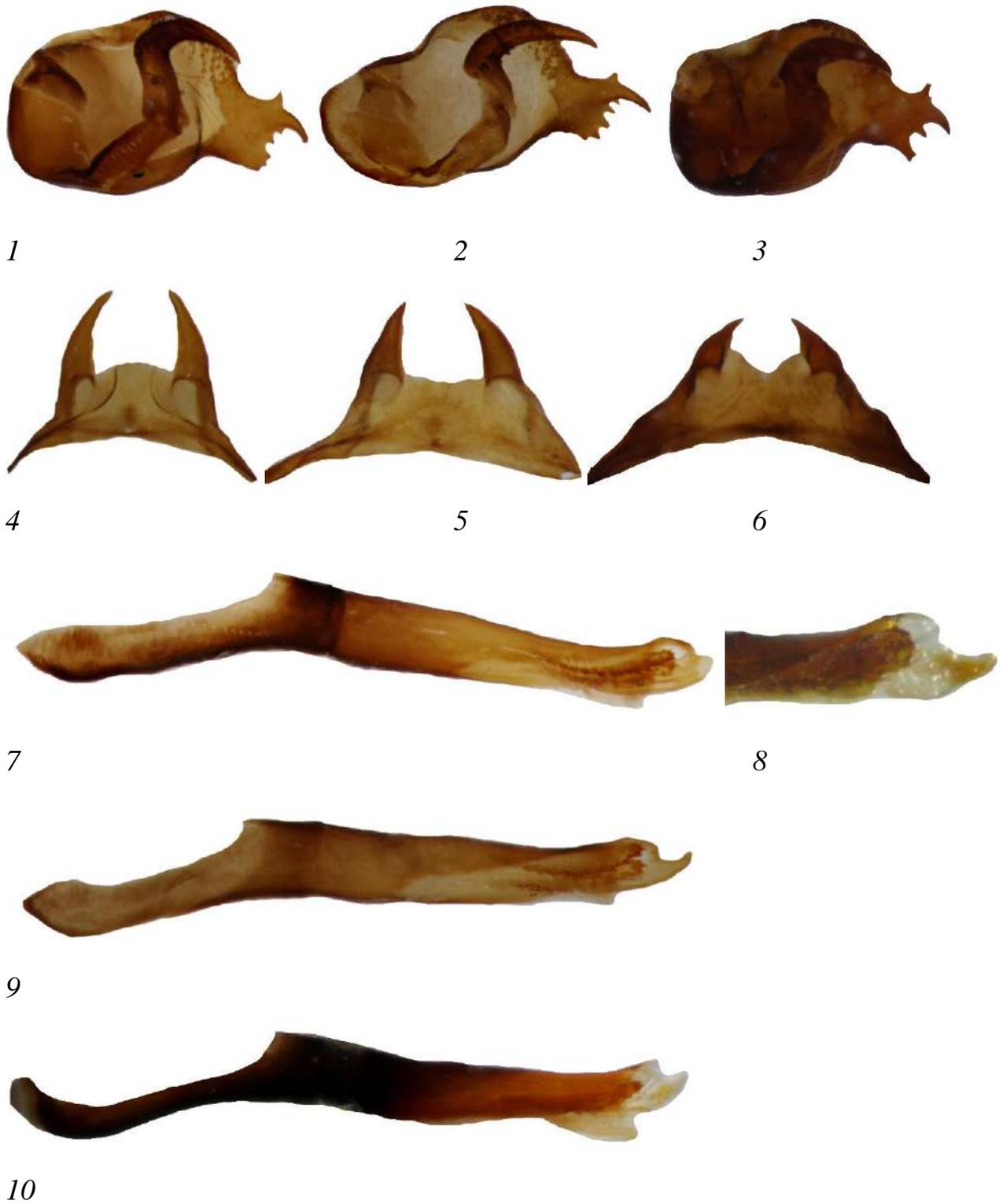


Рисунок 5.60. Строение гениталий таксона *M. menetriesi westsibirica*. *1, 4, 7, 8* – Буготакские сопки; *2, 5, 9* – правый берег р. Шипуниха между деревнями Евсино и Ложок; *3, 6, 10* – Томская область, Лучаново.



Рисунок 5.61. Гениталий самок с промежуточным строением между *M. aurelia* и *M. menetriesi*. 1, 2 – Новосибирская область, Буготакские сопки; 3 – Новосибирская область, правый берег р. Шипуниха между деревьями Евсино и Ложок; 4, 5 – Горноалтайск.



1



2

Рисунок 5.62. Внешний вид *M. menetriesi westsibirica*. 1 – Новосибирская область, Буготакские сопки; 2 – Томская область, Лучаново.

В западных популяциях *M. menetriesi* часто наблюдается контрастная окраска крыльев – темный фон и светлые пятна (рисунок 5.63, 1, 3, 5, 7, 9). Такая окраска встречается у самок и самцов, как в высокогорьях, например, на высоте порядка 2000 м над у.м. на Курайском хребте (рисунок 5.63, 1, 2), так и в низкогорьях, например, в окр. с. Усть-Кокса на высоте около 1000 м над у.м. (рисунок 5.63, 9, 10). В пределах одной популяции наряду с контрастными бабочками попадаются и неконтрастные, в низкогорьях вторые встречаются чаще. Например, в окр. с. Усть-Кокса из двадцати пойманных нами самцов контрастную окраску со светлыми пятнами (рисунок 5.63, 9, 10) имели только два, остальные имели обычную коричнево-рыжую окраску с затемнением задних крыльев (рисунок 5.63, 11, 12).

По строению гениталий и фрагменту гена COI контрастные и неконтрастные бабочки единообразны. Контрастные бабочки с Саура были описаны как *Melitaea (Mellicta) menetriesi saurica* Yakovlev, 1997, на рисунке 5.63, 3, 4 представлено фото голотипа данного таксона. Бабочки из высокогорий Курайского хребта имеют более мелкие размеры, но характер окраски соответствует другим популяциям этого комплекса (рисунок 5.63, 1, 2).

Перейдем к строению и изменчивости гениталий западного комплекса. Каудальный отросток вальвы расширен, вентральный зубец образует со вторичными зубцами единый ряд, загнут в проксимальном направлении (рисунок 5.64), что очевидно улучшает сцепление с самкой. Строение каудального отростка варьирует – ряд вентральных зубцов лежит под косым углом по отношению к главному зубцу (рисунок 5.66, 1), иногда практически под прямым (рисунок 5.66, 2). Отростки могут нести вырезку между главным и вентральным зубцом (рисунок 5.65, 1) или же иметь лопатообразную форму (5.65, 2), когда вырезка между главным и вентральным зубцом фактически отсутствует.

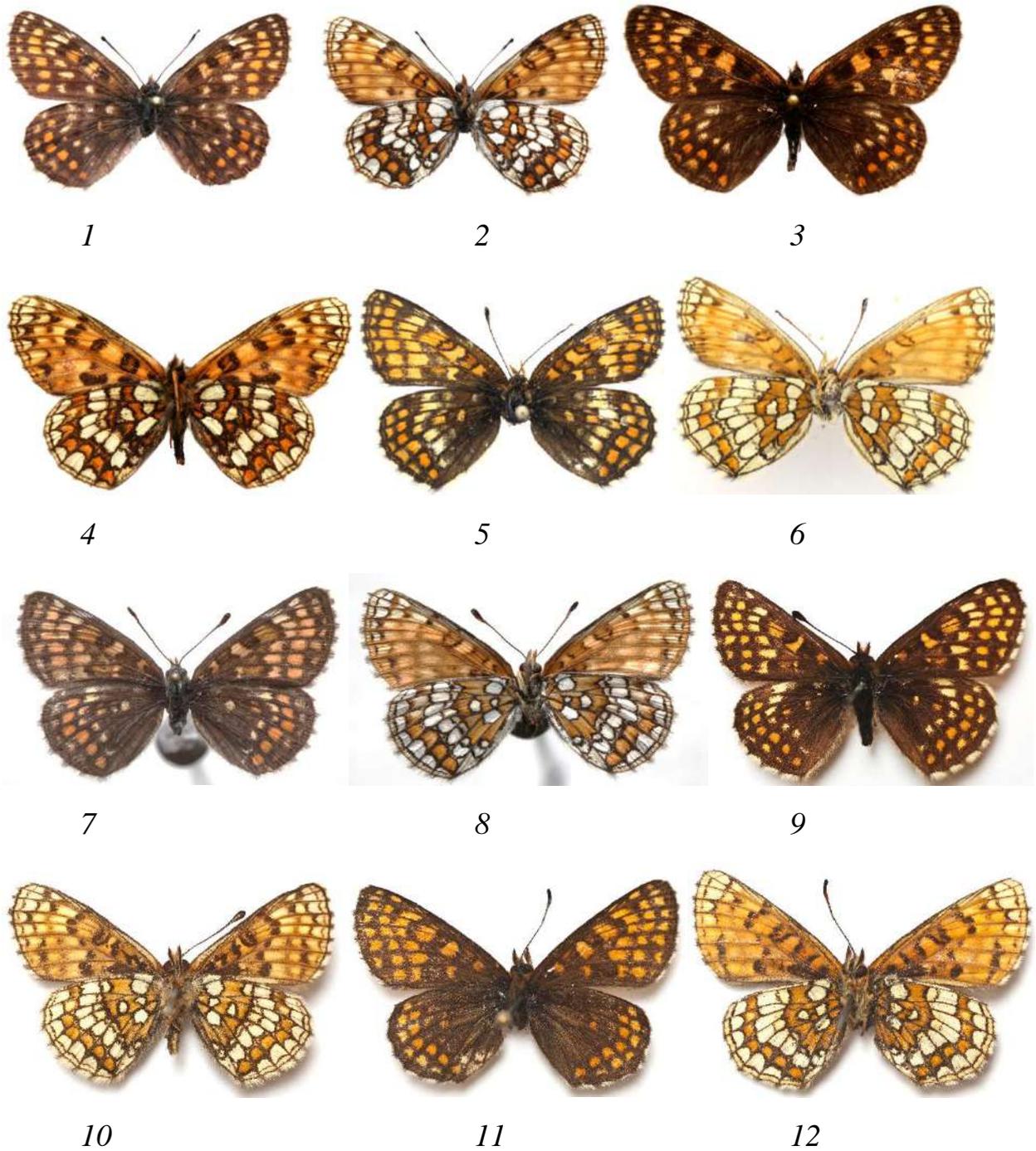


Рисунок 5.63. Внешний вид *M. menetriesi* из западной части ареала. **1, 2** – Алтай, Курайский хребет, самец; **3, 4** – хребет Саур, перевал Сайкан, голотип *M. menetriesi saurica* Yakovlev, 2007, самец; **5, 6** – Иркутская обл., Хужир, самка; **7, 8** – Тува, Танну-Ола, самка; **9–12** – Алтай, Усть-Кокса, самцы.



Рисунок 5.64. Гениталии самца *M. menetriesi* (Иркутская область, п. Качуг) в вентральной проекции.

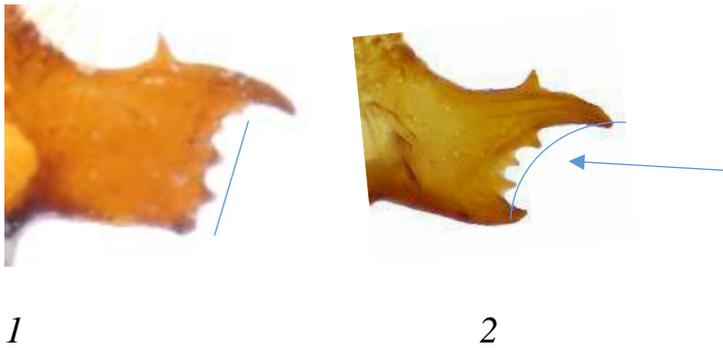


Рисунок 5.65. Примеры отростков без вырезки (1) и с вырезкой (2, показана стрелкой).

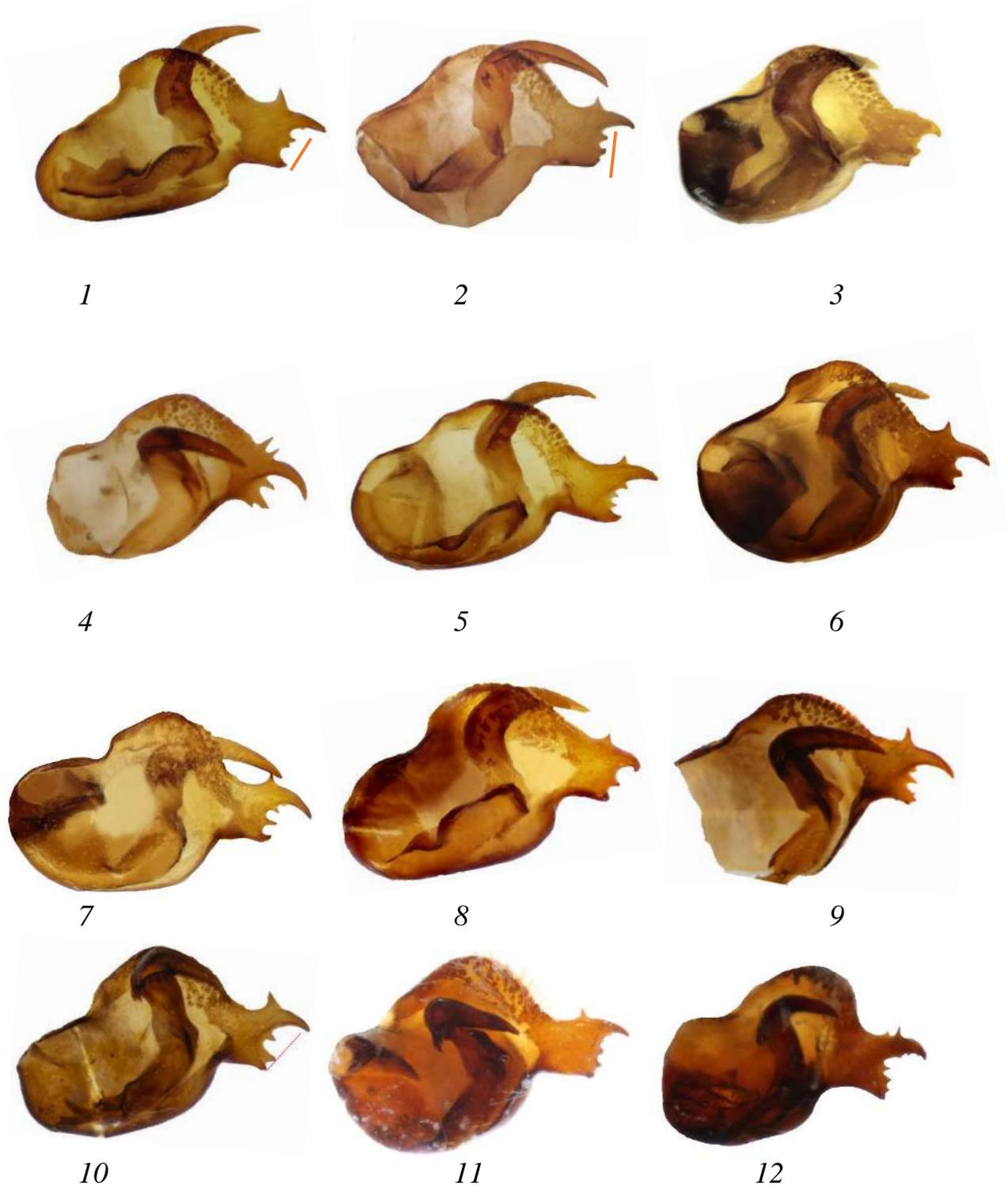


Рисунок 5.66. Вальвы *M. menetriesi* из различных регионов Алтае-Саянской горной страны. *1, 2* – Алтай, с. Усть-Кокса; *3, 4* – Курайский хребет; *5* – Калбинский хребет; *6* – хребет Монрак, *7, 8* – хребет Саур; *9, 10* – Тува, с. Морен, *11* – Иркутская обл., п. Хужир; *12* – Иркутская обл., п. Качуг

Внутрипопуляционная изменчивость изучалась на примере популяции из окр. с. Усть-Кокса республики Алтай (Приложение Б, рисунок Б.54). Изменчивость отростка в данной популяции достаточно высока и соответствует общей картине в западных популяциях *M. menetriesi*, показанной на рисунке 5.64. Большинство отростков (61,11% (доверительный интервал 43,46–76,86%)) имеет вырезку между главным и вентральным зубцом. Наряду с ними в популяции встречаются отростки лопатообразной формы.

Дорсальный зубец в изученной выборке преимущественно один, единичные отростки несут дополнительный дорсальный зубец, что характерно как для отдельно изученной популяции (Приложение Б, рисунок Б.54), так и для общей выборки (рисунок 5.66). В единичных случаях дорсальный зубец может отсутствовать (рисунок 5.66, 3). Очевидно, основная функция сцепления каудального отростка у этого вида лежит на главном зубце и на вентральном, который, загибаясь и объединяясь со вторичными зубцами, образует своего рода замок.

Тегумен несет хорошо развитые зубцы субункуса, от тонких (рисунок 5.67, 3, 4) до расширенных (рисунок 5.67, 6). Последние отмечались в восточной части Алтае-Саянской горной страны в популяции из окрестностей п. Хужир Иркутской области. По фрагменту гена COI бабочки с тонкими и широкими зубцами субункуса оказались идентичны. Расстояние между зубцами также варьирует. У западного комплекса *M. menetriesi* оно как правило равняется длине зубца субункуса (5.67, 1–5), в юго-западной части Иркутской области встречаются экземпляры с расстоянием более, чем в два раза меньше половины длины зубца субункуса (рисунок 5.67, 6). Изучение внутрипопуляционной изменчивости на примере популяции из окр. с. Усть-Кокса (Приложение Б, рисунок Б.55) согласуется с типичной картиной для этого региона.

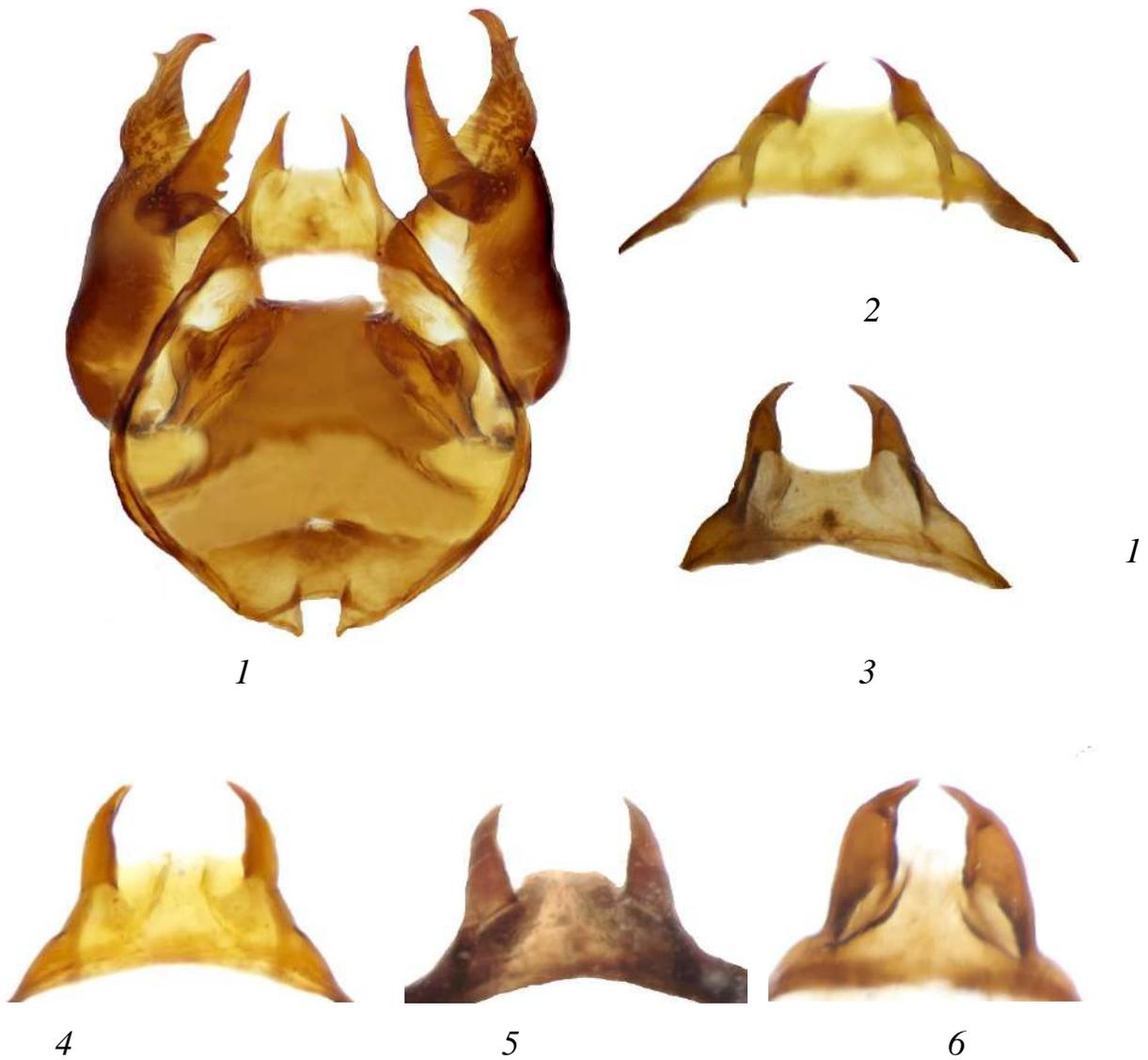


Рисунок 5.67 Вальвы *M. menetriesi* из различных регионов Алтае-Саянской горной страны. **1** – Восточный Казахстан, хребет Саур; **2** – хребет Манрак; **3** – Тува, Морен; **4** – Алтай, Усть-Кокса; **5** – Иркутская обл., Качуг, **6** – Иркутская обл., Хужир

Эдеагус *M. menetriesi* характеризуется прозрачным слабо развитым остиум-килем. В западных популяциях строение остиум-киля варьирует от фактически не развитого (рисунок 5.68, 3), до выраженного полупрозрачного носика, для лучшей визуализации которого нами был разработан метод окрашивания фукорцином (рисунок 5.68, 5). Морула несет хорошо выраженные корнутусы по всей длине (рисунок 5.68, 7)



Рисунок 5.68. Эдеагусы *M. menetriesi* из различных регионов Алтае-Саянской горной страны. **1** – Тува, Морен; Восточный Казахстан, хребет Саур; **2** – Алтай, Курайский хребет; **3** – Усть-Кокса; **4** – Калбинский хребет; **5** – Хакасия, Кузнецкий Алатау, эдеагус окрашенный фукорцином; **6** – Иркутская обл., Хужир; **7** – хребет, Манрак, эдеагус с вывернутой везикой.

У единичных особей может наблюдаться вытянутый остиум-киль как у *M. menetriesi westsibirica* (5.68, 4), нам встретилось два подобных экземпляра – с Калбинского хребта и из окр. с. Усть-Кокса. Внутрипопуляционная изменчивость эдеагуса в популяции из с. Усть-Кокса (Приложение Б, рисунок Б.56) согласуется с общей картиной для региона.

Гениталии самок западных популяций *M. menetriesi* обладают довольно высокой изменчивостью (рисунок 5.69). Дуктус прозрачный, могут наблюдаться зачатки бациллуса (5.69, 2). Форма поствагинальной пластинки может быть треугольной (рисунок 5.69, 1, 5) трапециевидной (рисунок 5.67, 4) или округлой (рисунок 5.69, 3, 6, 7) формы. Поствагинальная пластинка она может едва выступать за пределы антевагинальной пластинки в вершинной части (рисунок 5.69, 5) или же существенно выступать (рисунок 5.69, 7), то есть длина выступающей части составляет не менее трети длины антевагинальной пластинки вместе с антрумом.

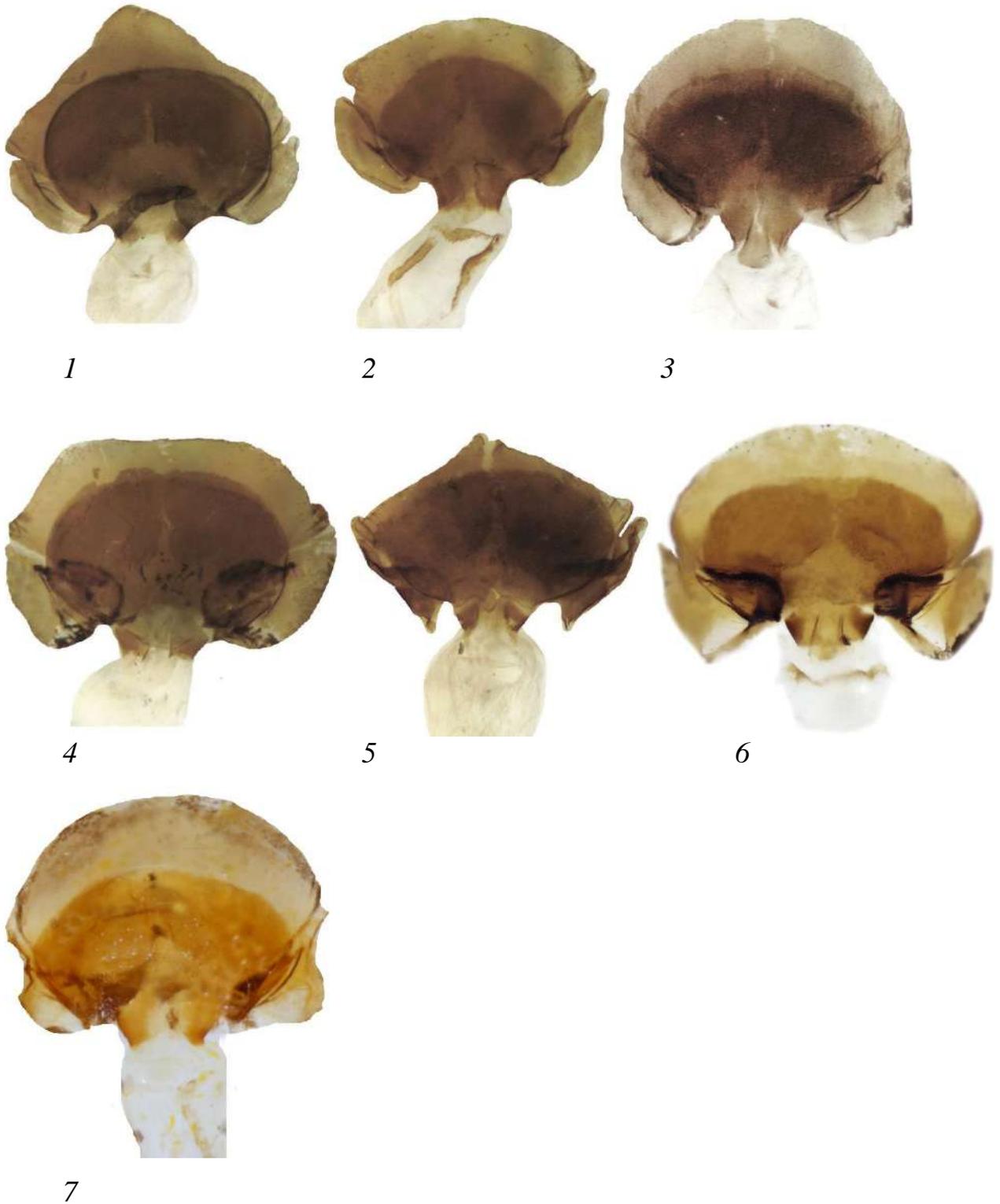


Рисунок 5.69. Гениталии самок *M. menetriesi* из различных регионов Алтае-Саянской горной страны. *1, 2* – Алтай, Курайский хребет; *3* – Алтай, Усть-Кокса; *4, 5* – хребет Саур; *6* – Тува, Танну-Ола; *7* – Иркутская обл., Хужир.

К восточному комплексу из исследованных нами популяций мы относим распространенные от Забайкалья и сопредельных территорий до Камчатки включительно. Точную границу между западным и восточным комплексами помогут установить дальнейшие исследования байкальского региона и близлежащих районов.

По данным анализа фрагмента гена COI восточный комплекс образует монофилетическую группу с низкими межгрупповыми дистанциями между таксонами (см. раздел 6.2). Популяции, распространенные на Камчатке, не несут различий видового уровня, как по данному маркеру, так и по строению полового аппарата. В соответствии с этим ранг камчатских популяций следует оценивать не выше подвида. В восточном регионе традиционно выделяли также подвид *kolymskya* Higgins, 1955, описанный из Среднеколымска и распространенный в северо-восточной части континента, и подвид *centralasiae* Wnukowsky, 1929, распространенный в юго-западной части ареала (Devyatkin, 2000).

Популяции, распространенные в Забайкалье и соседних регионах (рисунок 5.70, 1–7), имеют определенное внешнее сходство с той частью особей из популяций Алтае-Саянской горной страны, окраска которых коричнево-рыжая без контрастных светлых пятен, однако несут свои особенности гениталий. Популяции из северо-восточной части континента, известные как подвид *kolymskya*, характеризуются затемнением задних крыльев (рисунок 5.70, 8, 10) и расширенной срединной перевязью на исподе (рисунок 5.70, 9, 11).

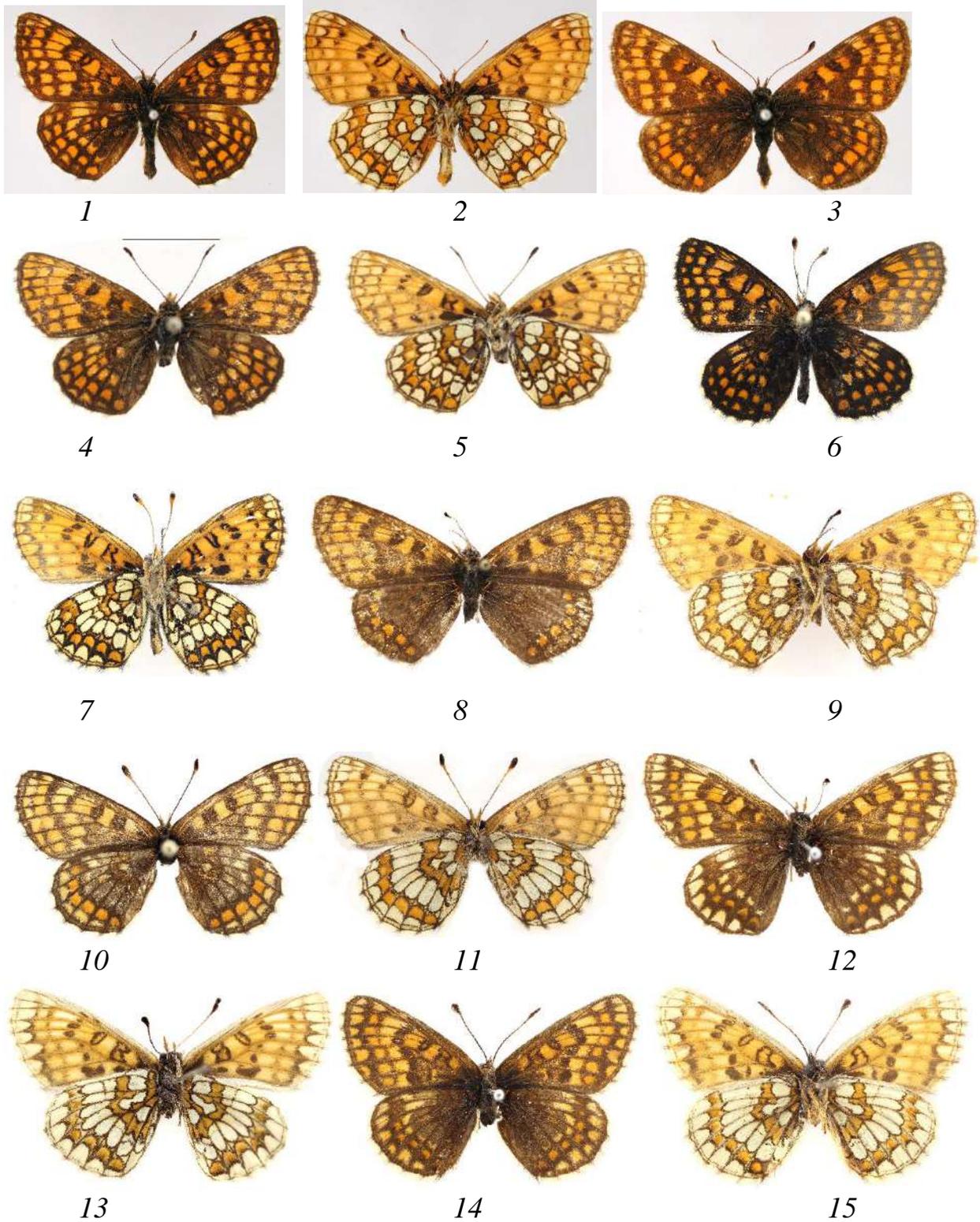


Рисунок 5.70. Внешний вид *M. menetriesi* с восточных рубежей ареала. *1–3* – Малханский хребет, паралектотипы *M. aurelia mongolica* (ныне *M. menetriesi centralasiae*), фото С.К. Корб; *4, 5* – Бурятия, оз. Гусиное; *6, 7* – Монголия, Селенгинский аймак; *8, 9* – Якутия, Среднеколымск; *10, 11* – Якутия, Батагай; *12–15* – Камчатка.

Для бабочек с Камчатки характерна высокая степень развития черного рисунка на верхней стороне крыла, сильное расширение полулунных желтых пятен в субмаргинальной области на исподе заднего крыла, а также расширенная срединная перевязь на исподе (рисунок 5.70, 12–15). Кроме того, наблюдается наличие желтых популунных пятен между маргинальным и субмаргинальными рядами верхней стороны крыла (особенно это выражено на заднем крыле), но иногда данный признак выражен слабо.

Каудальный отросток вальвы единообразен во всех популяциях восточного комплекса: он имеет широкую лопатообразную форму, обособленный вентральный зубец не выражен, а образует с другими вентральными зубцами сплошной ряд перпендикулярно главному зубцу (рисунок 5.71).



Рисунок 5.71. Вальвы *M. menetriesi* из восточного комплекса. 1 – Забайкалье, оз. Гусиное; 2 – Забайкалье, р. Ингода; 3 – Улан-Батор; 4 – Среднеколымск; 5, 6 – Камчатка

Если в популяциях западного комплекса лопатообразность каудального отростка менее выражена и его форма варьирует от скошенной до лопатообразной, то в восточном комплексе лопатообразность отростка стабильна. Внутривидовая изменчивость каудального отростка из популяций восточного комплекса представлена в Приложении Б на рисунках Б.57 и Б.58. Как видно, все отростки характеризуются расширенной лопатообразной формой.

Зубцы субункуса в восточном комплексе широкие, сужаются в области вершины, в различной степени загибаясь в проксимальном направлении (рисунок 5.72).

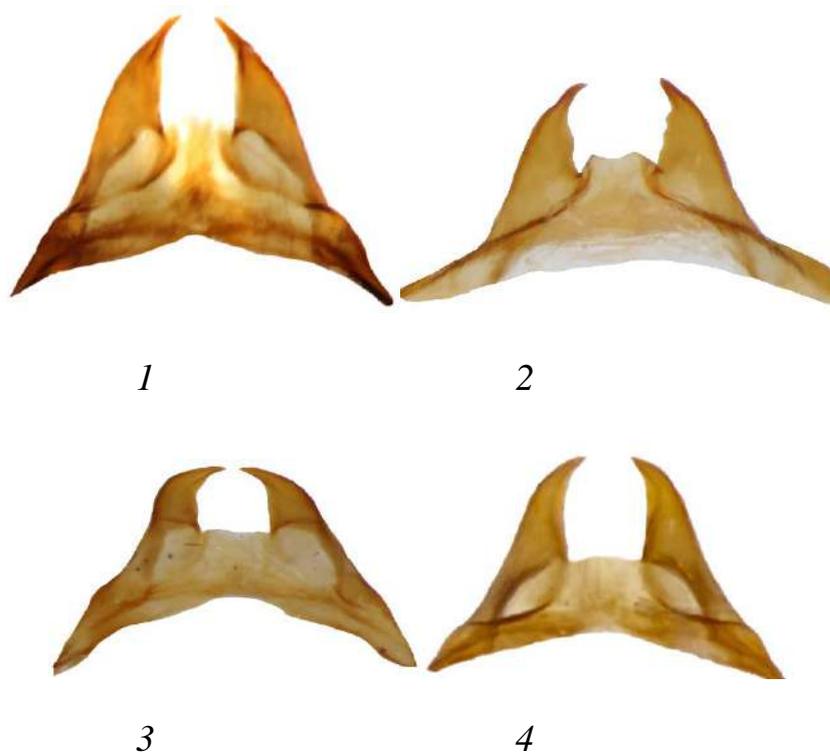


Рисунок 5.72. Тегумены *M. menetriesi* из восточного комплекса. *1* – Забайкалье, оз. Гусиное; *2* – Улан-Батор; *3* – Среднеколымск; *4* – Камчатка.

На рисунке Б.59 Приложения Б показана внутривидовая изменчивость субункуса в различных популяциях восточного комплекса. Как видно, строение субункуса в восточных популяциях единообразно и вариабельность внутри популяций пересекается. Так, длина зубцов субункуса сопоставима с длиной тегумена, иногда превышает ее (рисунок Б.59, *4*) или же меньше (рисунок Б.59, *10*),

ширина основания зубца суббункуса может равняться расстоянию между зубцами (рисунок Б.59, б) или же быть меньше такового вдвое (рисунок Б.59, 19). В западном комплексе из Алтае-Саянской горной страны изменчивость выражена сильнее. Ширина основания зубца суббункуса варьирует от составляющей четвертую часть расстояния между зубцами (рисунок 5.73, 1) до равной расстоянию между зубцами (рисунок 5.73, 2). По фрагменту гена COI такие особи западного комплекса единообразны.



Рисунок 5.73. Пределы изменчивости суббункуса в изученном материале западного комплекса *M. menetriesi*. 1 – Алтай, с. Усть-Кокса; 2 – Иркутская обл., п. Хужир.

Таким образом в изменчивости каудального отростка вальвы и суббункуса в западном и восточном комплексах прослеживается сходная закономерность: в западном комплексе изменчивость обеих структур выше и имеется целая серия переходов в их строении, в то время как в восточном комплексе строение обеих структур стабильно и их общий габитус постоянен.

Для восточного комплекса *M. menetriesi*, как и для западного характерны эдеагусы с прозрачным слабо развитым остиум-килем (рисунок 5.74). На рисунке Б.60 приложения Б показана изменчивость эдеагуса в различных популяциях восточного комплекса. Как видно, форма остиум-киля варьирует: он может нести выемку, иметь округлую и удлиненную форму, а также быть практически редуцированным. Для эдеагуса камчатских популяций ранее указывалась округлая форма кия (Higgins, 1955), однако изучение серии самцов показало, что его форма

варьирует, и в камчатских популяциях, как и в других, встречаются эдеагусы с остиум-килем в виде короткого носика (рисунок 5.74, 4) или иных форм.

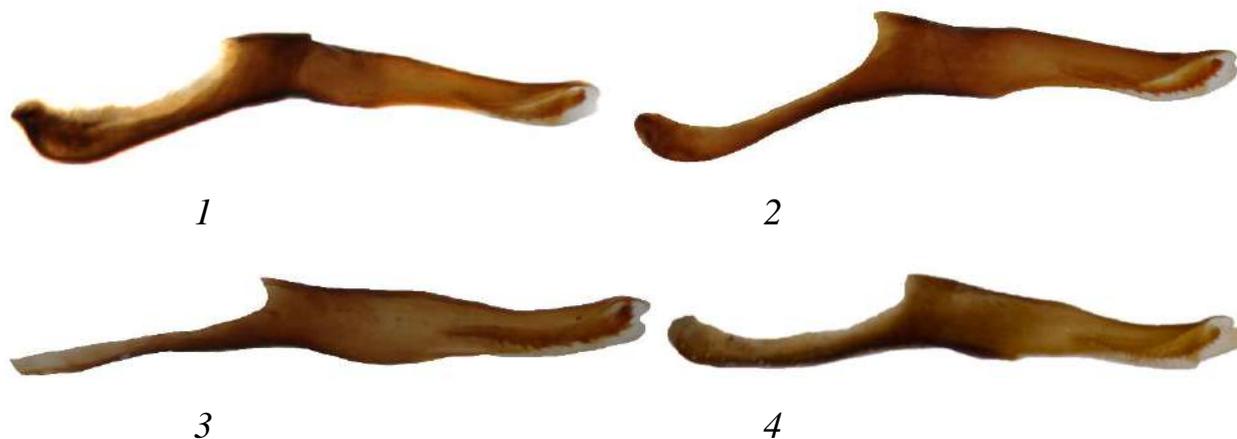


Рисунок 5.74. Эдеагусы *M. menetriesi* из восточного комплекса. **1** – Забайкалье, оз. Гусиное; **2** – Улан-Батор; **3** – Среднеколымск; **4** – Камчатка.

У самок *M. menetriesi* восточного комплекса, как и у западного, антевагинальная пластинка округлой формы, поствагинальная – трапециевидной (рисунок 5.75). Антрум короткий, слабовыраженный. Дуктус прозрачный, иногда еле заметными зачатками вилкообразной склеротизации. У камчатских популяций (рисунок 5.75, 5, 6) антевагинальная пластинка менее расширена, чем у популяций восточного комплекса с основной части континента. Поствагинальная пластинка существенно выступает за пределы антевагинальной, этот признак лучше выражен у восточного комплекса, чем у западного. Дуктус прозрачный, без бациллуса. Можно отметить, что изменчивость гениталий самок в восточном комплексе, как и самцов, менее выражена, чем в западном комплексе.

Ввиду перекрывания морфологических признаков западного и восточного комплексов, а также отсутствия информации об их контакте, на данном этапе исследований мы рассматриваем их как один вид *M. menetriesi*.

В пределах западного комплекса, характеризующегося тесной филогенетической связью по COI с *M. aurelia*, мы в качестве отдельного подвида рассматриваем *M. menetriesi westsibirica* [Dubatolov et Korshunov], 1998,

распространенного на равнинах в Западной Сибири и прилегающих территориях. Его главной морфологической особенностью является развитый остиум-киль эдеагуса, изученные особи по COI оказались идентичны *M. aurelia*.

В качестве второго подвида западного комплекса мы рассматриваем популяции, основной ареал которых лежит в пределах Алтае-Саянской горной страны. Данный подвид характеризуется высокой изменчивостью гениталий, наличием двух форм крыловой окраски (коричнево-рыжая и с контрастными светлыми пятнами), которые могут встречаться в пределах одной популяции, а также тесной связью с *M. aurelia* по фрагменту гена COI. Традиционно эти популяции относили к подвиду *centralasiae* Wnukowsky, 1929 (Devyatkin, 2000; Korshunov, 2002), однако типовое место данного таксона лежит на Малханском хребте в Забайкалье, где распространены популяции восточного комплекса, которые сильно отличаются по фрагменту гена COI, и мы не можем считать их одним подвидом. Старейшим пригодным названием для популяций из Алтае-Саянской горной страны будет *saurica* Yakovlev, 2007.

В составе восточного комплекса на данном этапе мы сохраним традиционную систему деления, которая включает три подвида: номинативный, распространенный на Камчатке; подвид *kolymskya* Higgins, 1955, распространенный в северо-восточной части континента, и подвид *centralasiae* Wnukowsky, 1929, распространенный, в Забайкалье, Монголии и на близлежащих территориях.

Неполную репродуктивную изоляцию между *M. aurelia* и *M. menetriesi* мы не считаем достаточным основанием для их объединения, что уже было обосновано в главе 2.

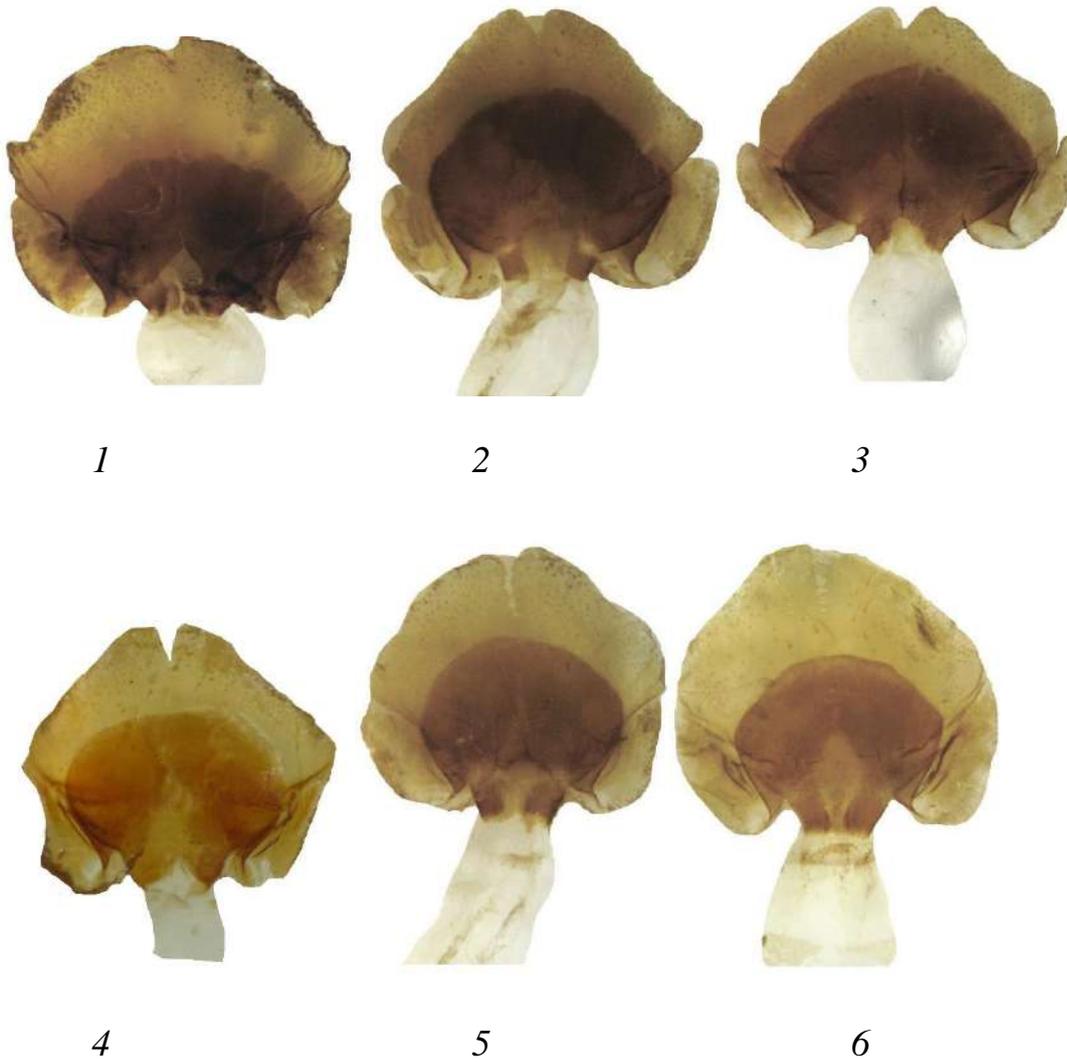


Рисунок 5.75. Гениталии самок *M. menetriesi* из восточного комплекса. *1* – Улан-Батор; *2* – Магаданская обл., с. Галимый; *3* – Верхоянск; *4* – Батагай; *5, 6* – Камчатка.

5.15. *Melitaea (Mellicta) rebeli* Wnukowsky, 1929

С западным комплексом *M. menetriesi* тесно связан высокогорный алтайский эндемик *M. rebeli*. Видовой статус этого таксона неоднократно подвергался сомнению и рассматривался в качестве подвида *M. menetriesi* (Caradja, 1895) (Дубатолов и др., 2005; Корб, Большаков, 2011). Тем не менее большинство же авторов (Коршунов, Соляников, 1976; Tuzov, 1993; Lukhtanov & Lukhtanov, 1994; Коршунов, Горбунов, 1995; Gorbunov, 2001; Коршунов, 2002; Яковлев, 2007; Gorbunov, Kosterin, 2007, Oorschot, Coutsis, 2014) считали его отдельным видом. А.Л. Девяткин (Devyatkin, 2000) объединил *M. rebeli* с близкими таксонами в надвидовой комплекс (superspecies) *menetriesi*. Кроме того, он предположил, что таксон *rebeli* может представлять собой высокогорную форму *M. (menetriesi) centralasiae*. Видовой статус *rebeli* ставили также под сомнение и другие авторы (Ивонин и др., 2013), рассматривая его в качестве подвида *M. aurelia*, отмечая, однако, что таксономический статус *M. rebeli* требует дополнительных исследований. Позже, В.В. Чиколовец и соавторы (Tshikolovets et al, 2016) свели *rebeli* в синонимы к *centralasiae*, однако, без каких-либо объяснений.

На основании стабильных отличий в строении гениталий самцов мы рассматриваем *M. rebeli* в качестве самостоятельного вида. *M. rebeli* имеет внешнее сходство с контрастно-окрашенными особями *M. menetriesi* из западного комплекса, однако обладает и своими особенностями крылового рисунка (тем не менее для надежной идентификации *M. rebeli* необходимо прибегать к строению полового аппарата). *M. rebeli* характеризуется расширенными полунунными пятнами на исподе заднего крыла, и имеет в целом более бледную окраску испода, чем *M. menetriesi*. *M. rebeli* из типового места (Северо-Чуйский хребет), с Южно-Чуйского хребта и хребта Чихачева (рисунок 5.76, 1–6) в целом характеризуются менее контрастной окраской крыльев, чем особи с плато Укок, хребта Сайлюгем, озера Маркаколь и из Монгольского Алтая (рисунок 5.76, 7, 8; рисунок 5.77).

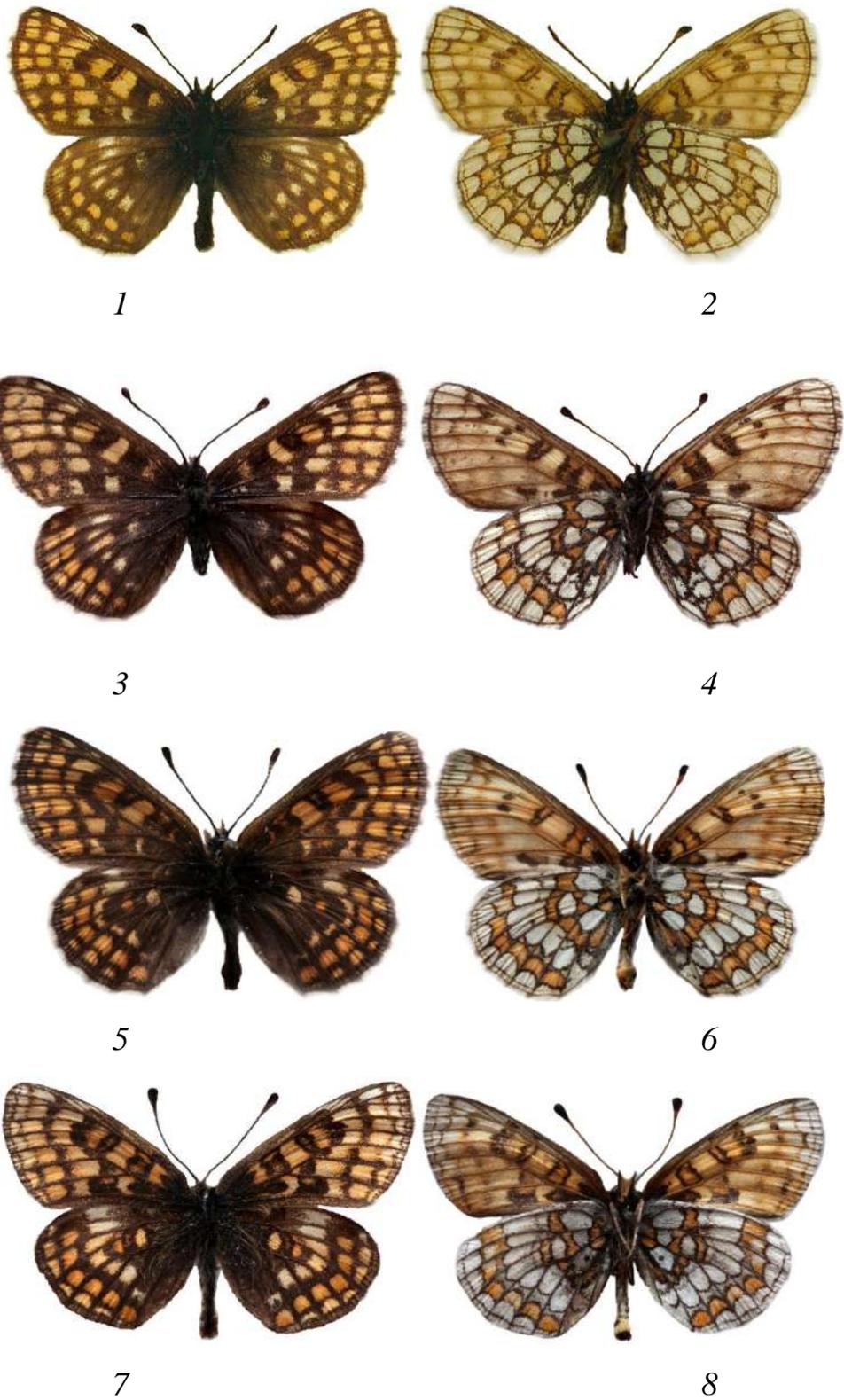


Рисунок 5.76. Внешний вид *M. rebeli*. 1, 2 – Алтай, Чуя, голотип; 3, 4 – Алтай, Чуя, топотип; 5, 6 – хребет Чихачева, 7, 8 – плато Укок. Самцы.

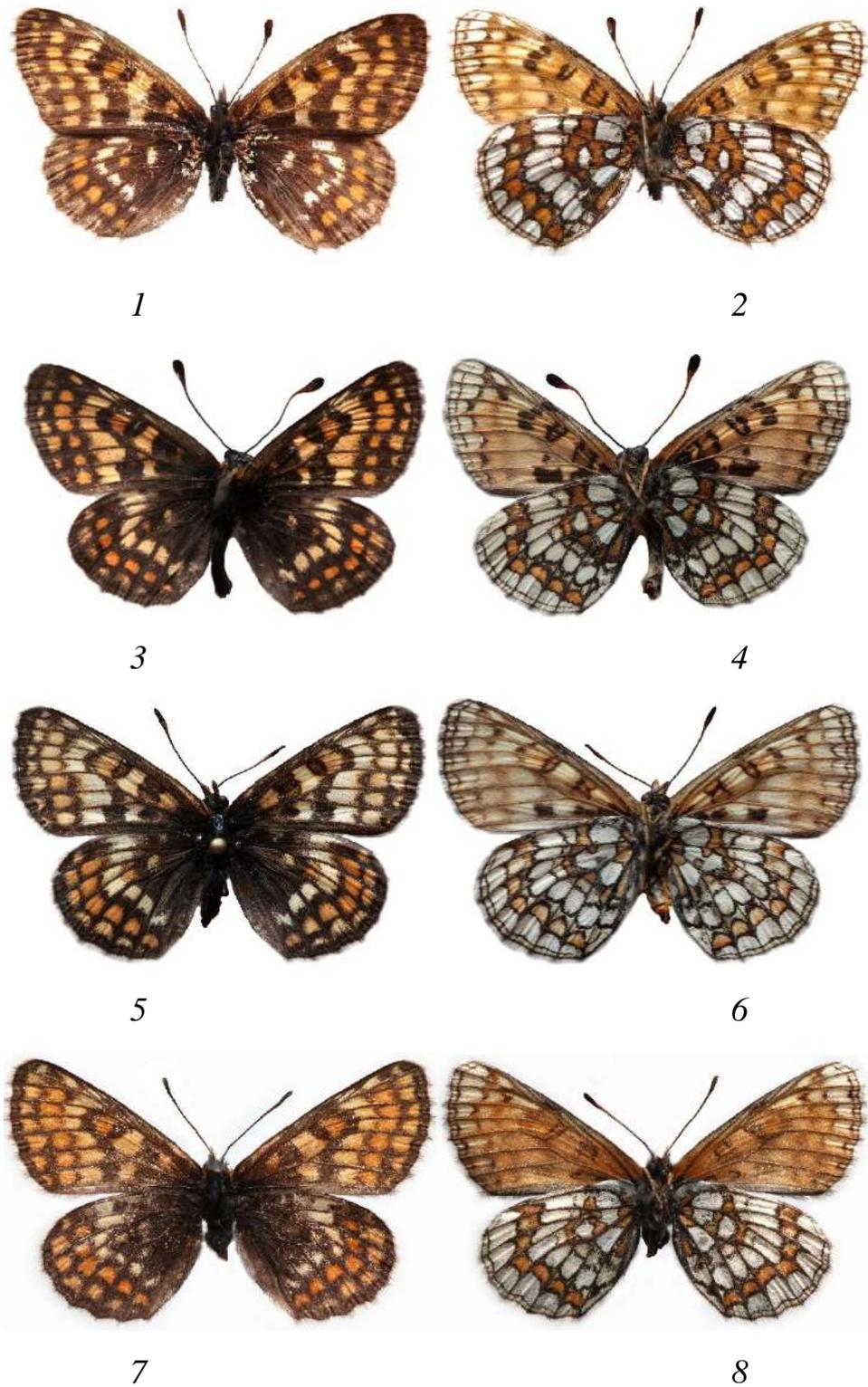


Рисунок 5.77. Внешний вид *M. rebeli*. 1, 2 – В. Казахстан, оз. Маркаколь; 3 – 8 – Монголия, Ховд, Булган сомон. 1, 4 – самцы; 5-8 – самки.

Симпатричных популяций *M. menetriesi* и *M. rebeli* нами выявлено не было. *M. rebeli* достоверно известен нами с Северо-Чуйского и Южно-Чуйского хребтов, хребта Чихачева, хребта Сайлюгем, плато Укок, из Восточного Казахстана (оз. Маркаколь) и Монгольского Алтая. В высокогорьях Курайского хребта обитает *M. menetriesi*, характеризующийся в целом более мелкими размерами, чем его низкогорные популяции, однако признаки полового аппарата полностью соответствуют таковым в остальных популяциях западного комплекса *M. menetriesi*. Как было сказано выше, выдвигалось предположение о принадлежности *M. rebeli* к горной форме *M. menetriesi* (Devyatkin, 2000). Согласно полученным данным горную форму *M. menetriesi* как раз представляют собой популяции с Курайского хребта, популяции же *M. rebeli* обладают хорошо выраженными видоспецифичными признаками.

Каудальный отросток вальвы *M. menetriesi* имеет более широкую лопатообразную форму, чем *M. rebeli*, и вентральный зубец как правило сливается в сплошной ряд с другими вентральными зубцами (рисунок 5.78, 1, 2). Каудальный отросток вальвы *M. rebeli* уже, имеет более мощный и длинный главный зубец и, как правило, обособленный вентральный (рисунок 5.78, 3, 4).

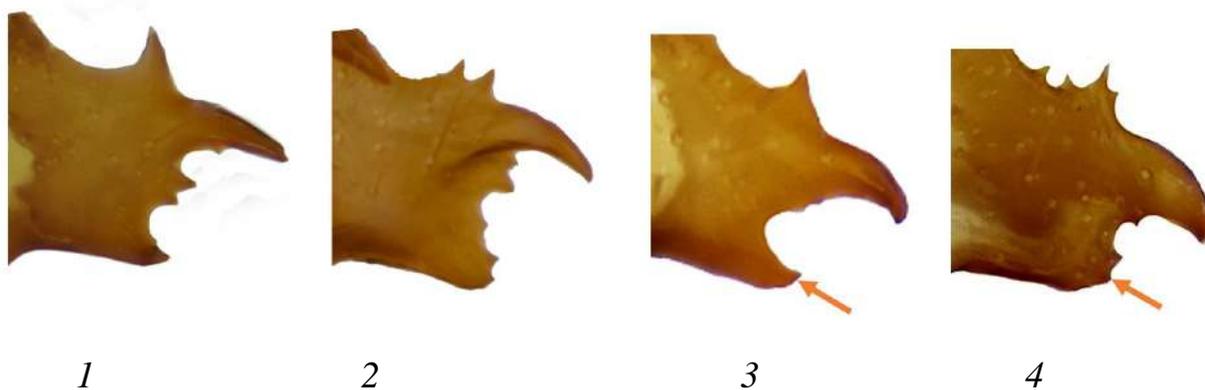


Рисунок 5.78. Основные отличия каудального отростка вальвы *M. menetriesi* (1, 2) и *M. rebeli* (3, 4). 1 – Алтай, Курайский хребет; 2 – Камчатка; 3 – Алтай, Чуя, топотип; 4 – В. Казахстан, оз. Маркаколь. Стрелкой показан обособленный вентральный зубец.

Внутривидовая изменчивость каудального отростка *M. rebeli* представлена на рисунке 5.79. Как видно из рисунка, общий габитус отростка постоянен. Вентральный зубец иногда раздваивается, у большинства экземпляров имеется один дорсальный зубец, у некоторых особей он может быть разделен на 2–3 более мелких зубца. Между главным и вентральным зубцом могут присутствовать дополнительные зубцы.

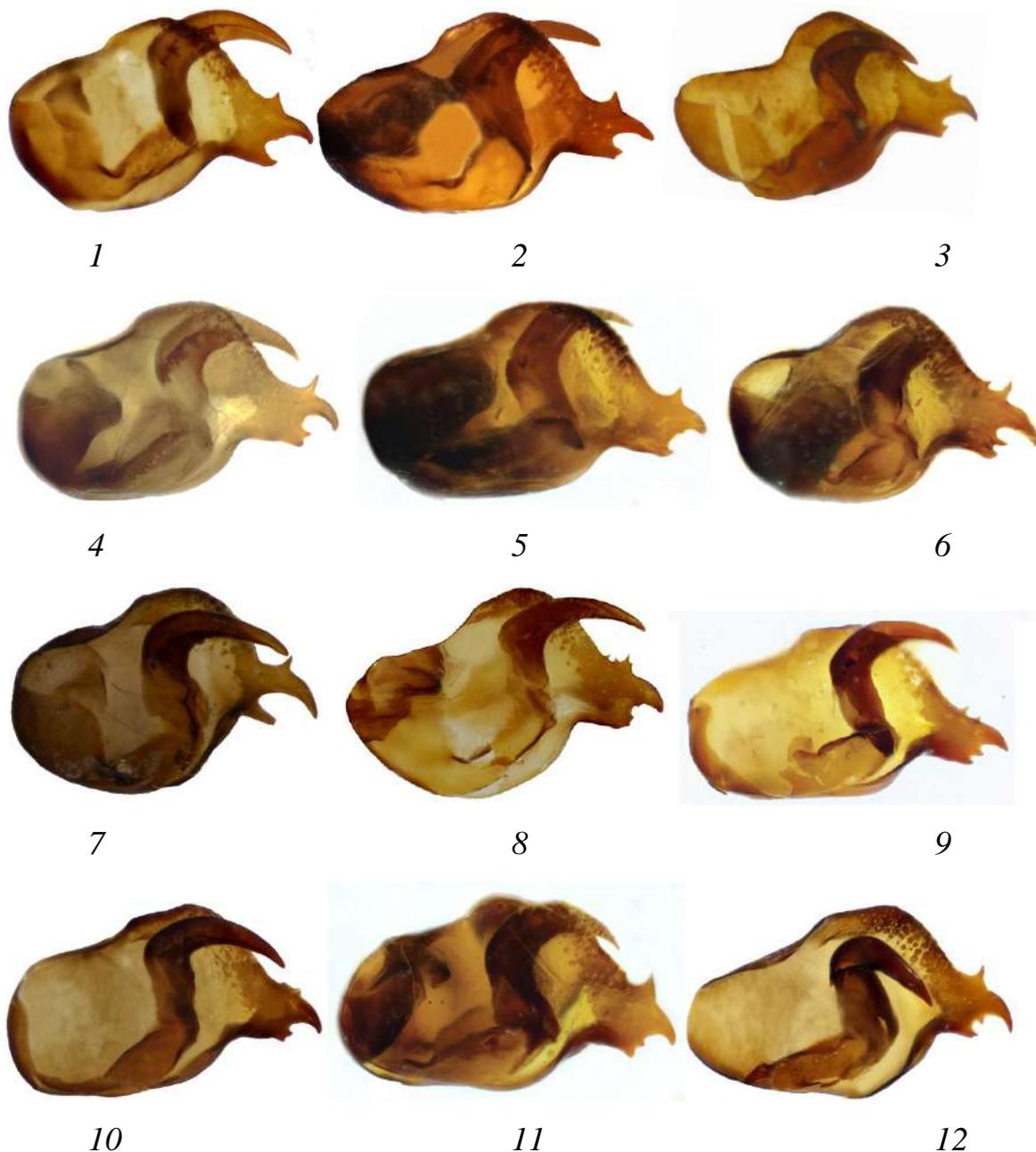


Рисунок 5.79. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. rebeli*. 1 – Чуя, топотип; 2 – хребет Чихачева; 3 – Южно-Чуйский хребет, р. Тара; 4–7 – плато Укок; 8 – оз. Маркаколь; 9–11 – Аршантын-Нуруу; 12 – Булган-сомон.

Основным видовым признаком *M. rebeli* традиционно считались короткие и тонкие зубцы суббункуса (Higgins, 1955; Devyatkin, 2000). Согласно нашему анализу этот признак имеется у всех изученных особей (см. Приложение А). Длина зубцов суббункуса обычно составляет около трети длины тегумена (рисунок 5.80, 1, 2), однако может варьировать до едва развитых (рисунок 5.80, 7). Подобная вариабельность может наблюдаться в пределах одной популяции (5.80, 3–5).

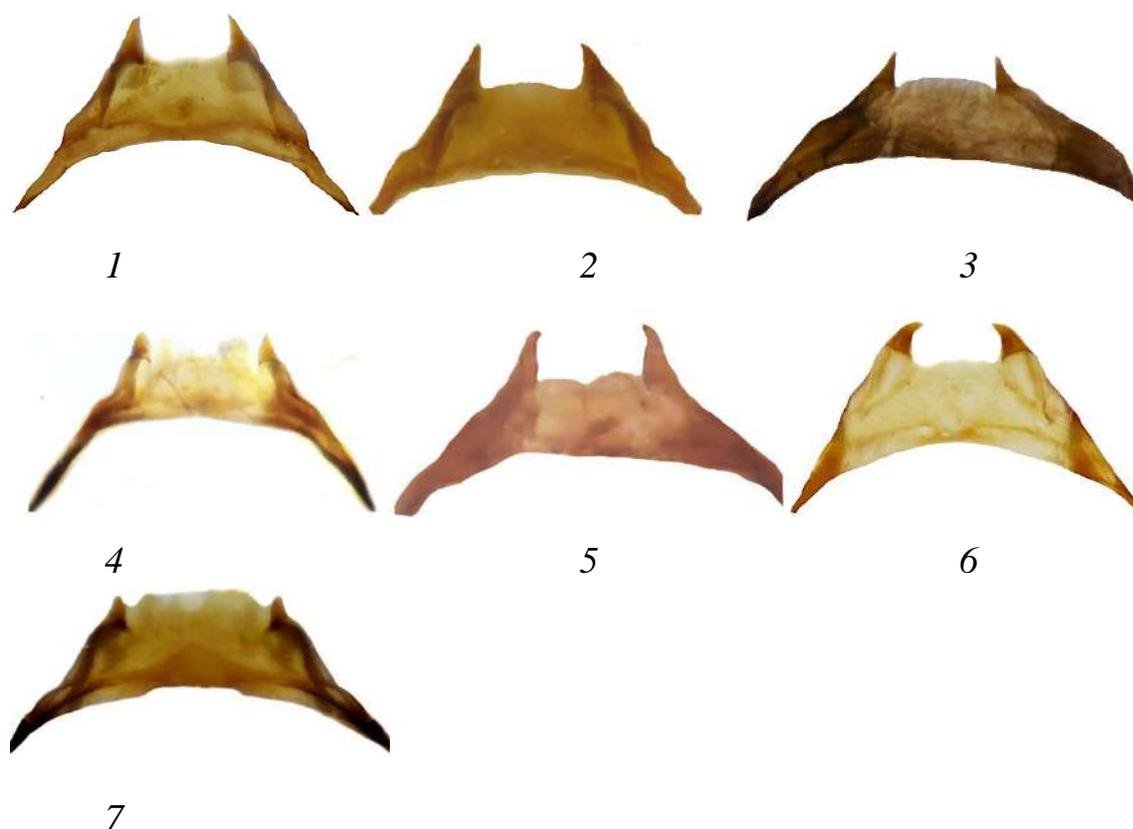


Рисунок 5.80. Изменчивость суббункуса *M. rebeli*. **1** – Алтай, Чуя, топотип; **2** – Южно-Чуйский хребет, р. Тара; **3–5** – плато Укок; **6** – Казахстан, оз. Маркаколь; **7** – Монголия, Булган сомон.

Для *M. rebeli* характерен эдеагус с редуцированным остиум-килем (рисунок 5.81), изменчивость выражена слабо. Морула имеет удлиненную, сходную с *M. menetriesi* форму, несет хорошо выраженные корнутусы. Прозрачного, но тем не менее выраженного остиум кия остиум-кия как у *M. menetriesi* в изученном материале *M. rebeli* нами не обнаружено.



Рисунок 5.81. Изменчивость субункуса *M. rebeli*. **1** – Алтай, Чуя, топотип; **2** – хребет Чихачева; **3** – Казахстан, оз. Маркаколь; **4** – Монголия, Булган сомон.

В гениталиях самки антевагинальная пластинка овальная, поствагинальная – трапециевидная или треугольная, слабо выступает за пределы антевагинальной пластинки (рисунок 5.82). Дуктус прозрачный, антрум короткий. Склеротизация антрума варьирует от слабо выраженной (рисунок 5.82, 2) до мощной (рисунок 5.82, 7). От *M. menetriesi* отличается укороченной поствагинальной пластинкой, однако могут быть пересечения с некоторыми особями из западного комплекса.

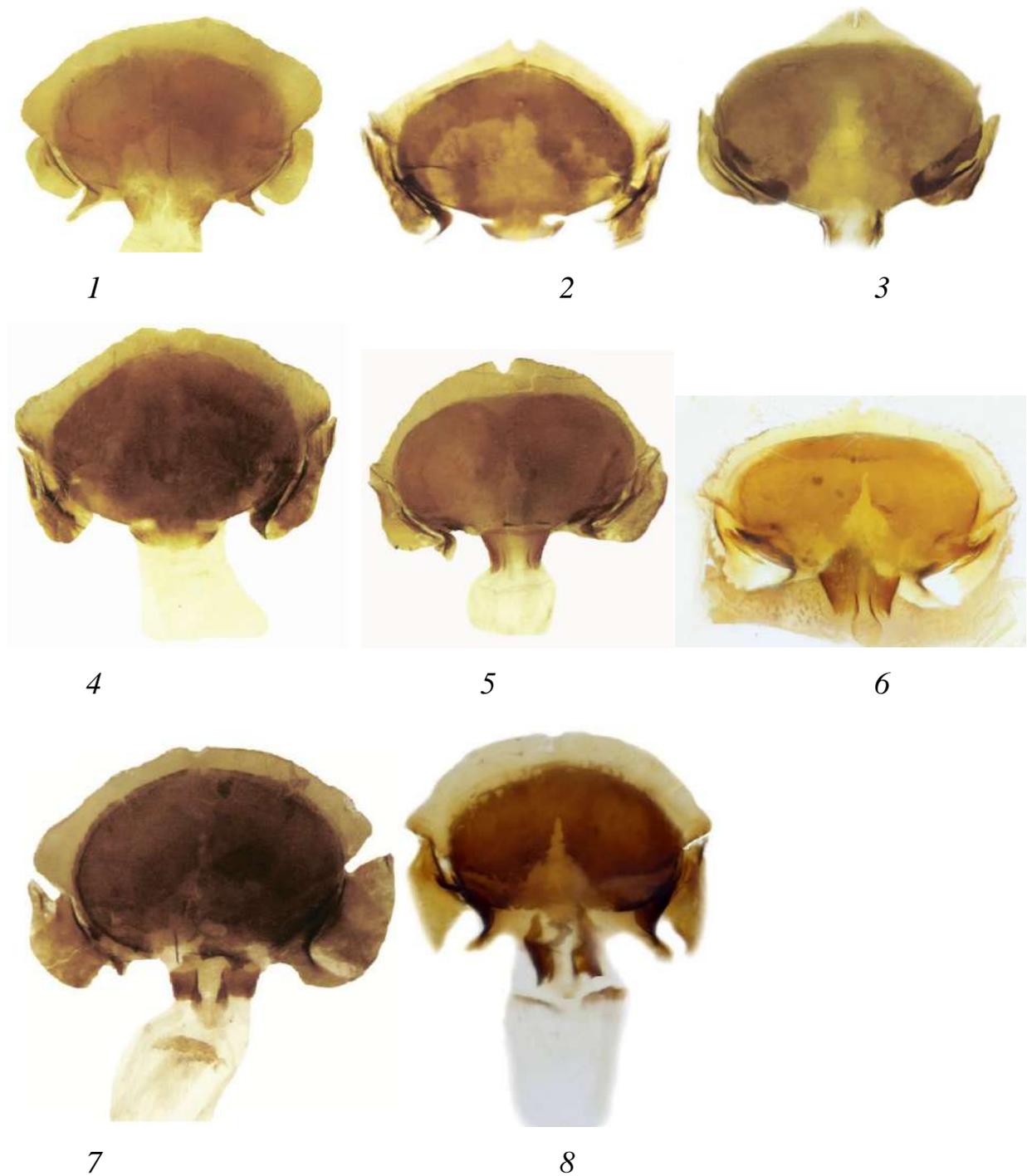


Рисунок 5.82. Гениталии самок представителей *M. rebeli* из Монгольского Алтая и сопредельных территорий Гениталии самок *M. rebeli*. 1, 2 –Алтай, С. Чуйский хр. ур. Актру; 3 – оз. Маркаколь; 4, 5 – Алтай, плато Укок; 6 – хребет Сайлюгем; 7, 8 – Монголия, Булган-сомон

5.16. Таксон *Melitaea (Mellicta) rhea* (Churkin et Devyatkin, 2005)

Таксон *Mellicta rhea* Churkin et Devyatkin, 2005 был описан из южной части Монгольского Алтая и неоднократно вызывал противоречия среди исследователей. Так, Р. В. Яковлев (2007) считал его самостоятельным видом, в то время как другие авторы сводили *M. rhea* в синонимы к *M. rebeli* (Tshikolovets et al, 2009) или вообще к *M. alatauica* (Oorschot, Coutsis, 2014). Такое расхождение во мнениях является результатом отсутствия или нехватки сборов этого труднодоступного таксона.

Согласно проведенным исследованиям таксон *rhea* идентичен *M. rebeli* по фрагменту гена COI (см. главу 6), однако обладает своеобразием окраски крыла и несет определенные особенности генитальных структур, а также отличается зоогеографически. Типовое местонахождение таксона *rhea* находится на хребте Алагхайрхан, который лежит в Юго-Западной Монголии и географически изолирован от северных хребтов Монгольского Алтая, более засушлив, с явным климатическим влиянием лежащей неподалеку пустыни Гоби. Алагхайрхан является западной границей Южно-Монгольского зоогеографического района (Яковлев, Гуськова, 2013). Ботаники оценивали своеобразие этого района еще более высоко и рассматривали его в качестве отдельной провинции (Камелин, 2005). С учетом всего этого мы трактуем данный таксон как подвид *M. rebeli rhea*, находящийся, вероятно, в процессе видообразования. Ранее к *rhea* были отнесены и другие популяции из Монгольского Алтая (Яковлев, 2007; Буш Колесниченко, 2016, b), однако на настоящем этапе исследований мы относим к данному таксону только популяции из типового места, а другие, более северные популяции из Монгольского Алтая, рассмотренные нами выше, относим к номинативному *M. rebeli*.

Внешний вид *M. rebeli rhea* по сравнению с остальными популяциями характеризуется значительной редукцией в окраске черного, из-за чего бабочки

выглядят светло-рыжими (рисунок 5.83). Самцы однотонно рыжие, самки – несколько контрастнее за счет наличия в окраске более светлых участков, чем основной рыжий фон. Испод крыла осветлен, рыже-желтых оттенков, срединное желтое пятно в оранжевой базальной области испода увеличено, иногда сливается с соседними пятнами.

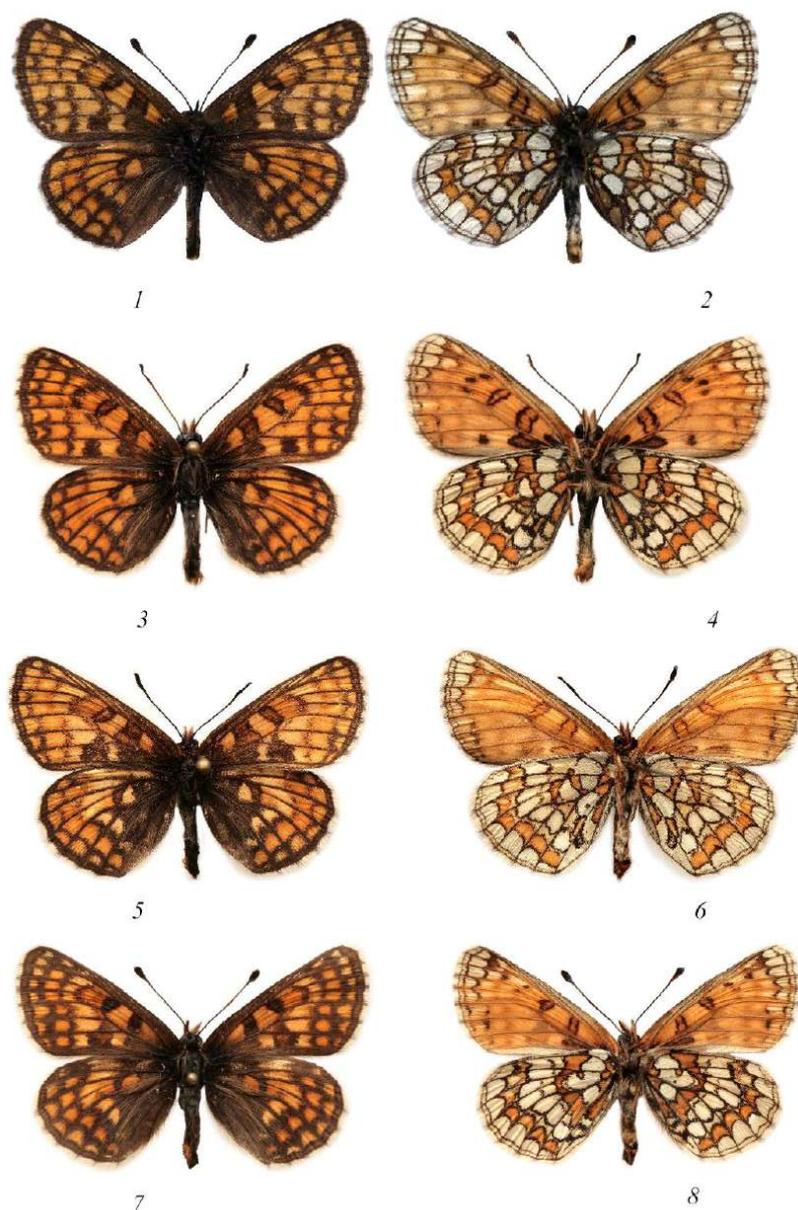


Рисунок 5.83. Внешний вид *M. rebeli rhea* (Монголия, хребет Алагхайрхан); 1, 2 – самец (голотип), 3, 4 – самец (паратип), 5–8 – самки (паратипы).

На рисунке 5.84. показано строение каудального отростка вальвы *M. rebeli rhea* в сравнении с другими популяциями *M. rebeli*. У *M. rebeli rhea* имеется

тенденция к редукции вентрального зубца каудального отростка, однако встречаются и пересечения по данному признаку с номинативными *M. rebeli*.

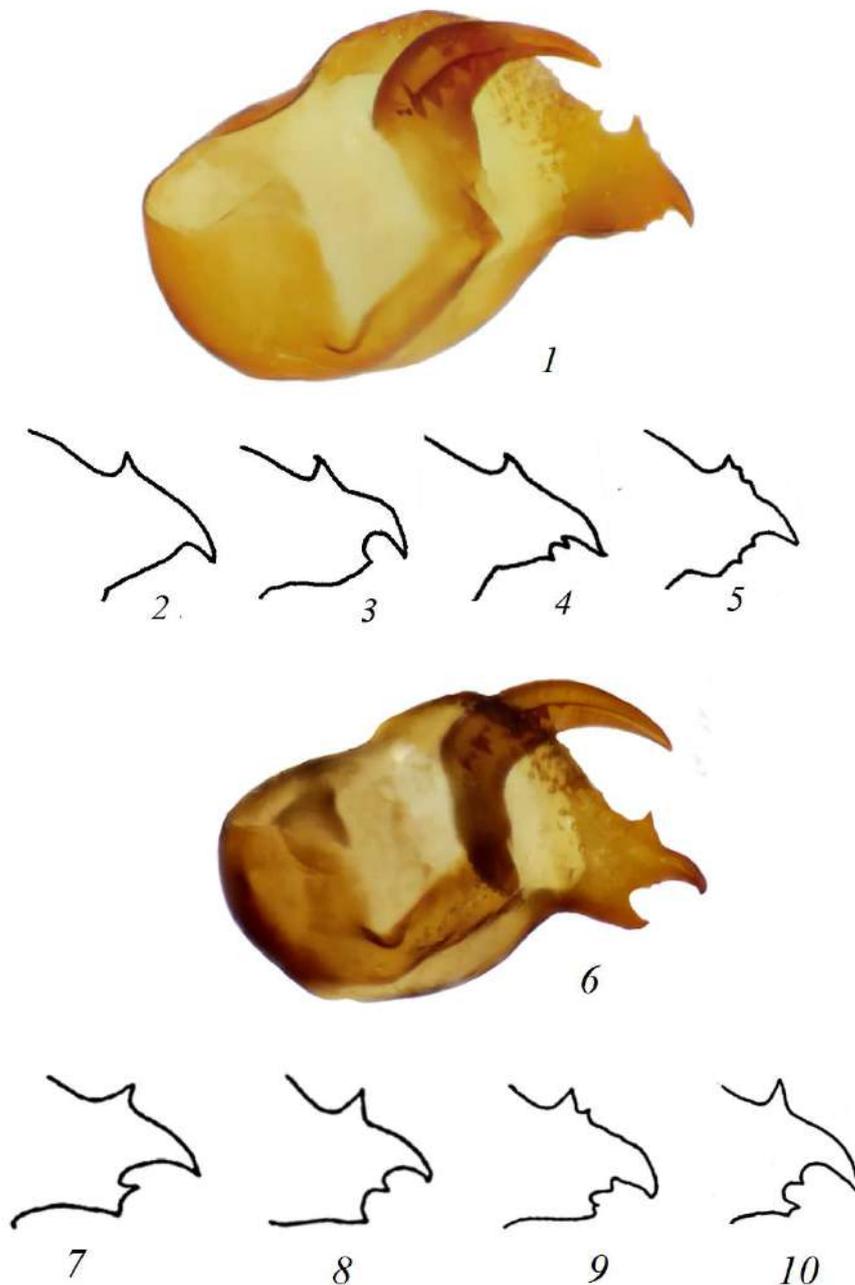


Рисунок 5.84. Сравнение каудального отростка вальвы *M. rebeli rhea* (1–5) и других популяций *M. rebeli* (6–10). 1–5 – Монголия, хребет Алагхайрхан; 6 – Северный Чуйский хребет; 7 – Южный Чуйский хребет; 8 – плато Укок; 9 – В. Казахстан, оз. Маркаколь; 10 – Монголия, Булган сомон.

M. rebeli rhea имеет узкий тегумен с редуцированным суббунксом в виде маленьких треугольничков (рисунок 5.85, приложение Б, рисунок Б.62). Данная особенность приводилась в первоописании (Churkin, Devyatkin, 2005) как основной отличительный признак этого таксона, однако тегумены с подобным строением были обнаружены также у некоторых экземпляров *M. rebeli* с плато Укок и из других регионов Российского и Монгольского Алтая (рисунок 5.80, 4, 7).



Рисунок 5.85. Строение тегумена *M. rebeli rhea* с хребта Алагхайрхан.

Строение эдеагуса сходно с таковым у остальных популяций *M. rebeli*. Остиум-киль эдеагуса редуцирован (рисунок 5.86; приложение Б, рисунок Б.62).



Рисунок 5.86. Строение эдеагуса *M. rebeli rhea* с хребта Алагхайрхан.

В гениталиях самок антевагинальная пластинка овальная, более вытянута в ширину, чем у прочих *M. rebeli*. Поствагинальная пластинка короткая, трапецевидной формы с округленными сторонами (рисунок 5.87). Антрум сильно склеротизован по бокам, между антевагинальной пластинкой и областью склеротизации антрума имеется прозрачная область.



Рисунок 5.87. Гениталии самок *M. rebeli rhea*. Хребет Алагкхайрхан.

Таким образом в результате проведенных исследований мы установили, что половой аппарат шашечниц подрода *Mellicta* обладает высокой степенью изменчивости, при этом нами были найдены надежные диагностические признаки, в том числе у самок, идентификация по которым до этого разработана не была. На основании проведенных исследований были созданы первые обобщающие диагностические ключи по видам данного подрода с учетом внутривидовой изменчивости.

По степени изменчивости каудального отростка вальвы можно выделить несколько видов, у которых имеется преобладающий вариант его строения с постоянным числом и расположением вторичных зубцов – *M. athalia*, *M. caucasogenita*, *M. celadussa* и *M. varia*. У большинства видов подрода изменчивость выражается в количестве и расположении вторичных зубчиков, но при этом общий габитус отростка постоянен, однако встречается изменчивость и в общей архитектуре. Наибольшей изменчивостью по числу и расположению зубцов является *M. britomartis*, по типу общей архитектуры – *M. plotina*, у которого часто отсутствует вентральный зубец каудального отростка, а также *M. caucasogenita*, у которого имеется явная тенденция к редукции дорсального зубца.

Глава 6. Филогения подрода *Mellicta*

6.1. Выделение видовых групп внутри подрода на основе морфологии и молекулярно-генетических данных

Согласно морфологическим и молекулярным данным (Higgins, 1955; Колесниченко, 2006; Long et al., 2014) подрод *Mellicta* наиболее тесно связан с представителями видовой группы *cinxia* подрода *Melitaea*. Вопросу выделения групп внутри *Mellicta* в научной литературе уделяется немного внимания. В монографиях, посвященных *Mellicta* (Higgins, 1955; Oorschot, Coutsis, 2014) виды рассматриваются в порядке морфологической близости друг к другу по мнению авторов, без обсуждения деления на группы. В молекулярно-генетических работах разделение *Mellicta* на группы можно проследить по кластеризации на дендрограмме включенных в анализ видов (набор которых не являлся полным) (Leneveu et al., 2009; Long et al., 2014), однако эти результаты фактически не обсуждались, а сравнение с морфологическими данными не проводилось.

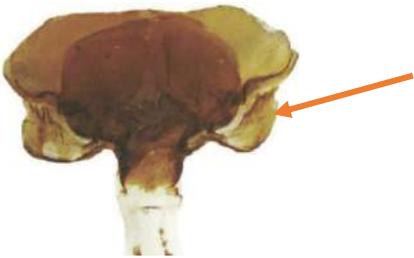
Нами впервые проведен филогенетический анализ на основе молекулярно-генетических данных (COI) всех известных видов подрода *Mellicta*, а также впервые построена дендрограмма на основе морфологии. Трудности построений морфологических дендрограмм в узких таксономических группах вызваны в первую очередь весьма ограниченным набором пригодных для анализа признаков. Нами было найдено десять признаков гениталий, имеющих смысл для филогении (то есть несущих минимум два состояния, каждое из которых встречается у двух таксонов и более). Отобранные признаки с иллюстративными примерами и их кодировка представлены в таблице 6.1. Распределение состояний признаков по таксонам представлено в матрице (таблица 6.2). При составлении матрицы признаков в качестве внешних групп были выбраны *Melitaea arcesia* и *M. cinxia* –

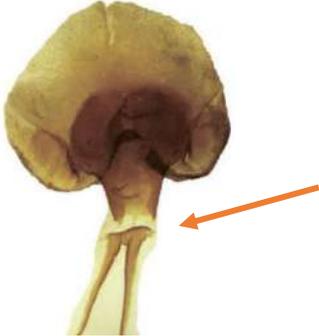
близкие виды к представителям подрода *Mellicta*, при этом не являющиеся их сестринскими группами (Long et al., 2014).

Таблица 6.1. Признаки и их состояния, используемые в филогенетическом анализе

Номер признака	Признаки и их состояния с иллюстративными примерами
0	<p>Каудальный отросток вальвы резко изогнут (0);</p>  <p>каудальный отросток прямой (1)</p> 
1	<p>Каудальный отросток узкий, его длина значительно превышает ширину (0);</p>  <p>каудальный отросток вальвы широкий, его длина не превышает или едва превышает ширину (1)</p> 

2	<p>Каудальный отросток вальвы без дорсального зубца (могут присутствовать мелкие вторичные) (0);</p>  <p>Каудальный отросток вальвы несет выраженный дорсальный зубец (2)</p> 
3	<p>Зубцы субункуса не развиты (0);</p>  <p>Зубцы субункуса длинные, их длина не меньше расстояния между ними (1);</p>  <p>Зубцы субункуса короткие, их длина заметно меньше расстояния между ними (3)</p> 

4	<p>Остиум киль эдеагуса отсутствует (0);</p>  <p>остиум-киль эдеагуса широкий, хорошо склеротизованный (1);</p>  <p>остиум-киль эдеагуса склеротизованный, на конце имеет узкий крючок (2);</p>  <p>остиум-киль эдеагуса слабо развитый, мембранозный (3)</p> 
5	<p>Аурикулы срастаются с вентральной стороной антевагинальной пластинки (0);</p>  <p>Аурикулы не срастаются с вентральной стороной антевагинальной пластинки, расположены латерально от нее (1)</p> 

6	<p>Морула несет мелкие, едва различимые шипики (0);</p>  <p>Морула несет ярко выраженные шипы (1)</p> 
7	<p>Бациллус мощный, охватывает дуктус по всей длине и хорошо развит в вершинной его части (0);</p>  <p>бациллус тонкий, имеет тенденцию к частичной редукции (1);</p>  <p>бациллус отсутствует (2);</p> 

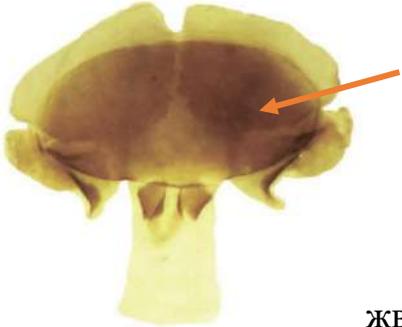
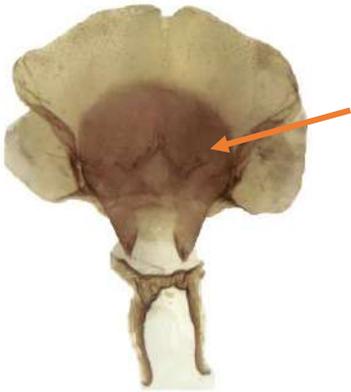
8	<p>Каудальный отросток без вентрального зубца (0);</p>  <p>каудальный отросток имеет вентральный зубец (1)</p> 
9	<p>Антевагинальная пластинка широкая, образует с антрумом структуру, ширина которой превосходит длину (0),</p>  <p>ЖВ</p> <p>антавагинальная пластинка узкая, образует с антрумом структуру, ширина которой не превосходит длину (1)</p> 

Таблица 6.2. Матрица состояний признаков, использованных для
филогенетического анализа

Вид	Признаки и их состояния									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>M. cinxia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. arcesia</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>M. parthenoides</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>M. deione</i>	1	0	1	0	2	1	0	0	0	1
<i>M. celadussa</i>	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>M. athalia</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1
<i>M. caucasogenita</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1
<i>M. britomartis</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1
<i>M. ambigua</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1
<i>M. plotina</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1
<i>M. alatauica</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>M. varia</i>	0	1	1	0	2	1	1	1	0	0
<i>M. aurelia</i>	0	1	1	0	2	1	1	1	1	1
<i>M. distans</i>	0	1	1	0	2	1	1	1	1	0
<i>M. asteria</i>	0	1	1	0	2	1	1	1	1	0
<i>M. rebeli</i>	0	1	1	2	0	1	1	2	1	0
<i>M. menetriesi</i>	0	1	1	1	3	1	1	2	1	0

На рисунке 6.1 представлена филогенетическая дендрограмма на основе морфологии. В подроде *Mellicta* дифференцируются три видовые группы: *parthenoides*, *athalia* и *aurelia*. Группа *parthenoides* представлена одним видом *M. parthenoides*; группа *athalia* включает семь видов: *M. athalia*, *M. caucasogenita*, *M. ambigua*, *M. celadussa*, *M. deione*, *M. britomartis* и *M. plotina*; группа *aurelia* включает также семь видов: *M. varia*, *M. alatauica*, *M. asteria*, *M. aurelia*, *M. distans*, *M. menetriesi* и *M. rebeli*. Три видовые группы, выделенные на основе морфологии, поддержаны данными анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI. Методы BA, ML и MP дали дендрограммы с идентичной топологией (рисунок 6.2). Детализация молекулярно-генетической дендрограммы будет рассмотрена при обзоре видовых групп.

Для группы *athalia* характерен длинный каудальный отросток прямой формы, слабое развитие зубцов морулы и узкая антевагинальная пластинка. Также для всех видов группы *athalia* характерен развитый остиум-киль эдеагуса и для большинства видов – длинный субункус и развитый вентральный зубец каудального отростка вальвы. Эти три признака являются апоморфиями *Mellicta*. Исключениями в группе *athalia* являются *M. celadussa* и *M. deione*, тегумен которых не несет зубцов субункуса, а каудальный отросток вальвы не имеет вентрального зубца. Клада, объединяющая виды *M. athalia*, *M. caucasogenita*, *M. britomartis*, *M. ambigua* и *M. plotina* имеет на морфологической дендрограмме поддержку 71%. Все они обладают полным набором апоморфий *Mellicta* и отличаются друг от друга уникальными признаками, не несущими смысла для филогении и не включенными в анализ.

В группе *aurelia* у большинства видов происходит обеднение набора сцепляющих структур, что мы связываем с такой морфологической особенностью, как резкая изогнутость каудального отростка вальвы. Благодаря этой черте происходит более крепкое сцепление с самкой и надобность в других сцепляющих структурах, очевидно, не так выражена, как в группе *athalia*, у представителей которой каудальный отросток загнут слабо.

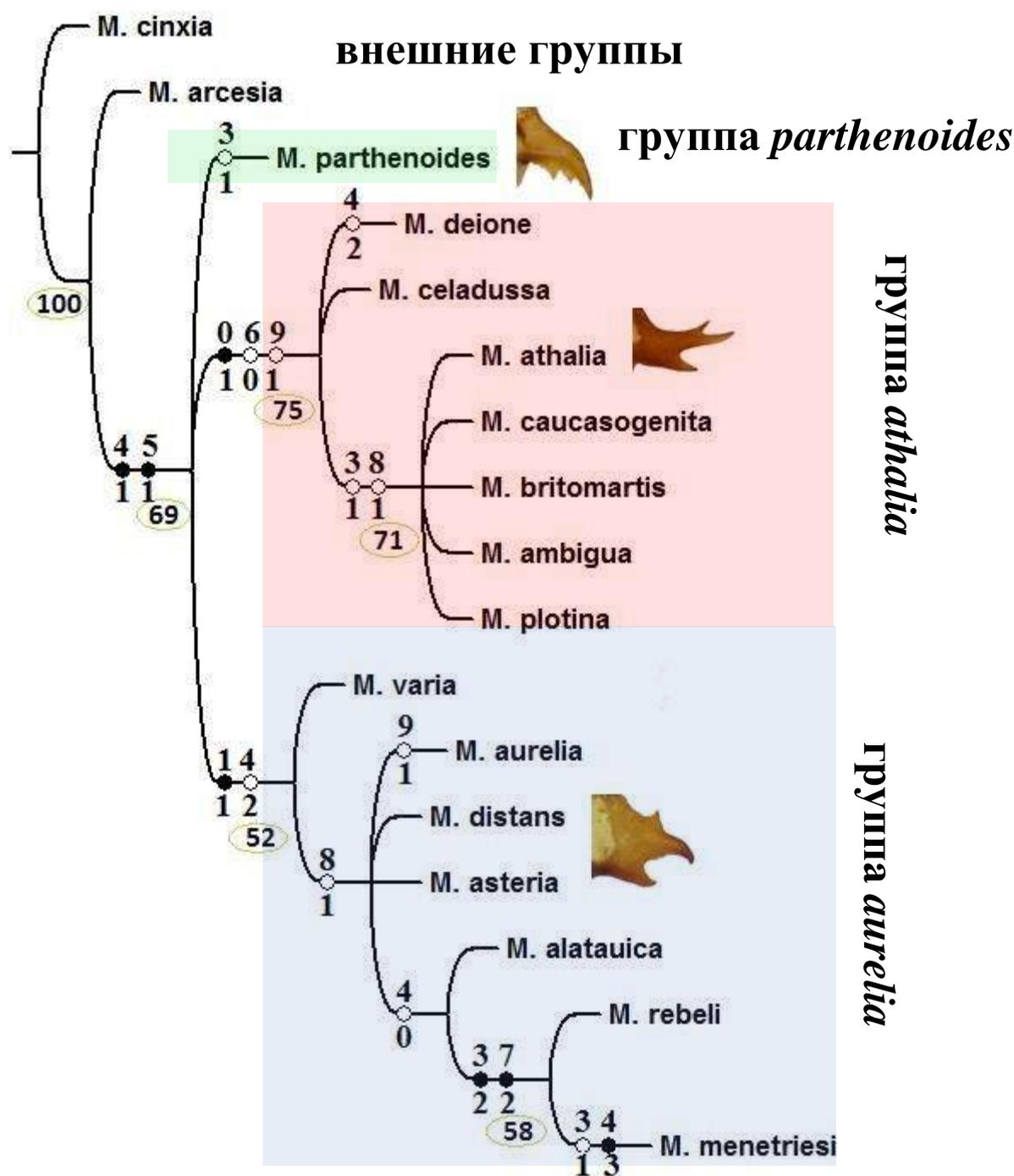


Рисунок 6.1. Дендрограмма филогенетических взаимоотношений между представителями подрода *Mellicta* по морфологическим данным, построенная методом максимальной экономии. Черными кружками обозначены строгие апоморфии, белыми – не строгие и плезиоморфии. Над кружками указаны номера признаков, под кружками – состояния. Напротив видовых групп представлено соответствующее строение каудального отростка вальвы как их основного отличительного признака. В узлах показаны бутстреп-поддержки выше 50%. L=23, Ci=60, Ri=84.

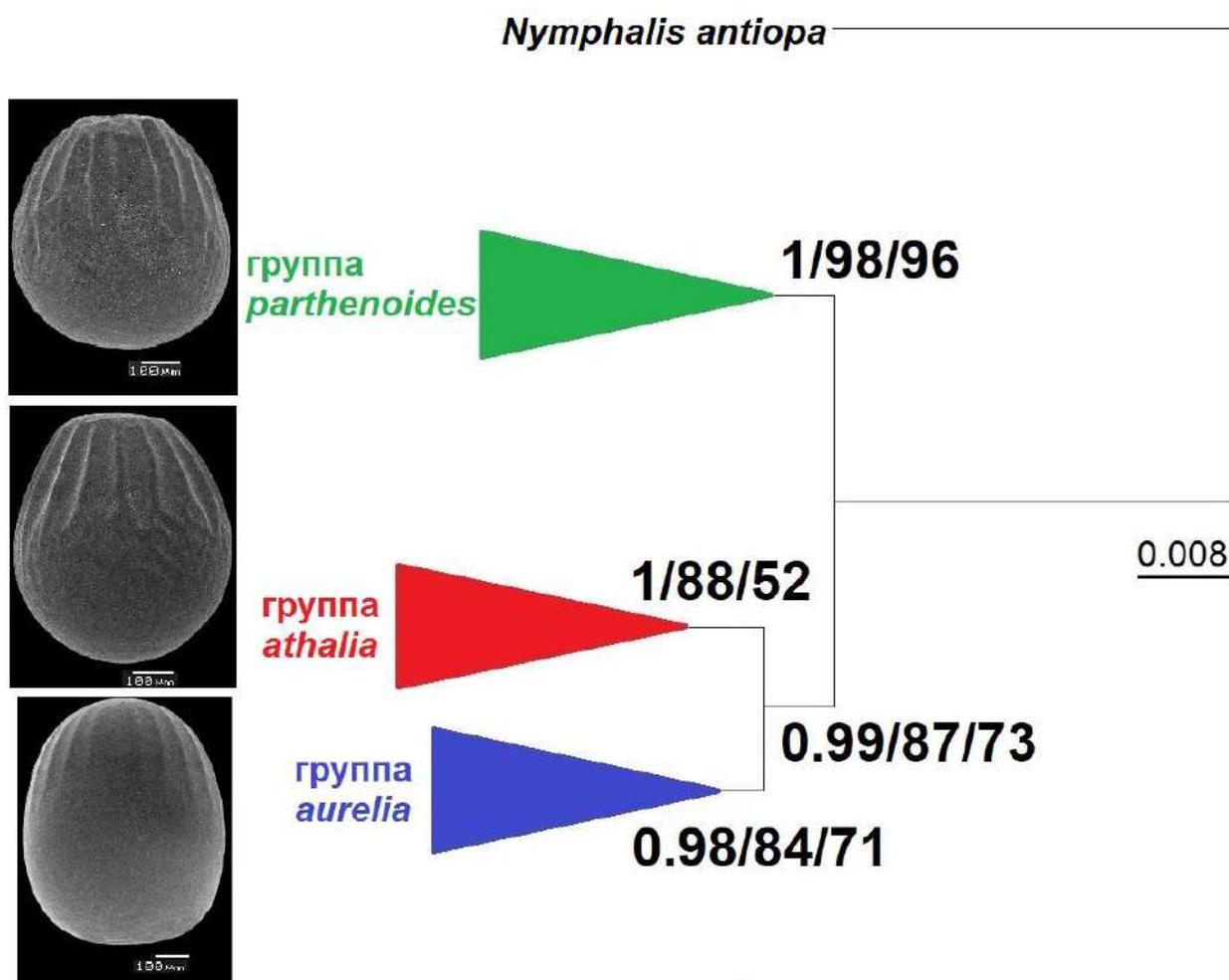


Рисунок 6.2. Деление подрода *Mellicta* на видовые группы на основе данных нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI. Дендрограмма построена байесовским методом, в узлах показаны апостериорные вероятности, а также через косую черту бутстреп-поддержки для методов ML и MP. Напротив видовых групп представлена характерная форма яиц.

Для группы *aurelia* характерен широкий резко загнутый вниз каудальный отросток вальвы, эдеагус с вытянутым остиум-килем, ярко выраженные зубцы морулы, широкая антевагинальная пластинка и тонкий бацилус, имеющий тенденцию к редукции. У большинства видов отсутствует такая апоморфия *Mellicta* как зубцы субункуса. Единственным представителем с данной структурой, имеющей мощное развитие, является *M. menetriesi*; у *M. rebeli* субункус укорочен, у остальных он отсутствует. У *M. alatauica* и *M. rebeli* отсутствует остиум-киль

эдеагуса, а у *M. varia* – вентральный зубец каудального отростка вальвы. *M. menetriesi* и *M. rebeli* объединены на морфологической дендрограмме в общую кладу. Эти виды имеют такую общую особенность как полностью редуцированный бациллус.

Выделение *M. parthenoides* в самостоятельную видовую группу поддержано молекулярно-генетическими данными, но не имеет статистической поддержки на морфологической дендрограмме, что по-видимому обусловлено ограниченным набором пригодных для филогенетического анализа признаков. К своеобразным чертам данного вида относится каудальный отросток вальвы без дорсального зубца с рядом мелких зубчиков на вентральной поверхности основного зубца. Мы рассматриваем данный таксон как базальную группу подрода, обладающую как признаками группы *athalia*, так и признаками группы *aurelia*. Из признаков группы *athalia* *M. parthenoides* обладает сочетанием склеротизованного остиум-киля эдеагуса с развитыми зубцами суббункуса. Такое сочетание не встречается в группе *aurelia* (исключением являются популяции с промежуточным строением гениталий на стыке ареалов парапатрических видов *M. aurelia* и *M. menetriesi*). Также *M. parthenoides* имеет узкую форму каудального отростка вальвы, что является признаком группы *athalia* и не встречается в группе *aurelia*. С группой *aurelia* *M. parthenoides* сближает резкая изогнутость каудального отростка, расширенная антевагинальная пластинка, высокая степень развития зубцов морулы и утонченность бациллуса. В молекулярно-генетических исследованиях с неполным набором видов *Mellicta* (Leneveu et al., 2009; Long et al., 2014) *M. parthenoides* кластеризуется с видами группы *aurelia*. Тем не менее, вышеуказанные морфологические особенности *M. parthenoides*, а также его базальное положение на дендрограмме на основе молекулярно-генетических данных с полным набором видов дают основания трактовать этот таксон как отдельную видовую группу. Мнение о строении каудального отростка вальвы *M. parthenoides* как наиболее примитивном в подрode *Mellicta* высказывалось и другими авторами (Oorschot, Coutsis, 2014). Очень вероятно, что общий предок групп *athalia* и *aurelia* был сходен с современным *M. parthenoides* и дал начало двум линиям: с обогащенным

набором сцепляющих структур, за счет чего каудальный отросток вальвы имеет прямую форму, и с обедненным набором сцепляющих структур, за счет чего каудальный отросток сильно изогнут для улучшения сцепления с самкой. Первая линия соответствует группе *athalia*, вторая – группе *aurelia*.

С учетом изучения внутривидовой изменчивости полового аппарата, описанного в предыдущей главе, можно выделить некоторые тенденции применительно к видовым группам. Для видов группы *athalia* характерна тенденция к увеличению количества дорсальных зубцов на каудальном отростке вальвы, для видов группы *aurelia* – к увеличению числа вентральных, часто сливающихся в один сплошной ряд. В группе *athalia* строение каудального отростка вальвы в целом играет большее значение для диагностики видов, чем в группе *aurelia*. У европейских видов группы *aurelia* каудальный отросток имеет ярко выраженное, специфическое строение, у азиатских видов группы *aurelia* строение отростка имеет более общий габитус и для диагностики видов особенно важно прибегать к изучению эдеагуса и тегумена с суббункусом. У *M. parthenoides*, образующего свою собственную группу, главным отличительным признаком является строение каудального отростка вальвы.

В группе *athalia* эдеагус имеет небольшое диагностическое значение, за исключением двух западноевропейских *M. deione* и *M. celadussa*, в группе *aurelia* – напротив, только изучив строение эдеагуса можно различить некоторые близкие виды. В группе *athalia* почти у всех видов выражен суббункус, который зачастую несет видоые признаки, например, раздваивается у *M. ambigua* и имеет зубцы у *M. plotina*. У *M. britomartis* из восточной части ареала наблюдается развитие зубцов на внутренней стороне суббункуса. В группе *aurelia* суббункус часто редуцирован. Для надежной видовой диагностики большинства видов шашечниц подрода *Mellicta* необходимо изучение всех трех структур – каудального отростка вальвы, эдеагуса и суббункуса. Основными признаками гениталий самок, позволяющими различать близкие виды *Mellicta*, являются соотношение длины антевагинальной и поствагинальной пластинок, строение бациллуса, а также строение антрума.

Бациллус наиболее развит в группах *parthenoides* и *athalia*, в группе *aurelia* он развит у европейских видов, у азиатских же представителей он редуцирован. С развитием бациллуса согласуется развитие остиум-киля эдеагуса самцов, что мы связываем с взаимодействием данных структур при спаривании. По этой же причине очевидно имеется корреляция между длиной поствагинальной пластинки у самок и степенью развития зубцов суббункуса у самцов: у видов, самцы которых имеют длинный суббункус, поствагинальная пластинка самок сильно выступает за пределы антевагинальной пластинки, а у видов, самцы которых имеют короткий или редуцированный суббункус, напротив, поствагинальная пластинка не выступает или едва выступает за пределы антевагинальной пластинки. Подобная корреляция характерна для всех видовых групп.

В результате исследования яиц при помощи электронно-сканирующей микроскопии нами были выявлены отличительные признаки всех трех видовых групп. Яйца группы *athalia* представлены в нашей работе четырьмя видами: *M. athalia*, *M. celadussa*, *M. ambigua* и *M. britomartis* (рисунок 6.3). Для всех изученных видов была отмечена бочонковидная форма с уплощенной вершиной. Длина продольных ребер в исследованном материале составила 0.4–0.5 от высоты яйца, диаметр яйца – 500–600 мкм. Яйца группы *aurelia* представлены в наших исследованиях тремя видами: *M. aurelia*, *M. menetriesi*, *M. rebeli* (включая подвид *rhea*) (рисунок 6.4). Для всех изученных видов в отличие от видов группы *athalia* была отмечена овальная форма яиц. Длина продольных ребер в исследованном материале составила 0.3–0.4 от высоты яйца. В целом для группы *aurelia* отмечен более крупный размер яиц: их диаметр в изученном материале составил 600–690 мкм. Основным отличительным признаком группы *parthenoides* от остальных групп является бочонко-грушевидная форма яиц с узкой уплощенной вершиной (рисунок 6.5). Диаметр яйца и характер продольных ребер в изученном материале *M. parthenoides* оказались ближе к группе *athalia*: диаметр составил 550 мкм, длина ребер – около половины от высоты яйца. Таким образом каждая видовая группа подрода *Mellicta* характеризуется своей формой яиц: *M. athalia* – бочонковидной, *M. aurelia* – овальной, *M. parthenoides* – бочонко-грушевидной (рисунок 6.2). Более

подробное описание признаков яиц видовых групп представлено в таблице 6.3. Морфологическое описание яиц каждого вида с этикеточными данными изученных самок дано в Приложении Г.

Таким образом полученные результаты свидетельствуют о диагностическом и систематическом значении яиц шашечниц подрода *Mellicta* на уровне видовых групп. Изучение данных вопросов на уровне видов требует большего количества материала и является задачей дальнейших исследований.

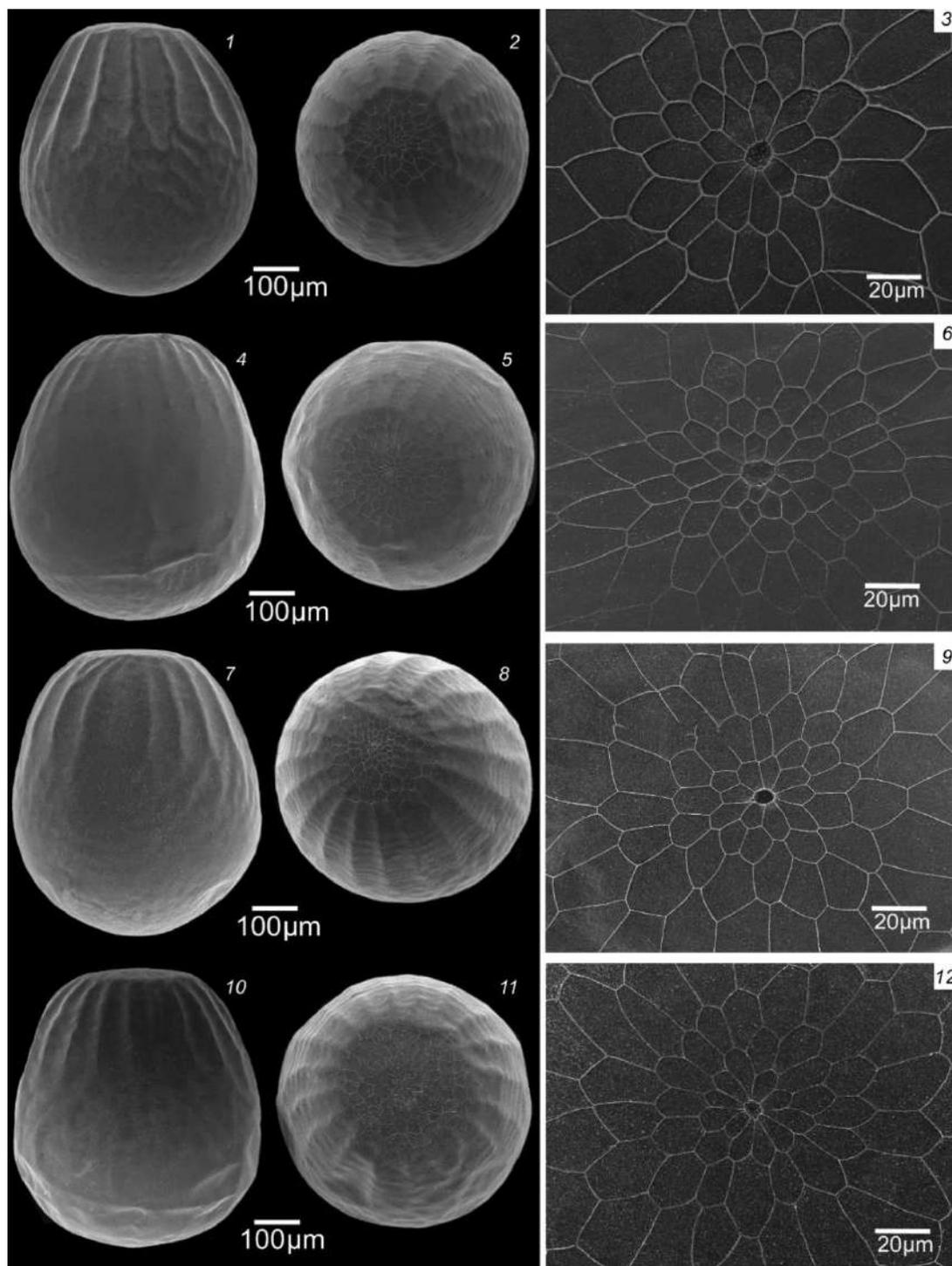


Рисунок 6.3. Яйца представителей группы *athalia*. *1–3* – *M. athalia*, Оренбургская обл, Кувандык; *4–6* – *M. celadussa*, Испания, Кадис; *7–9* – *M. ambigua*, Иркутская обл., Култук; *10–12* – *M. britomartis*, Иркутская область, Качуг; *1, 4, 7, 10* – вид сбоку; *2, 5, 8, 11* – вид сверху; *3, 6, 9, 12* – область микропиле.

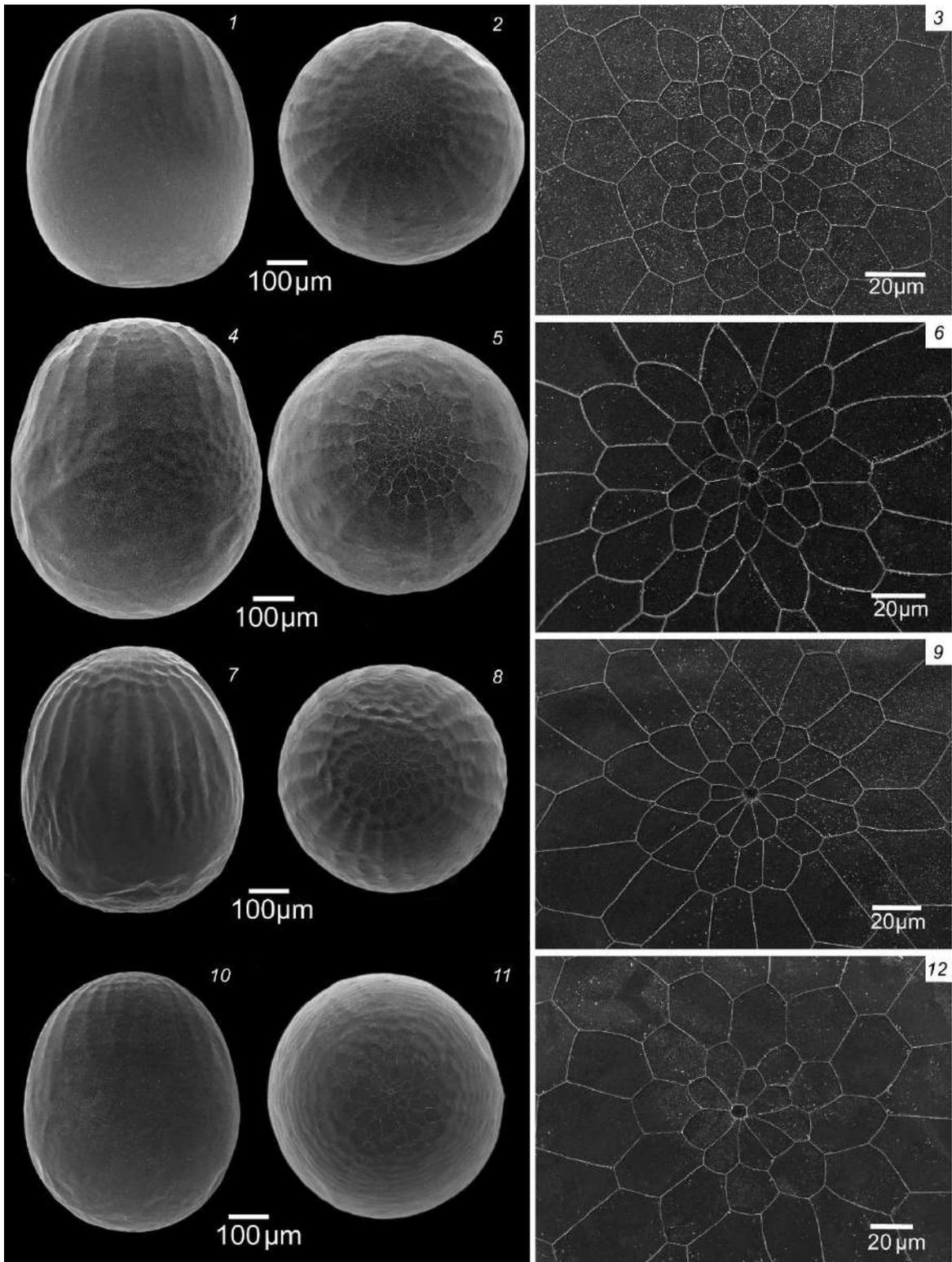


Рисунок 6.4. Яйца представителей группы *aurelia*. *1–3* – *M. menetriesi*, Иркутская область, Качуг; *4–6* – *M. aurelia*, Новосибирская область, Карасукский р-н; *7–9* – *M. rebeli*, Алтай, Сайлюгем; *10–12* – *M. rebeli rhea*, Монголия, Алагхайрхан; *1, 4, 7, 10* – вид сбоку; *2, 5, 8, 11* – вид сверху; *3, 6, 9, 12* – область микропиле.

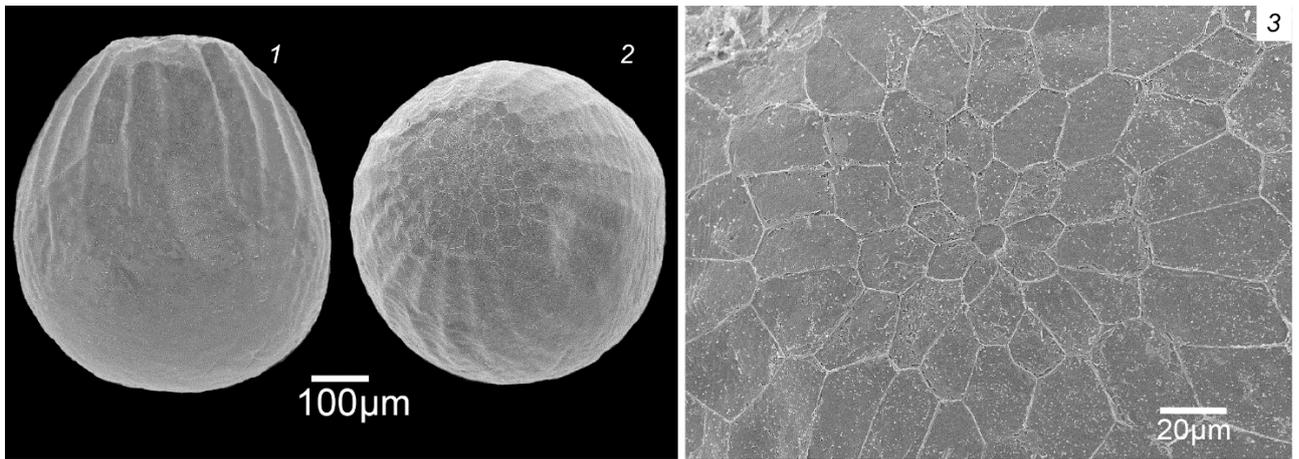


Рисунок 6.5. Яйца видовой группы *parthenoides*. *M. parthenoides*, Франция, Лангедок-Руссильон **1** – вид сбоку; **2** – вид сверху; **3** – область микропиле.

Таблица 6.3. Морфологические признаки яиц трех видовых групп шашечниц подрода *Mellicta* рода *Melitaea*.

Видовая группа	Форма яйца	Диаметр яйца	Количество рядов скульптуры микроплярной области	Количество первичных ячеек	Макс. длина первичной ячейки	Диаметр микропиле	Количество продольных ребер	Длина продольных ребер относительно высоты яйца	Расстояние между продольным и ребрами
<i>athalia</i>	Бочонковидная	500–600 мкм	5	7–10	21–34 мкм	6.5–12 мкм	18–24	0.4–0.5 высоты яйца	55–80 мкм
<i>aurelia</i>	Овальная	600–690 мкм	4–6	7–12	26–47 мкм	8–11 мкм	19–23	0.3–0.4 высоты яйца	60–88 мкм
<i>parthenoides</i>	Бочонко-грушевидная	550 мкм	5	8	27 мкм	9 мкм	24	0.5 высоты яйца	74 мкм

6.2. Использование молекулярно-генетических методов для видовой диагностики в подроде *Mellicta*

В предыдущем подразделе мы обсудили согласованность морфологических и молекулярно-генетических данных в дифференциации подрода на три видовые группы. Здесь мы рассмотрим применение баркодинга для видовой идентификации в каждой группе подрода *Mellicta* и его значение в решении сложных таксономических вопросов. В данном разделе представлена детализация дендрограммы, построенной Байесовским методом; детализации дендрограмм, построенных методами ML и MP представлены в Приложении Ж. Все три метода дали дендрограммы с практически одинаковой топологией. Средние значения K2P-дистанций между представителями подрода *Mellicta* представлены в таблице 6.4.

На рисунке 6.6 представлен фрагмент дендрограммы 6.2, включающий кладу группы *parthenoides*. Ввиду отсутствия собственных сборов этого западноевропейского вида для анализа использовались доступные в Генбанке последовательности из различных локалитетов Испании (см. Приложение А, табл. А1). Внутривидовые K2P-дистанции в изученных последовательностях *M. parthenoides* колеблются от 0.45 до 1.07%. Дистанции *M. parthenoides* с другими видами подрода составили от 3.3% до 5.7%.

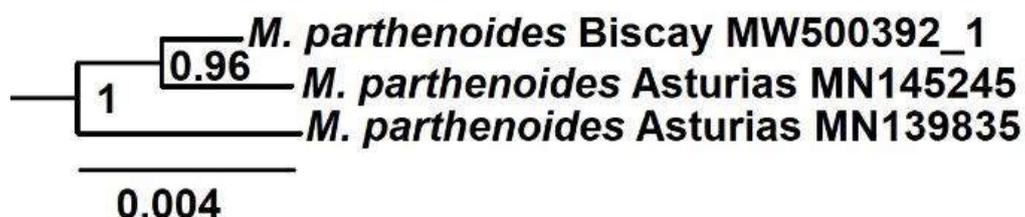


Рисунок 6.6. Фрагмент ВА-дендрограммы, представленной на рисунке 6.2. Клада, включающая группу *parthenoides*.

На рисунке 6.7 представлен фрагмент дендрограммы 6.2, включающий кладу группы *athalia*. Все виды группируются в обособленные поддержанные клады, что говорит об эффективности метода сравнения баркодов гена COI для идентификации видов данной группы. *M. athalia* образует общую поддержанную кладу с *M. caucasogenita*, что согласуется с их морфологической близостью: эти виды являются наиболее сходными по строению гениталий среди представителей группы *athalia*. К2Р-дистанции между этими видами составили от 1.38% до 1.85%. Внутривидовые дистанции у *M. athalia* в изученном материале составили от 0 до 0.76%, у *M. caucasogenita* – от 0 до 0.50%.

Анализ популяций *M. britomartis* от Европы до Приморья, включая популяции из Монгольского Алтая (Аршантын-Нуруу), описанные в качестве отдельного вида *Melitaea elenae* Yakovlev, 2007, не выявил существенных различий между ними по данному маркеру. В таблице 6.5. представлены внутривидовые К2Р-дистанции между *M. britomartis* из всех проанализированных локалитетов. При варьировании дистанций показаны их минимальные и максимальные значения. Дистанции между таксоном *elenae* и остальными популяциями *M. britomartis* составили от 0 до 0.77%. Некоторые экземпляры таксона *elenae* по фрагменту гена COI оказались идентичны экземпляру из Джунгарского Алатау. Дистанции между различными популяциями *M. britomartis* лежат в пределах одного процента. В целом можно отметить, что по фрагменту гена COI *M. britomartis* не имеет четкой структурированности на внутривидовом уровне: особи из одной и той же популяции (например, из алтайской или белгородской) могут распределяться по разным кладам, перемешиваясь с особями из других локалитетов. Тем не менее все изученные популяции от Европы до Приморья образуют единую поддержанную кладу и можно заключить что, несмотря на определенную изменчивость гениталий (тенденция к образованию маленьких зубчиков на субунксе в популяциях восточнее Алтая), все они принадлежат к одному виду – *M. britomartis*.

Морфологически своеобразный *M. plotina* оказался сильно дифференцированным также и по данному генетическому маркеру, показав высокие значения как внутривидовых, так и межвидовых K2P-дистанций. Межвидовые дистанции у *M. plotina* с другими представителями *Mellicta* составили от 4.39 до 6.93%. Внутривидовые дистанции составили 1.96%. Возможно, столь высокие внутривидовые дистанции у *M. plotina* вызваны изолированным обитанием популяций: эта бабочка встречается локально по сырым долинным луговинам, в связи с чем, по-видимому, поток генов между популяциями сильно ограничен.

Восточнопалеарктический вид *M. ambigua* обладает ярко выраженной внутривидовой изменчивостью крылового рисунка, и его популяции внешне могут отличаться друг от друга сильнее, чем представители разных видов (Приложение В, рисунки В.18, В.19). В качестве примера можно привести мелких темных особей из Байкальского региона или Северной Якутии и крупных светлых особей из Приморского края. В таблице 6.6. представлены внутривидовые K2P-дистанции между *M. ambigua* из всех проанализированных локалитетов. При варьировании дистанций через дефис представлены их минимальные и максимальные значения. Внутривидовые K2P-дистанции *M. ambigua* от Иркутской области до Приморья не превышают 0.61%. Изолированный, описанный нами подвид *M. ambigua kurmaevi* из Северной Якутии имеет дистанции с Приморскими популяциями в 0.61%, с Иркутскими – 0.15%. Наиболее сильные отличия по фрагменту гена COI характерны для популяции из Японии, известной как подвид *niphona* Butler 1878, ее K2P-дистанции с *M. ambigua* с основной части континента составляют 1.58–1.74%. Тем не менее данный подвид надежно кластеризуется вместе с остальными популяциями *M. ambigua*, явные отличия в генитальных структурах между ними также отсутствуют. Дистанции между *M. ambigua* и другими видами составляют 2.47–4.92%. Как и в случае с *M. britomartis*, по фрагменту гена COI *M. ambigua* не имеет четкой внутривидовой структуры, однако данный маркер позволяет хорошо ее дифференцировать на видовом уровне. Сходные по строению гениталий самцов (тегумена и каудального отростка вальвы) *M. deione* и *M. celadussa* показали

значительные отличия по фрагменту гена COI, K2P-дистанции между ними составили 6.64%. Морфологически *M. celadussa* и *M. deione* хорошо отличаются по строению эдеагуса, по гениталиям самок, а также по окраске крыла.

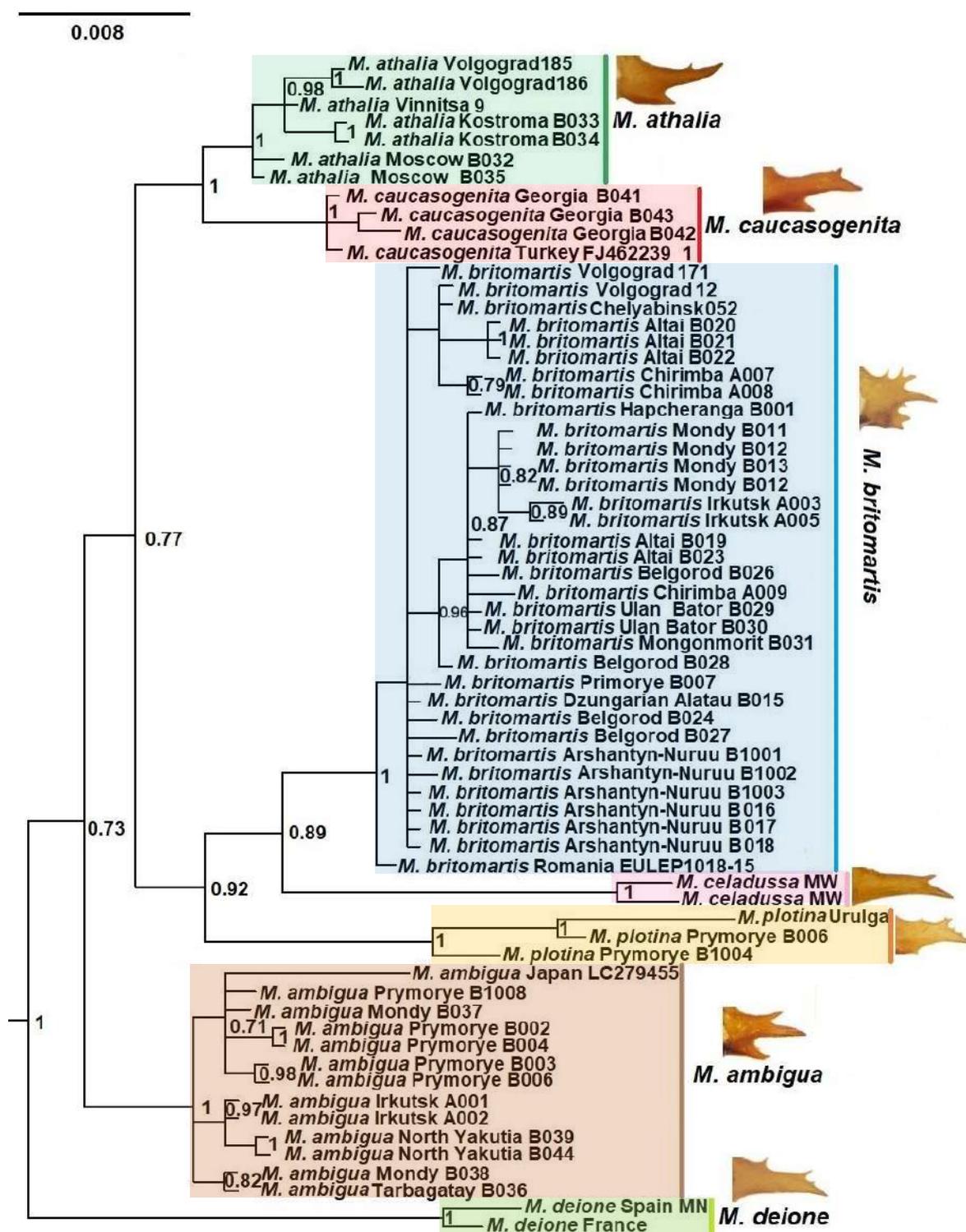


Рисунок 6.7. Фрагмент VA-дендрограммы, представленной на рисунке 6.2. Клада, включающая группу *athalia*. В узлах показаны апостериорные вероятности >0.6.

Таблица 6.4. Средние значения K2P-расстояний между видами подрода *Mellicta* (%) по фрагменту гена COI.

п/п	Название таксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1.	<i>M. parthenoides</i>	0.77																
2.	<i>M. athalia</i>	4.47	0.45															
3.	<i>M. caucasogenita</i>	5.01	1.59	0.26														
4.	<i>M. britomartis</i>	5.20	2.81	3.35	0.47													
5.	<i>M. ambigua</i>	4.37	2.47	2.89	3.23	0.63												
6.	<i>M. plotina</i>	5.16	4.39	4.87	4.20	4.44	1.96											
7.	<i>M. celadussa</i>	6.44	4.81	5.22	3.80	4.54	5.33	0.77										
8.	<i>M. deione</i>	6.34	4.68	5.51	5.08	4.92	6.62	6.64	0.77									
9.	<i>M. alatauca</i>	3.78	3.97	4.39	4.74	4.13	6.07	5.91	5.66	0								
10.	<i>M. varia</i>	4.43	3.77	4.08	4.18	4.22	5.43	5.58	5.88	3.28	0.41							
11.	<i>M. aurelia</i>	4.43	4.51	4.68	5.25	4.44	5.90	6.44	6	3.60	3.45	0						
12.	<i>M. asteria</i>	3.94	4.63	4.85	5.38	4.77	6.07	6.60	6.04	3.12	3.50	0.76	0.20					
13.	<i>M. distans</i>	4.76	4.48	4.69	5.23	4.61	6.02	6.44	4.99	3.93	3.77	1.70	1.44	0				
14.	<i>M. menetriesi</i> <i>westsibirica</i>	4.43	4.51	4.68	5.25	4.44	5.90	6.44	6	3.60	3.45	0	0.76	1.70	0			
15.	<i>M. menetriesi</i> западный	4.35	4.35	4.52	5.03	4.49	5.75	6.67	6.22	3.47	3.29	0.48	0.95	1.55	0.48	0.29		
16.	<i>M. menetriesi</i> восточный	4.56	5.04	5.59	5.32	4.59	6.48	6.53	6.25	3.61	3.57	2.41	2.15	2.84	2.41	2.58	0.62	
17.	<i>M. rebeli</i>	4.55	4.31	4.47	5.05	4.40	5.70	6.57	6.12	3.72	3.56	0.57	1.03	1.65	0.57	0.44	2.52	0.07

Таблица 6.5. Внутривидовые К2Р-дистанции (%) между *M. britomartis* из различных локалитетов.

п/п	Локалитет	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	Румыния	-													
2	Белгородская обл.	0.30-0.61	0.30-0.77												
3	Волгоградская обл.	0.30	0.30-0.61	0.30											
4	Челябинская обл.	0.30	0.30-0.61	0-0.30	-										
5	Алтай	0.46-0.61	0.15-0.92	0.30-0.61	0.30-0.46	0-0.77									
6	Красноярский край, Чиримба	0.46-0.77	0.46-0.92	0.15-0.77	0.15-0.77	0.30-1.08	0-0.61								
7	Джунгарский Алатау	0.15	0.15-0.46	0.15	0.15	0.30-0.46	0.30-0.61	-							
8	Монголия, Аршантын-Нуруу (таксон <i>elenaе</i>)	0.15-0.30	0.15-0.61	0.15-0.30	0.15-0.30	0.30-0.61	0.30-0.61	0-0.15	0-0.15						
9	Монголия, Менгенморьт	0.47	0.47	0.47	0.47	0.16-0.78	0.31-0.47	0.31	0.31-0.47	-					
10	Монголия, Улан-Батор	0.46	0.15-0.61	0.46	0.46	0.-0.77	0.30-0.61	0.30	0.30-0.46	0.16	0				
11	Иркутская обл., Слюдянка	0.61-0.77	0.30-0.92	0.61-0.77	0.61-0.77	0.30-1.08	0.30-0.61	0.46-0.61	0.46-0.77	0.31	0.30-0.46	0.15			
12	Забайкальский край, Хапчеранга	0.46	0.15-0.61	0.46	0.46	0-0.77	0.30-0.61	0.30	0-0.30	0.16	0	0.30-0.46	-		
13	Бурятия, Монды	0.61	0.30-0.77	0.61	0.61	0.15-0.92	0.46-0.77	0.46	0.46-0.61	0.31	0.15	0.15-0.30	0.15	0	
14	Приморский край, Пограничный р-н	0.30	0.30-0.61	0.30	0.30	0.46-0.61	0.46-0.77	0.15	0.15-0.30	0.47	0.46	0.61-0.77	0.46	0.61	-

Таблица 6.6. Внутривидовые K2P-дистанции (%) между *M. ambigua* из различных локалитетов.

п/п	Локалитет	1	2	3	4	5	6	7
1	Иркутская обл., Слюдянка	0						
2	Бурятия, Монды	0.30-0.45	0.15					
3	Бурятия Тарбагатайский р-н	0.30	0-0.15	-				
4	Северо-Восточная Якутия, Джергалах	0.15	0.45-0.61	0.45	0			
5	Приморский край, Шкотовский р-н	0.45	0.30-0.45	0.45	0.61	-		
6	Приморский край, Пограничный р-н	0.45-0.61	0.30-0.61	0.45-0.61	0.61-0.77	0.30-0.46	0-0.46	
7	Япония, Нагано	1.74	1.58-1.74	1.74	1.90	1.58	1.58-1.76	-

Клада *aurelia* (рисунок 6.8) включает следующие таксоны: *M. varia*, *M. alatauica*, *M. asteria*, *M. aurelia*, *M. distans*, комплекс *M. menetriesi* и *M. rebeli*. По данному генетическому маркеру наиболее обособленными являются *M. varia* и *M. alatauica*, что согласуется с их морфологическим своеобразием. *M. varia* – обитатель Альп и Центральных Апеннин, имеет каудальный отросток вальвы уникального строения с отсутствующим вентральным зубцом и при этом сильно увеличенным, приближающимся по размерам к главному дорсальным. *M. alatauica* является эндемиком Джунгарского Алатау, ее характерной чертой является наличие сильно расширенного антрума у самок, что не имеет аналогов среди остальных шашечниц.

Достоверно монофилетическую группу образуют *M. aurelia*, *M. distans*, комплекс *M. menetriesi*, *M. asteria* и *M. rebeli*. К2Р-дистанции между всеми изученными популяциями этой группы представлены в таблице 6.7. Восточный комплекс *M. menetriesi* образует собственную поддержанную кладу, в которую вошли экземпляры из Забайкалья, Монголии, Магаданской области (Сусуман) и с Камчатки. К2Р-дистанции между восточным комплексом *M. menetriesi* и *M. aurelia* составили 2.01–2.75%. К2Р дистанции в пределах восточного комплекса составили от 0 до 0.96%. Западный комплекс *M. menetriesi* кластеризуется вместе с остальными таксонами группа *aurelia*. Среди этой группы наиболее обособленным по фрагменту гена COI является эндемик Северо-Западного Тянь-Шаня *M. distans*, долгое время считавшийся подвидом *M. aurelia* (Higgins, 1955; Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Devyatkin, 2000; Toropov, Zhdanko, 2015; Буш, Колесниченко, 2016b). Нами была доказана его видовая самостоятельность (Kovalenko et al., 2020). Молекулярно-генетические данные подтвердили найденные нами морфологические отличия, которые мы обсуждали в предыдущей главе, что является успешным примером использования данного метода для решения спорных таксономических вопросов. *M. distans* группируется отдельно от *M. aurelia* и отстоит от нее дальше (К2Р составляют 1.70%), чем эндемик европейских Альп *M. asteria*.

M. asteria также группируется в самостоятельную кладу, но при этом имеет низкие межвидовые генетические дистанции с *M. aurelia*, составляющие всего 0.76%. Тем не менее видовой статус *M. asteria* никогда не вызывал сомнений у исследователей: *M. asteria* имеет не только отличительные черты в половом аппарате, но является единственным видом *Mellicta* с одной полосой на маргинальном крае испода заднего крыла (у остальных *Mellicta* таких полосы две). Мы рассматриваем *M. asteria* как близкий к *M. aurelia* молодой локальный высокогорный вид, значительно дивергировавший морфологически. Известно, что в новой небольшой популяции быстрое видообразование вызывается эффектом основателя (Templton, 1980). Таким образом мы полагаем, что тесно связанные с широкоареальным *M. aurelia* локальные виды *M. distans* и *M. asteria* являются примерами перипатрического видообразования.

Западный комплекс *M. menetriesi* кластеризуется вместе с *M. aurelia* и образует K2P-дистанции с этим видом в 0.30–0.61%. Такая картина наблюдается от Алтайского региона до Иркутской области. Два изученных экземпляра из Томской и Новосибирской областей, относящихся к таксону *M. menetriesi westsibirica*, по фрагменту гена COI оказались идентичными *M. aurelia*. K2P-дистанции между западным и восточным комплексами *M. menetriesi* составляют 2.01–3.09%. Как подчеркивалось в предыдущей главе, мы полагаем, что данная картина обусловлена интрогрессией между *M. aurelia* и западным комплексом *M. menetriesi*. С западным комплексом *M. menetriesi* тесно связан алтайский высокогорный эндемик *M. rebeli*, представляющий собой его ветвь – значительно дивергировавшую морфологически и обладающую видовыми признаками. Изученные популяции *M. rebeli* по фрагменту гена COI образуют достоверно монофилетическую группу. Популяции *M. rebeli* с хребта Сайлюгем Российского Алтая, а также с хребта Аршантын-Нуруу, Булган-сомона (аймак Ховд) и хребта Аршантын-Нуруу Монгольского Алтая (таксон *rhea*) оказались идентичными по исследованному фрагменту гена COI. Популяции с плато Укок показали от них слабые отличия – K2P-дистанции составили 0.15%. Морфологически все эти особи являются сходными, и мы относим их к одному виду. K2P-дистанции между *M.*

rebeli и *M. aurelia* составляют 0.46–0.61%, между *M. rebeli* и западным комплексом *M. menetriesi* – 0.3–0.61%.

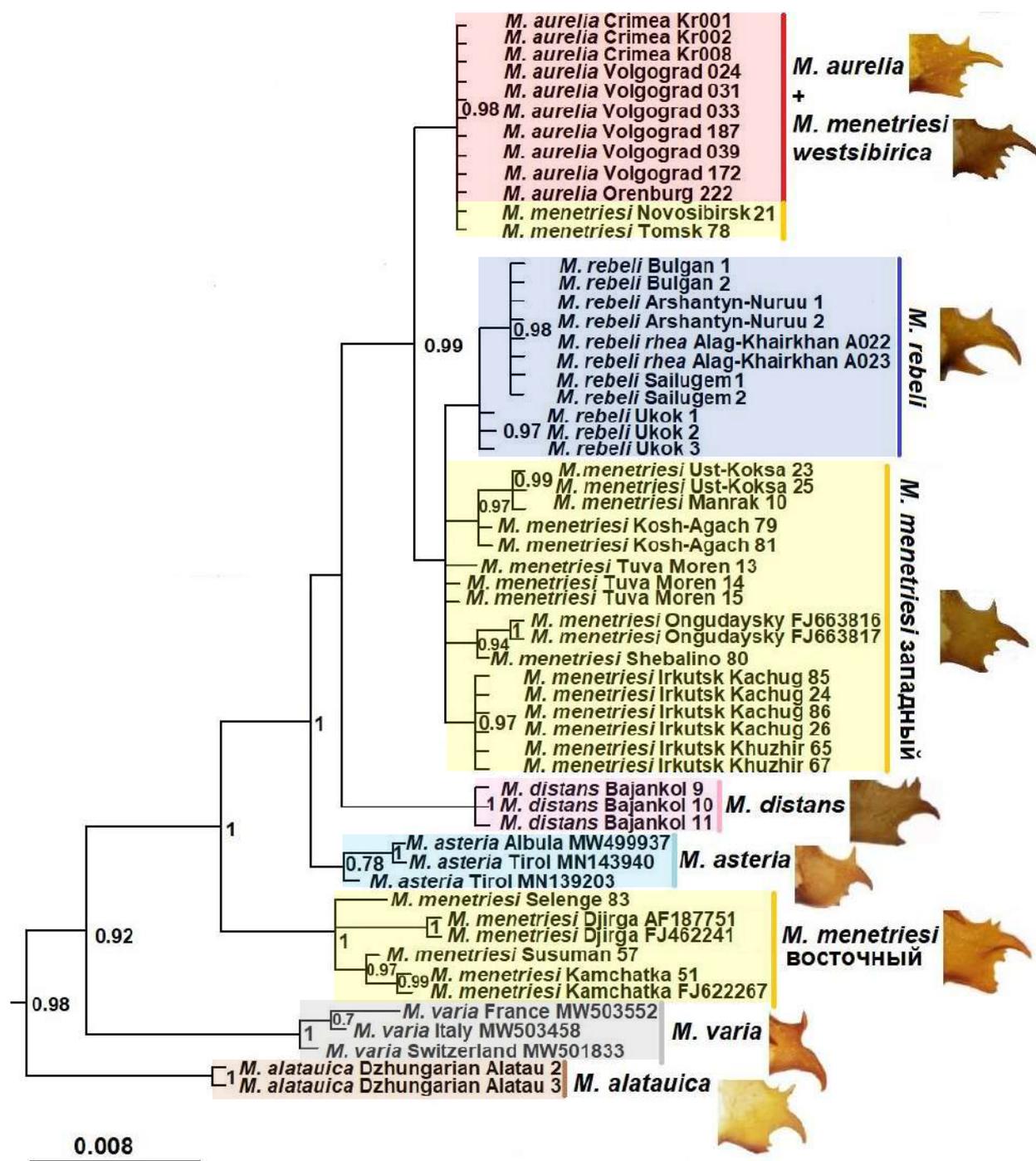


Рисунок 6.8. Фрагмент ВА-дендрограммы, представленной на рисунке 6.2. Клада, включающая группу *aurelia*. В узлах показаны апостериорные вероятности >0.6.

Таблица 6.7. К2Р-дистанции (%) в кладе близких видов группы *aurelia*.

п/п	Таксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	<i>M. menetriesi</i> Камчатка	0															
2	<i>M. menetriesi</i> Сусуман	0.15	-														
3	<i>M. menetriesi</i> Сэлэнгэ	0.61	0.46	-													
4	<i>M. menetriesi</i> Забайкалье	0.96	0.80	0.96	0												
5	<i>M. menetriesi</i> Хужир	2.49	2.33	2.17	2.92	0											
6	<i>M. menetriesi</i> Качуг	2.49	2.33	2.17	2.92	0	0										
7	<i>M. menetriesi</i> Тува	2.33- 2.49	2.17- 2.33	2.01- 2.17	2.76- 2.92	0.15- 0.30	0.15- 0.30	0.15									
8	<i>M. menetriesi</i> Алтай	2.33- 2.65	2.33- 2.49	2.17- 2.33	2.59- 3.09	0.30- 0.46	0.30- 0.46	0.15- 0.46	0- 0.61								
9	<i>M. menetriesi</i> Манрак	2.65	2.49	2.33	3.09	0.46	0.46	0.30- 0.46	0- 0.61	-							
10	<i>M. menetriesi westsibirica</i>	2.33	2.17	2.01	2.75	0.46	0.46	0.30- 0.46	0.46- 0.61	0.61	0						
11	<i>M. rebeli rhea</i> Алагхайрхан	2.49	2.33	2.17	2.92	0.46	0.46	0.30- 0.46	0.46- 0.61	0.61	0.61	0					
12	<i>M. rebeli</i> Ужок	2.33	2.17	2.01	2.75	0.30	0.30	0.15- 0.30	0.30- 0.46	0.46	0.46	0.15	0				
13	<i>M. rebeli</i> Сайлюгем	2.49	2.33	2.17	2.92	0.46	0.46	0.30- 0.46	0.46- 0.61	0.61	0.61	0	0.15	0			
14	<i>M. rebeli</i> Монгольский Алтай	2.49	2.33	2.17	2.92	0.46	0.46	0.30- 0.46	0.46- 0.61	0.61	0.61	0	0.15	0	0		
15	<i>M. aurelia</i>	2.33	2.17	2.01	2.75	0.46	0.46	0.30- 0.46	0.46- 0.61	0.61	0	0.61	0.46	0.61	0.61	0	
16	<i>M. asteria</i>	1.85- 2.17	1.70- 2.01	1.85	2.26- 2.59	0.92	0.92	0.76- 0.92	0.92- 1.07	1.07	0.76	1.07	0.92	1.07	1.07	0.76	0.30

Нами получены данные нуклеотидных последовательностей фрагмента ядерного гена 18S рРНК *M. aurelia*, представителей *M. menetriesi* из восточного комплекса (аймак Сэлэнгэ в Монголии) и западного комплекса (Алтай, Тува), а также таксона *M. menetriesi westsibirica* из Томской области (с. Лучаново). На рисунке 6.9. показаны филогенетические взаимоотношения этих таксонов на основе указанного ядерного маркера и в сравнении представлен их анализ по COI (рисунок 6.10). Методы BA, ML и MP дали дендрограммы с идентичной топологией. Популяции *M. menetriesi*, разошедшиеся по фрагменту гена COI, оказались собранными в монофилетическую группу по данным фрагмента гена 18S рРНК. В таблице 6.8. представлены соответствующие значения K2P-дистанций. Несмотря на то, что внутривидовые дистанции иногда перекрываются с межвидовыми, все проанализированные по 18S рРНК экземпляры комплекса *M. menetriesi* образовали отдельную от *M. aurelia* монофилетическую группу. Полученный результат свидетельствует в пользу нашей гипотезы о митохондриальной интрогрессии между *M. menetriesi* и *M. aurelia*. Данный вопрос требует более глубокой проработки и на нынешнем этапе мы можем констатировать перспективность выбранного ядерного маркера для дальнейших исследований. K2P-дистанции между всеми этими таксонами и *M. athalia* – видом из другой видовой группы – составили 6.86–7.78%.

Резюмируя полученные результаты, можно констатировать, что метод сравнения баркодов COI показал высокую эффективность в построении системы шашечниц подрода и надежность для идентификации большинства видов этой группы, а также перспективность в решении спорных таксономических вопросов. Сложности связаны главным образом с парапатрическими таксонами. В наших исследованиях таковыми являются *M. aurelia* и западные популяции *M. menetriesi*, результаты анализа которых указывают на интрогрессию. Интрогрессия известна и у других видов *Melitaea* (Pazhenkova, Lukhtanov, 2021; Hinojosa et al., 2024), в том числе и у представителей подрода *Mellicta*, к которым относятся парапатрические виды *M. athalia* и *M. celadussa* с зоной контакта в юго-западной Европе (Tahami et al., 2021).

С подобными проблемными популяциями необходимо работать комплексными методами. Нами была показана определенная перспективность гена 18S в качестве дополнительного маркера для филогенетических исследований *Mellicta*. Изучение большего количества материала и применение других генетических маркеров позволит изучить взаимоотношение *M. aurelia* и *M. menetriesi* более детально и является задачей будущих исследований.

Таблица 6.8. Значения K2P-дистанций между видами подрода *Mellicta* (%) по фрагменту гена 18S рРНК.

№	Таксон	1	2	3	4	5	6	7
1	<i>M. athalia</i>	-						
2	<i>M. aurelia</i> Крым	6.86- 7.41	0.26					
3	<i>M. aurelia</i> Новосибирск	7.45	0.53- 0.79	-				
4	<i>M. menetriesi</i> Сэлэнгэ	7.78	1.06- 1.59	1.33	-			
5	<i>M. menetriesi</i> Тува	7.24- 7.43	1.33- 2.00	1.87- 2.14	0.78- 1.18	0.39- 0.65		
6	<i>M. menetriesi westsibirica</i>	7.09	1.19- 1.59	1.73	0.65	0.13- 0.52	-	
7	<i>M. menetriesi</i> Курай	7.10	0.53- 0.93	1.07	0.53	0.79- 1.06	0.66	-

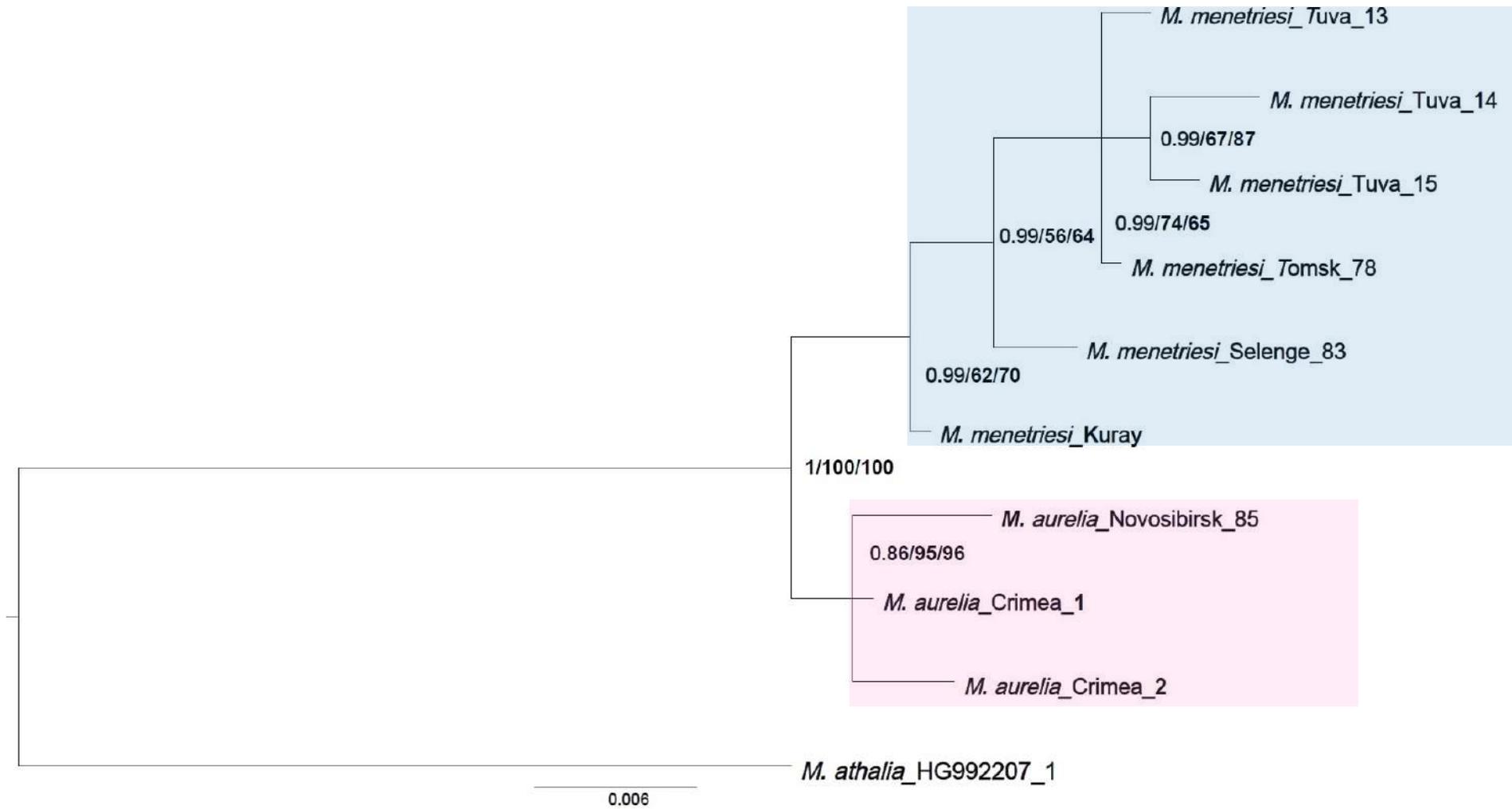


Рисунок 6.9. Филогенетические связи между парapatрическими видами *M. aurelia* и *M. menetriesi* по данным анализа фрагмента гена 18S рРНК. В узлах показаны поддержки для методов BA/ML/MP.

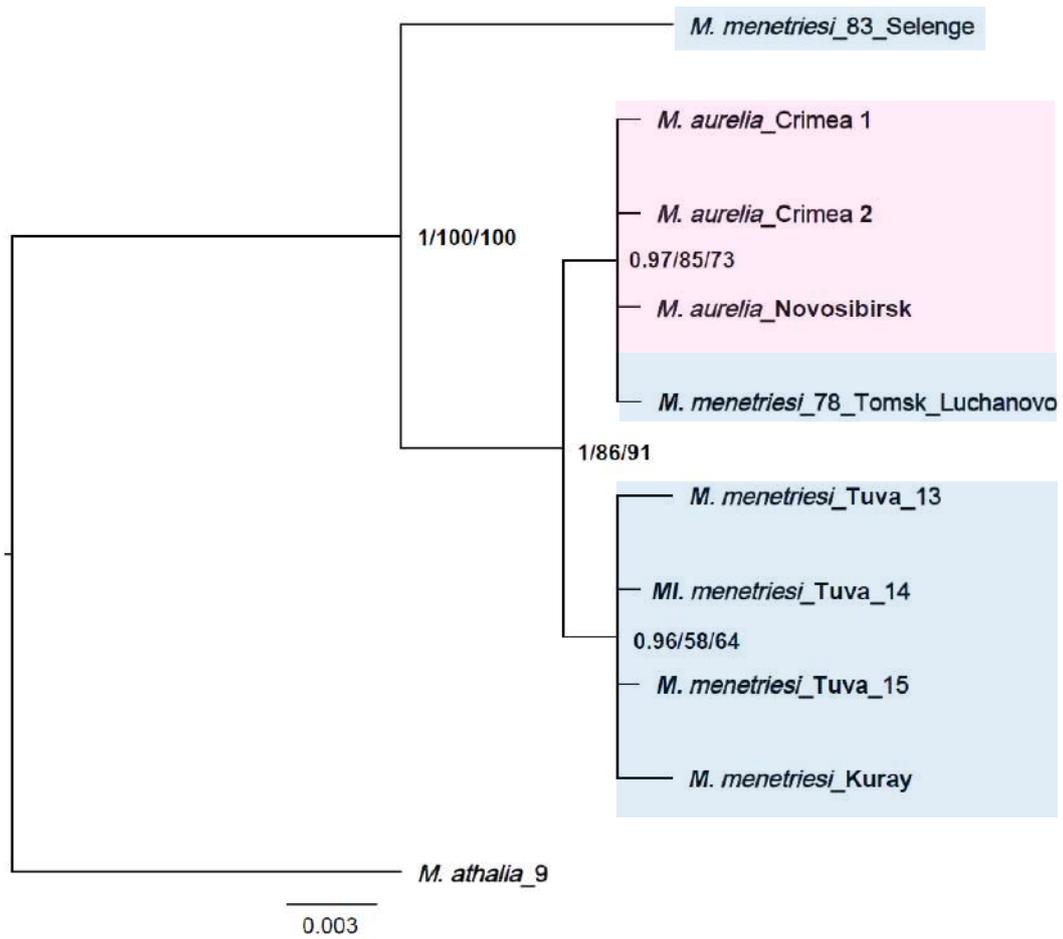


Рисунок 6.10. Филогенетические связи между парapatрическими видами *M. aurelia* и *M. menetriesi* по данным анализа фрагмента гена и COI. В узлах показаны поддержки для методов BA/ML/MP.

ГЛАВА 7.

Биология и распространение шашечниц подрода *Mellicta*

7.1. Трофические связи

В пределах настоящей работы мы ограничимся обобщением данных по трофическим связям, полученным преимущественно из литературных источников, поскольку изучение пищевой специализации гусениц *Mellicta* в основные задачи настоящей работы не входило и станет предметом дальнейших исследований. На настоящем этапе нами были впервые обобщены сведения по известным кормовым растениям всех видов *Mellicta*. Систематика растений дана по базе WFO Plant List, 2022.

Трофические связи шашечниц данной группы изучались в основном в европейских регионах, в восточной же части Палеарктики исследованы фрагментарно и лишь для отдельных таксонов. Кормовые растения гусениц, известные для *Mellicta*, относятся к семействам Подорожниковые (Plantaginaceae) (роды *Plantago*, *Veronica*, *Digitalis*, *Linaria*, *Veronicastrum*, *Antirrhinum*, *Chaenorhinum*), Заразиховые (Orobanchaceae) (роды *Melampyrum*, *Siphonostegia*, *Rhinanthus*, *Odontites*, *Pedicularis*), Норичниковые (Scrophulariaceae) (род *Verbascum*), Губоцветные (Labiatae) (род *Phlomis*), Сложноцветные (Asteraceae) (роды *Centaurea*, *Kalimeris*, *Artemisia*, *Cirsium*, *Tanacetum*, *Achillea*), Гречишные (Polygonaceae) (род *Bistorta*), Жимолостные (Caprifoliaceae) (рода *Valeriana*, *Scabiosa*) и Горечавковые (Gentianaceae) (род *Gentiana*). Таким образом в качестве кормовых растений для шашечниц *Mellicta* известно двадцать четыре рода растений, относящихся к восьми семействам. Для подрода *Melitaea* известна связь с двадцатью семью родами, принадлежащих к одиннадцати семействам растений (Колесниченко, 2006), что говорит, по-видимому, о большем разнообразии стаций, предпочитаемых видами этой группы, среди которых имеется немало обитателей аридных мест, отсутствующих внутри *Mellicta*.

На рисунке 7.1 представлена распространенность родов растений в качестве кормовых среди видов подрода *Mellecta*. Род *Plantago* известен для десяти видов *Mellecta*, род *Veronica* – для семи, род *Melampyrum* – для шести, *Linaria* – для четырех, *Digitalis*, *Rhinanthus* – для трех, *Veronicastrum*, *Pedicularis*, *Centaurea* – для двух, остальные роды кормовых растений известны только для какого-либо одного вида *Mellecta*.

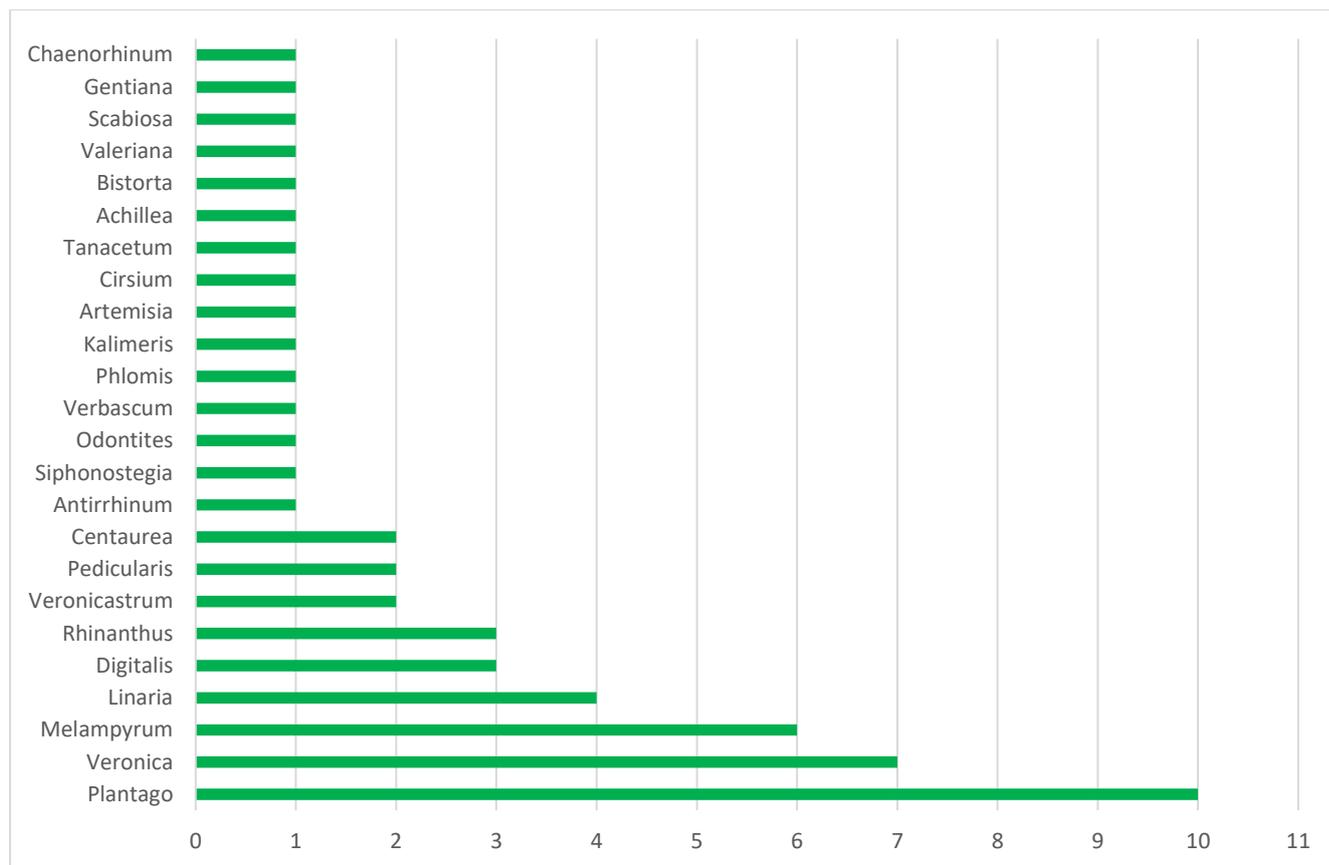


Рисунок 7.1. Предпочитаемость родов растений видами подрода *Mellecta* (количество видов, развивающихся на том или ином роде растений, отмечено на горизонтальной оси).

Число известных кормовых растений может определяться экологической пластичностью вида, а также степенью его изученности. Для *M. athalia*, наиболее широко распространенного и изученного вида рассматриваемой группы, в качестве кормовых растений известно одиннадцать родов из шести семейств (Eckstein, 1913; Мержеевская и др., 1976; Коршунов, Кумаков, 1979; Осипов,

Самодуров, 1988; Tolman, 1997; Татаринев, Долгин, 1999; Коршунов, 2002; Некрутенко, Чиколовец, 2005; Львовский, Моргун, 2007, Talsma et al., 2008 и др.). Известно, что при освоении новых мест обитания этот вид может переходить на новые растения (Talsma et al., 2008), а также их спектр может быть шире тех, на которые самка отложила яйца. Для *M. ambigua* известно восемь родов кормовых растений из трех семейств (Стрельцов, Маликова, 1999; Asahi et al., 1999; Fukuda et al., 1983). Этот вид имеет обширный ареал в восточной части континента, его преимагинальные стадии детально изучены японскими авторами (Fukuda et al., 1983). Для широко распространенных *M. aurelia* (Eckstein, 1913; Мержеевская и др., 1976; Коршунов, Кумаков, 1979; Некрутенко, 1985; Ebert, Rennwald, 1991; Bink, 1992; Weidemann, 1988; Hesselbarth, 1995; Tolman, 1997; Некрутенко, Чиколовец, 2005; Львовский, Моргун, 2007) и *M. britomartis* (Куренцов, 1970; Коршунов, Кумаков, 1979; Tolman, 1997; Некрутенко, Чиколовец, 2005; Львовский, Моргун, 2007) известно по шесть родов кормовых растений, для *M. britomartis* – из двух семейств, для *M. aurelia* – из трех. Для *M. celadussa*, обитающего в юго-западной Европе известно также шесть родов кормовых растений из трех семейств (Gomez-Bustillo, Fernandes-Rubio, 1974; Tolman, 1997). Для *M. menetriesi* известно три рода кормовых растений из трех семейств (Igarashi et al., 2001; Горбунов, 2019; Берлов, 2023).

Для *M. deione* известно четыре рода кормовых растений из одного семейства (Schweizerischer Bund für Naturschutz, 1987; Tolman, 1997), для *M. varia* и *M. parthenoides* – по три рода из трех семейств (Schweizerischer Bund für Naturschutz, 1987; Bink, 1992; Tolman, 1997). Для *M. caucasogenita* (Львовский, Моргун, 2007; Тихонов и др., 2023) известно два рода из одного семейства, для *M. plotina* – также два рода, но из двух разных семейств (Кошкин, 2012; Ивонин, Костерин, Николаев, 2013). Для *M. asteria* (Tolman, 1997) и *M. alatauica* (Жданко, Казенас, 2014) известно по одному роду кормовых растений. Для *M. rebeli* кормовые растения неизвестны, для *M. distans* кормовые растения в природе неизвестны, однако сообщается (личное сообщение С.В. Чуркина), что в лабораторных условиях он способен развиваться на растениях рода *Plantago*.

Подробные данные по кормовым растениям подрода *Mellicta* приведены в таблице 7.1.

Таким образом, можно заключить что спектр кормовых растений у видов подрода *Mellicta* достаточно сходен (в первую очередь это касается хорошо изученных видов). Большинство видов развивается на представителях родов *Plantago*, *Veronica* и *Melampyrum*.

Таблица 7.1. Кормовые растения, известные для гусениц шашечниц подрода *Mellicta*

Вид	Кормовые растения	Регион
<i>M. parthenoides</i>	<i>Scabiosa</i> (Schweizerischer Bund für Naturschutz, 1987); <i>Melampyrum arvense</i> (Bink, 1992); <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Plantago alpina</i> , <i>Plantago media</i> (Tolman, 1997)	Западная Европа
<i>M. athalia</i>	<i>Plantago lanceolata</i> , <i>Plantago alpina</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Veronica montana</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Digitalis purpurea</i> , <i>Digitalis ferruginea</i> , <i>Digitalis lutea</i> , <i>Linaria vulgaris</i> (Tolman, 1997); <i>Plantago</i> , <i>Melampyrum</i> , <i>Veronica</i> , <i>Digitalis</i> (Eckstein, 1913); <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Veronica spicata</i> , <i>Melampyrum nemorosum</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Veronica longifolia</i> , <i>Linaria vulgaris</i> , <i>Odontites littoralis</i> , <i>Rhinanthus serotinus</i> (Talsma et al., 2008) (Аландские острова)	Западная Европа
	<i>Plantago major</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> (собственные данные); <i>Plantago</i> , <i>Melampyrum</i> , <i>Veronica</i> , <i>Centaurea</i> , <i>Valeriana</i> , <i>Verbascum</i> и др. (Львовский, Моргун, 2007); <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Plantago alpina</i> , <i>Plantago media</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Veronica montana</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Melampyrum arvense</i> , <i>Melampyrum nemorosum</i> , <i>Digitalis purpurea</i> (Некрутенко, Чиколовец, 2005); <i>Plantago media</i> , <i>Melampyrum arvense</i> , <i>Veronica</i> (Коршунов, Кумаков, 1979); <i>Plantago</i> , <i>Melampyrum</i> , <i>Veronica</i> , <i>Centaurea</i> (Осипов, Самодуров, 1988); <i>Plantago</i> , <i>Centaurea</i> , <i>Digitalis</i> (Мержеевская, 1976)	Восточная Европа
	<i>Plantago media</i> , <i>Plantago major</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Veronica longifolia</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Polygonum bistorta</i> (Татаринов, Долгин, 1999)	Европейский Северо-Восток России
	<i>Plantago</i> , <i>Melampyrum</i> , <i>Veronica</i> , <i>Digitalis</i> (Коршунов, 2002)	Западная Сибирь
	<i>Plantago</i> , <i>Veronica</i> (Igarashi, 2001)	Центральная Монголия
	<i>Veronica</i> (Львовский, Моргун, 2007), в искусственных условиях гусеницы выкармливались на <i>Plantago</i> (Тихонов и др., 2023)	Кавказ
	<i>Veronica dahurica</i> (Стрельцов, Маликова, 1999)	Амурская область
<i>Veronicastrum sibiricum</i> (Asahi et al., 1999)	Сахалин	
<i>Plantago</i> , <i>Veronica</i> (Igarashi, 2001)	Центральная Монголия	

	<i>Veronicastrum sibiricum, Melampyrum, Veronica, Siphonostegia, Kalimeris, Artemisia, Cirsium, Plantago asiatica</i> (Fukuda et al., 1983)	Япония
<i>M. celadussa</i>	<i>Digitalis ambigua, Plantago subulata, Plantago albicans, Centaurea jacea, Centaurea calcitrapa, Centaurea cyanus</i> (Gomez-Bustillo, Fernandes Rubio, 1974); <i>Plantago lanceolata, Plantago alpina, Veronica chamaedrys, Veronica montana, Veronica officinalis, Melampyrum pratense, Melampyrum sylvaticum, Digitalis purpurea, Digitalis ferruginea, Digitalis lutea, Linaria vulgaris</i> (Tolman, 1997)	Западная Европа
<i>M. deione</i>	<i>Linaria vulgaris, Linaria alpina, Linaria purpurea, Antirrhinum hispanicum, Antirrhinum majus, Chaenorhinum minus</i> (Schweizerischer Bund für Naturschutz, 1987; Tolman, 1997)	Западная Европа
<i>M. britomartis</i>	<i>Plantago lanceolata, Veronica teucrium, Rhinanthus minor</i> (Tolman, 1997);	Западная Европа
	<i>Plantago, Melampyrum, Veronica, Digitalis, Linaria</i> и др. (Львовский, Моргун, 2007); <i>Plantago lanceolata, Linaria vulgaris, Veronica</i> (Коршунов, Кумаков, 1979); <i>Plantago lanceolata, Veronica teucrium, Veronica chamaedrys, Veronica spicata, Veronica officinalis</i> (Некрутенко, Чиколовец, 2005)	Восточная Европа
	<i>Veronica longifolia</i> (Куренцов, 1970)	Дальний Восток
	<i>Plantago, Veronica</i> (Igarashi, 2001)	Центральная Монголия
	<i>Plantago asiatica</i> (Park, Kim, 1997)	Корейский полуостров
<i>M. plotina</i>	Предположительно <i>Pedicularis</i> (Ивонин, Костерин, Николаев, 2013)	Новосибирская область
	<i>Veronicastrum sibiricum</i> (Кошкин, 2012)	Среднее Приамурье
<i>M. varia</i>	<i>Achillea</i> (Schweizerischer Bund für Naturschutz, 1987); <i>Plantago alpina, Gentiana verna, Gentiana acaulis</i> (Tolman, 1997)	Западная Европа
<i>M. asteria</i>	<i>Plantago alpina</i> (Tolman, 1997)	Западная Европа
<i>M. aurelia</i>	<i>Plantago, Melampyrum, Veronica, Digitalis</i> (Eckstein, 1913); <i>Plantago media</i> (Weidemann, 1988); <i>Plantago lanceolata, Plantago media, Melampyrum arvense, Rhinanthus minor</i> (Ebert, Rennwald, 1991); <i>Plantago lanceolata, Melampyrum arvense, Rhinanthus minor</i> (Bink, 1992); <i>Plantago lanceolata</i> (Tolman, 1997)	Западная Европа

	<i>Plantago, Melampyrum, Veronica, Digitalis, Tanacetum</i> и др. (Львовский, Моргун, 2007); <i>Plantago, Melampyrum, Veronica, Digitalis, Tanacetum</i> (Некрутенко, Чиколовец, 2005); <i>Veronica</i> (Некрутенко, 1985); <i>Melampyrum, Veronica</i> (Мержеевская, 1976); <i>Plantago lanceolata, Melampyrum nemorosum, Veronica</i> (Коршунов, Кумаков, 1979)	Восточная Европа
	<i>Plantago, Melampyrum, Veronica, Digitalis</i> (Hesselbarth, 1995)	Турция
<i>M. distans</i>	В природе кормовое растение неизвестно, в лабораторных условиях развивались на <i>Plantago</i> sp. (личное сообщение С.В. Чуркина)	Юго-Восточный Казахстан
<i>M. menetriesi</i>	<i>Plantago, Veronica</i> (Igarashi et al., 2001)	Центральная Монголия
	<i>Phlomis tuberosa</i> (Берлов, 2023)	Прибайкалье
	Предположительно <i>Veronica incana</i> (Горбунов, 2019)	Магаданская область
<i>M. rebeli</i>	Нет данных	
<i>M. alatauica</i>	<i>Pedicularis</i> (Жданко, Казенас, 2014)	Джунгарский Алатау

7.2. Географическое распространение и экологические особенности шашечниц подрода *Mellicta*

Прежде всего следует остановиться на новых данных по географическому распространению отдельных представителей подрода *Mellicta*, полученных в ходе данной работы.

К одному из таких видов относится *M. distans*, в научной литературе известный из двух точек: бассейна р. Баянкол Юго-Восточного Казахстана (Тогоров, Zhdanko, 2015) и типового местонахождения, трактуемого также как территория Юго-Восточного Казахстана (Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Tshikolovets et al., 2016; Kovalenko et al., 2020). Помимо доказательства видового статуса *M. distans*, о чем сообщалось в предыдущих главах, нами были получены новые данные о его распространении и уточнено его типовое местонахождение (Коваленко, Колесниченко, 2023).

Типовые экземпляры *M. distans* (голотип и 2 паратипа) были собраны в 1930 г. английским офицером и исследователем Ф. Ладлоу в Северо-Западном Тянь-Шане и впоследствии переданы подполковником Ф. М. Бэйли Л. Г. Хиггинсу, в настоящее время они хранятся в Музее естественной истории в Лондоне. При описании таксона Л. Г. Хиггинс (Higgins, 1955) обозначил типовое местонахождение как «Tekkes Valley (approximately 43° N. lat. 80° East) in the north-western Thian-Shan» без указания его административной принадлежности. Впоследствии на основании этих координат типовое местонахождение *M. distans* относили к территории Юго-Восточного Казахстана (Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Tогоров, Zhdanko, 2015; Tshikolovets et al., 2016; Kovalenko et al., 2020). Изучение отчетов об экспедиции Ф. Ладлоу в Китайский Туркестан в 1929 и 1930 гг. (Ludlow, Kinnear, 1933) позволило нам установить точное место сбора голотипа благодаря известной дате его поимки (30.05.1930 г.), указанной как в монографии Л. Г. Хиггинса (Higgins, 1955), так и на этикетке голотипа, данные с которой были

переписаны А. Л. Девяткиным при работе в Музее Естественной истории в Лондоне и вместе с фотографией голотипа переданы на кафедру энтомологии биологического факультета МГУ. Типовым местонахождением следует считать долину р. Текес у устья р. Кок Терек в Или-Казахском автономном округе Синьцзян-Уйгурского автономного района Китая с координатами 43°05' с. ш., 81°38' в. д. (рисунок 7.2), где Ф. Ладлоу пребывал с 26.05.1930 г. по 4.06.1930 г. (Ludlow, Kinnear, 1933). Для Китая ранее *M. distans* не указывался.

Также нами были установлены еще некоторые точки сбора этого узколокального эндемика. В 2023 году в коллекции ЗИН РАН нами был найден экземпляр, относящийся к *M. distans*, из экспедиции 1893-1895 гг. под руководством В.И. Роборовского по Центральной Азии с этикетками: «Гилянъ. перев. чрезъ Текесъ 6.VII.1893», «Parthenie var. Alatauica Stgr.», «Кол. Вел. Кн. Николая Михайловича». Гилян – название переправы через р. Текес, где экспедиция останавливалась 5–6 июля 1893 г., что подробно описано В. И. Роборовским во второй главе, носящей название «В Тянь-Шане (р. Текес и долина Большого Юлдуса)» (Роборовский, 1949). В современных источниках название «Гилян» не используется; изучение карт маршрута экспедиции В. И. Роборовского и сопоставление их с современными картами показало, что эта переправа располагалась на р. Текес между устьями рек Кара Су (Kala Suhe) и Касан (Hasanghe) в месте с координатами 42°55' с. ш., 80°48' в. д. в Или-Казахском автономном округе Синьцзян-Уйгурского автономного района Китая. Бабочек, собранных 6 июля 1893 г., В. И. Роборовский не упоминает, однако перечисляет пойманных позже в окрестностях другой переправы в двух верстах ниже впадения в Текес р. Атан-гол: «Благодаря обильно цветущей растительности мы добыли бабочек: *Zygaena pilosellae* Esp., *Lycaena pheretiades* var. *Tekkesana* Alph., *Melitaea parthenie* var. *Alatauica* Stgr. (по всей вероятности, имеется в виду *M. distans*), *Cabera exanthemata* Sc. var.». Упомянутый в записях В. И. Роборовского экземпляр со второй переправы через р. Текес в коллекции ЗИН нами не найден. Данная точка

лежит восточнее типового места, в окрестностях уезда Текес (43°12' с. ш., 81°52' в. д.).



Рисунок 7.2. Распространение *M. distans* (по Коваленко, Колесниченко, 2023). 1 – Казахстан, р. Баянкол, 2 – Китай, переправа Гилян; 3 – типовое местонахождение, 4 – Китай, вторая переправа экспедиции В.И. Роборовского через р. Текес.

M. distans обитает во влажных болотистых биотопах на высотах до 2000 м над у. м. (Тороров, Zhdanko, 2015). В. И. Роборовский описывал бассейн р. Текес следующим образом: «После переправы нам пришлось обходить топкие, болотистые и ключевые места, идущие до самого Текеса...». «Только благодаря опытному проводнику мы пустились в путь. Шли по торфяным пространствам и вышли, наконец, на торную дорогу, ведущую на р. Текес, к переправе через нее, именуемой Гилян». Места у устья р. Кок Терек, где был собран голотип *M. distans*, Ф. Ладлоу тоже описывал как болотистые: «In a marshy swamp, in which grew stunted willows, I stumbled on a nest of Montagu's Harrier (*Circus pygargus*) (На топком болоте, где росли чахлые ивы, я наткнулся на гнездо луня Монтегю (*Circus pygargus*))» (Ludlow, Kinnear, 1933).

Таким образом, нами было уточнено распространение *M. distans* – узколокального эндемика бассейнов рек Текес и Баянкол. Другие виды из этой

группы в данной местности отсутствуют: *M. alatauica* обитает в Джунгарском Алатау несколько севернее, а *M. aurelia* существенно северо-западнее – в центральных и северных районах Казахстана (Айбасов, Жданко, 1982; Larsen, 2003; Zhdanko, 2005; Брагина, Скарбовийчук, 2007).

Также в рамках данной работы нами были получены новые данные по распространению *M. ambigua* и выделен лектотип (♀) (Колесниченко, Буш, 2015). В качестве типового местонахождения *M. ambigua* у Менетрие (Ménétriés, 1859) указан “Djai”, который, как ошибочно полагал Хиггинс (Higgins, 1955), расположен в окрестностях г. Благовещенск. Данное мнение укрепилось в научной литературе (Devyatkin, 2000; Gorbunov, 2001 и др.), хотя Коршунов (1998) установил, что мыс Джай расположен восточнее села Калиновка и чуть южнее села Софийск в Ульчском р-не Хабаровского края, т. е. в низовьях Амура.

На основании сборов А.В. Курмаева и старых коллекционных экземпляров нами была установлена ранее неизвестная часть ареала *M. ambigua*, расположенная в бассейне р. Яна Северо-Восточной Якутии и лежащая в сильной изоляции от основного ареала (рисунок 7.3). Данные популяции были описаны нами как новый подвид *M. ambigua kurmaevi* (Kolesnichenko et Bush, 2015). Нахождение изолированной популяции *M. ambigua* в северной части Якутии является неожиданным, учитывая отсутствие материала из северной части Забайкалья, Южной и Центральной Якутии. В бассейне р. Яны *M. ambigua* экологически связан с реликтовыми степными биотопами. По мнению Юрцева (1981), данные степные комплексы еще в четвертичное время (в Плейстоцене) были широко распространены по востоку Сибири и тесно связаны с дауро-монгольскими степями. Куренцов (1965) считает, что взаимный обмен видами между фауной Амура и северо-востоком Сибири мог происходить в начале Плейстоцена. Можно предположить, что в прошлом *M. ambigua* распространился по степным биотопам далеко на север, где в настоящее время вид сохранился только в наиболее благоприятных условиях. В свете всего вышесказанного нынешняя изоляция ssp. *kurmaevi* представляется относительно молодой.

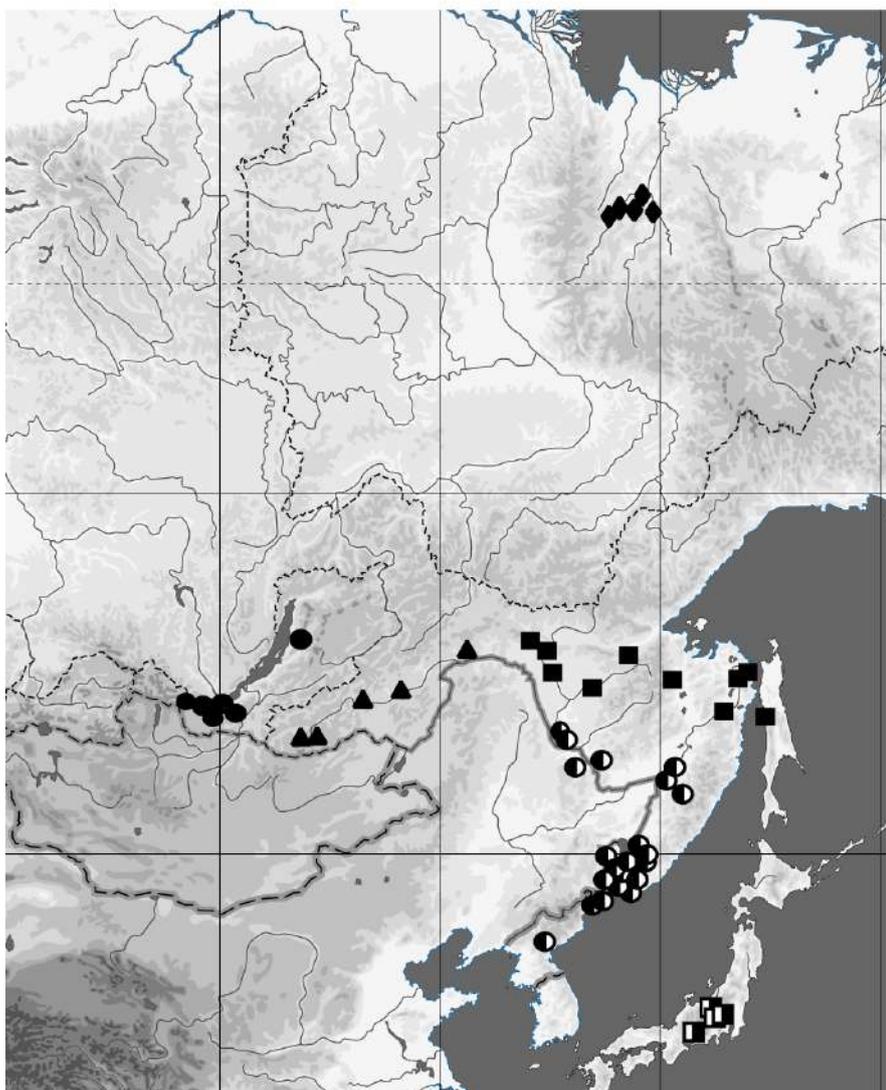


Рисунок 7.3. Географическое распространение в *M. ambigua* (по Колесниченко и Буш, 2015). ◆ – *M. ambigua kurmaevi*, ● – *M. ambigua sayanskalpina*, ▲ – *M. ambigua kenteana*, ■ – *M. ambigua ambigua*, ◐ – *M. ambigua mandschurica*, ◑ – *M. ambigua nippona*

Также нами дополнены сведения о географическом распространении узкоареального алтайского вида *M. rebeli*, ранее указываемого для Российского и Монгольского Алтая. Выявленные нами новые точки сбора *M. rebeli* находятся в окрестностях оз. Маркаколь Юго-Восточного Казахстана.

В таблице 7.2 представлены обобщенные данные по экологии и распространению шашечниц подрода *Mellicta*. Данные собраны из различных литературных источников (Higgins, 1955; Hesselbarth et al., 1995; Tolman, 1997; Devyatkin, 2000; Gorbunov, 2001; Коршунов, 2002; Larsen, 2003; Lafranchis, 2004;

Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Kim et al., 2006-2011; Львовский, Моргун, 2007; Gorbunov, Kosterin, 2007; Lang, 2012; Жданко, Казенас, 2014; Toropov, Zhdanko, 2015; Tschikolovets et al., 2009; Tschikolovets et al., 2016; Горбунов, Костерин, 2022; Тихонов и др., 2023; Берлов, 2023 и др.). Также в таблицу включены данные изученных этикеток и личные наблюдения. Данные этикеток всего изученного материала приведены в Приложении А.

Шашечницы подрода *Mellicta* (как и остальные *Melitaea*) имеют исключительно палеарктическое распространение, подавляющее большинство таксонов известно для Евразии и лишь один для Северной Африки. Рассмотрим типы ареалов изучаемой нами группы, терминология которых дана по Городкову (1984, 1992), более подробное описание ареалов приведено в таблице 7.2. Вместе с географическим распространением мы кратко осветим и подвидовую структуру шашечниц подрода *Mellicta*, ревизия которой не входила в основные задачи нашей работы (за исключением отдельных случаев), поэтому мы принимаем за основу традиционную систему деления (Higgins, 1955; Devyatkin, 2000; Коршунов, 2002) с изменениями на основании данных, полученных в ходе настоящей работы.

Виды группы *athalia* характеризуются достаточно широким распространением. *M. athalia* имеет трансевразийский ареал и обладает выраженной географической изменчивостью. В пределах России и сопредельных территорий рассматривается несколько фенотипически дифференцированных подвидов (Devyatkin, 2000): номинативный, распространенный от средней полосы до Западной Сибири; *lucifuga* Fruhstorfer, 1917, описанный из Саратова и обитающий в Юго-Восточной Европе; *reticulata* Higgins, 1955, распространенный на Алтае; ssp. *tinica* Fruhstorfer, 1910, ареал которого лежит восточнее Алтая и доходит до Амура; а также ssp. *hyperborea* Dubatolov, 1997, населяющий Северо-Восточную часть континента. На севере Европы обитает подвид *norvegica* Aurivillius, 1888, характеризующийся ярко-выраженной редукцией темных элементов рисунка, согласно нашим данным подобные бабочки доходят в южном направлении вплоть до Тверской области.

M. britomartis также имеет трансвразиа́тский ареал, но тяготеет к более южным широтам, нежели *M. athalia*, встречаясь в степной и лесной зоне локальными популяциями. Бабочек, распространенных восточнее Красноярского края, относят к подвиду *amurensis* Staudinger, 1892, с Корейского полуострова – к подвиду *latefascia* Fixsen, 1887, с хребта Аршантын-Нуруу Монгольского Алтая известны популяции *M. britomartis*, описанные как *Melitaea elenae* Yakovlev, 2007.

M. ambigua и *M. plotina* имеют сибиро-дальневосточные типы ареалов. *M. ambigua*, как уже отмечалось, характеризуется высокой степенью географической изменчивости, и внутри этого вида было выделено шесть морфологически дифференцированных подвидов (Колесниченко, Буш, 2015): номинативный, распространенный в низовьях р. Амур, южной части Зейско-Буреинского нагорья и центральной части острова Сахалин; *sayanskalpina* Verity, 1940, ареал которого включает Восточный Саян, хребет Хамар-Дабан и Баргузинскую котловину, а также горы, окаймляющие Хубсугульскую котловину; *kenteana*, Staudinger, 1897, населяющий горные и равнинные области южного Забайкалья, за исключением его самой западной части; *mandschurica*, Fixsen 1887, распространенный в среднем течении р. Амур от Благовещенска до Хабаровска, Южном Приморье, Кореи и сопредельных с Россией территориях северо-восточного Китая; японский подвид *niphona* Butler 1878, а также описанный нами изолированный подвид из бассейна р. Яна в Северной Якутии *M. ambigua kurmaevi* (Kolesnichenko et Bush, 2015).

M. plotina распространен очень локально от Новосибирской области до Приморья. В дальневосточном регионе известен номинативный подвид; популяции с западных рубежей ареала описаны как подвид *standeli* Dubatolov, 1997; в байкальском регионе и сопредельных территориях выделяют подвид *pacifica* Verity, 1930 (Коршунов, 2002; Берлов, 2023).

И наконец три вида из группы *athalia* распространены менее широко. *M. celadussa* имеет западноевропейский тип ареала, *M. caucasogenita* – кавказский, а *M. deione* – западнопалеарктический. Африканские популяции *M. deione* известны как подвид *nitida* Oberthür, 1909. *M. parthenoides*, образующий собственную видовую группу, имеет западноевропейский ареал.

В группе *aurelia* наблюдается иная картина: ее представители в целом имеют более узкое распространение и среди них много высокогорных эндемиков. Наиболее широко распространенными видами этой группы являются *M. aurelia*, чей ареал относится к европейско-западносибирскому типу и доходит до Западной Сибири и северной части Казахстана, а также *M. menetriesi*, имеющий сибиродальневосточный ареал. Крымские популяции *M. aurelia* относят к подвиду *petricola*, Nekrutenko, 1978; с Кавказа описано два подвида – обитающий в низкогорьях *ciscaucasica* Ryabov, 1926 и высокогорный *albimacula* Wojtusiak et Niesiolowski, 1946, который часто сводят в синонимы к первому. Структура *M. menetriesi* уже рассматривалась нами в предыдущих главах: западносибирские популяции *M. menetriesi* относятся к подвиду *westsibirica* [Korshunov et Dubatolov], 1998; популяции из Алтае-Саянской горной страны – к подвиду *saurica* Yakovlev, 2007; в Забайкалье, Монголии и на близлежащих территориях распространен подвид *centralasiae* Wnukowsky, 1929; в северо-восточной части континента – подвид *kolymskya* Higgins, 1955; на Камчатке – номинативный подвид.

Остальные виды группы *aurelia* имеют узкое распространение – *M. asteria* является эндемиком Альп, *M. varia* известен из Альп и Центральных Апеннин, *M. distans* летает в бассейнах рек Текес и Баянкол Северо-Западного Тянь-Шаня, *M. rebeli* известен из высокогорий Алтайской горной системы, его популяции с хребта Алагхайрхан принадлежат к подвиду *rhea* Churkin et Devyatkin, 2005, и наконец *M. alatauica* является эндемиком Джунгарского Алатау.

В целом можно сказать, что традиционно выделяемые в пределах шашечниц *Mellicta* подвиды вполне согласуются с определением подвида Майра (1971), как совокупности фенотипически сходных популяций некоторого вида, населяющих часть ареала этого вида и таксономически (т. е. по достаточно диагностичным морфологическим признакам) отличных от других популяций того же вида. Позже в понятие подвида стала вкладываться молекулярная дифференциация и оно приобрело филогеографический смысл (Brien, Maug, 1991). Недавно была предложена концепция подвида, как филогеографической единицы, которая может и не иметь фенотипических отличий (Dufresnes et al., 2023). На нынешнем этапе

исследований шашечниц подрода *Mellicta* мы можем констатировать, что метод сравнения баркодов COI, хорошо работающий в данной группе на видовом уровне, на внутривидовом информативен далеко не всегда. Как нами было показано на примерах *M. ambigua* и *M. britomartis*, представленными в нашем исследовании популяциями практически из всех частей их ареалов, метод сравнения баркодов COI не дал четкой внутривидовой структуры. Для филогеографических исследований требуется более масштабный генетический анализ, например, сравнение геномов. Традиционная подвидовая структура подрода *Mellicta* удобна для отражения географической изменчивости.

У шашечниц подрода *Mellicta* имеется два центра видового разнообразия. К первому относятся Альпы, где обитает восемь видов: *M. athalia*, *M. britomartis*, *M. celadussa*, *M. deione*, *M. parthenoides*, *M. varia*, *M. asteria*, *M. aurelia*. Второй центр видового разнообразия находится в Алтае-Саянской горной стране, где встречается семь видов подрода: *M. athalia*, *M. britomartis*, *M. ambigua*, *M. plotina*, *M. aurelia*, *M. menetriesi*, *M. rebeli*. В каждом центре видового разнообразия группы видов *athalia* и *aurelia* представлены фактически поровну. Центром разнообразия шашечниц подрода *Melitaea* является горная Средняя Азия (Колесниченко, 2006). Представители подрода *Mellicta* являются мезофилами, в отличие от большинства видов других групп подрода *Melitaea*, которые связаны с ксерофитными станциями (Колесниченко, 2006).

Виды группы *athalia* часто летают друг с другом в симпатрии (например, *M. athalia* и *M. caucasogenita*; *M. athalia* и *M. britomartis*; *M. britomartis* и *M. ambigua*; *M. britomartis* и *M. plotina*; *M. ambigua* и *M. plotina*). Сходство кормовых растений и перекрывание сроков лёта дают основания предполагать, что дифференциация этих видов происходила в результате аллопатрического видообразования и в настоящее время они находятся во вторичном контакте. Виды группы *athalia* характеризуются ярко выраженными видовыми признаками гениталий, за исключением *M. athalia* и *M. caucasogenita*, но в пределах общего ареала они хорошо отличаются по окраске крыла.

Виды группы *aurelia* в симпатрии друг с другом фактически не встречаются, однако летают вместе с представителями других видовых групп подрода *Mellicta*. Особенности распространения *M. distans* и *M. asteria* и их близкое родство с широкоарельным *M. aurelia* указывают на перипатрический характер видообразования, при котором новые виды образуются из изолированных периферийных популяций (Maug, 1954).

Близкие аллопатрические виды группы *aurelia*, в отличие от близких симпатрических (находящихся, по-видимому, в условиях вторичного контакта) видов *athalia*, обладают менее выраженными видовыми признаками. По всей видимости это можно объяснить правилом Добржанского, согласно которому близкородственные симпатрические виды, находящиеся в зоне вторичного контакта, имеют больший уровень различий в структурах, участвующим в презиготической репродуктивной изоляции по сравнению с аллопатрическими видами (Dobzhansky, 1940; Лухтанов, 2010). В нашем случае таковыми являются структуры полового аппарата, участвующие в спаривании: эдеагус, субункус, каудальный отросток вальвы у самцов, антрум, дуктус и генитальные пластинки у самок. Однако среди видов подрода *Mellicta* известно две пары парapatрических видов, имеющих явные отличия в строении гениталий и при этом характеризующиеся неполной репродуктивной изоляцией в узкой зоне контакта. Одна пара из группы *athalia* – *M. athalia* и *M. celadussa* с зоной контакта в Юго-Западной Европе; вторая пара из группы *aurelia* – *M. aurelia* и *M. menetriesi* с зоной контакта в Западной Сибири.

Что касается фенологического аспекта, то для большинства представителей подрода *Mellicta* характерна моновольтинность, однако для некоторых видов в отдельных регионах отмечалась бивольтинность. К ним относятся виды групп *parthenoides* и *athalia*. Так, для *M. celadussa* и *M. parthenoides* (Tolman, 1997) характерно наличие второго поколения в низменностях и одного – в горных местообитаниях. У *M. athalia* в южных районах может спорадически образовываться второе поколение (Tolman, 1997; Львовский, Моргун, 2007). У *M. caucasogenita* – вида, обычно развивающегося в одном поколении, нами в 2006 году

в окрестностях г. Теберда в период с 4 по 18 августа были пойманы бабочки второго поколения. Бабочки второго поколения отмечались и в Грузии (Тихонов и др., 2023). У *M. deione* обычно наблюдается два поколения, кроме моновольтинных швейцарских популяций (Tolman, 1997). *M. britomartis*, как правило, моновольтинен, второе поколение отмечалось для северо-запада Италии (Tolman, 1997). Для остальных видов подрода известно только одно поколение.

При рассмотрении распределения видов по высотам наблюдается следующая картина. К высокогорным видам, летающим на высотах более 2000 м над у.м., относятся *M. asteria* и *M. rebeli* – близкие виды группы *aurelia*, имеющие узкое распространение. К видам, населяющим высоты 1000-2000 м, можно отнести *M. varia* (от 1200 м), *M. alatauica* (от 1500 м) и *M. distans* (1800-2000 м). Эти виды также относятся к группе видов *aurelia*, распространены локально. К видам, не имеющим строгой приуроченности к высотам и встречающимся как в низменностях, так и в высокогорьях, относятся *M. parthenoides*, два представителя группы *aurelia* – *M. aurelia* и *M. menetriesi*, а также все виды группы *athalia* за исключением *M. plotina*. *M. plotina* – гигрофильный вид, высоко в горы не поднимается, встречаясь локально по влажным долинным луговинам. Кроме *M. plotina* высокой гигрофильностью обладает также *M. distans*, предпочитая болотистые места.

Таким образом, выделенные нами на основании морфологии и генетики видовые группы в целом обладают также своими зоогеографическими и экологическими особенностями. Виды группы *athalia* широко распространены и часто летают в симпатрии, не имеют строгой приуроченности к высотам и в зависимости от условий могут переходить от моновольтинности к бивольтинности. Виды группы *aurelia* строго моновольтинны и среди них много высокогорных эндемиков, в симпатрии виды данной группы не встречаются за исключением зон контакта у парapatрических видов. *M. parthenoides*, образующий свою собственную видовую группу, по биологическим особенностям ближе к видам группы *athalia*: имеет широкий ареал на территории Западной Европы и способен в зависимости от условий переходить от моновольтинности к бивольтинности. Летает в симпатрии с видами как группы *athalia*, так и группы *aurelia*.

Таблица 7.2. Обобщенные данные по экологии и распространению шашечниц подрода *Mellicta*

Вид	Сроки лёта по литературным данным	Сроки лёта по данным изученных этикеток и личных наблюдений	Биотопы и высоты по литературным данным	Высоты по данным этикеток и личных наблюдений	Распространение
<i>M. athalia</i>	С конца мая по август. В южных районах может образовывать второе поколение	С 27.05 по 9.08	Луга различных типов, лесные поляны, опушки, балки, берега рек, колки, боры. В горах до 2300 м.	До 2000–2400 м.	Широко распространенный вид. Умеренная Евразия. От Великобритании до Камчатки.
<i>M. caucasogenita</i>	Июнь–июль. В Грузии в 2013 году обнаружены бабочки второго поколения (Тихонов и др., 2023)	С 19 июня. Нами в окрестностях г. Теберда обнаружено второе поколение данного вида с 4.08 по 18.08.06.	Лесные поляны, горные степи, субальпийская зона, залетает в альпийскую. 300–2500 м.	До 3000 м.	Кавказ, Закавказье, Северо-Восточная Турция.
<i>M. ambigua</i>	С конца мая по конец июля в зависимости от условий, развивается в одном поколении	С 26.05 по 26.07.	Луга различных типов. Поднимается до 2000 м. В Северной Якутии (оригинальные данные) летает по высоким песчаным террасам.	До 2000 м.	Восточные Саяны, Забайкалье, Амур до Сахалина; Восточная Монголия, Северо-Восточный Китай, Корея, Япония. Северная Якутия
<i>M. celadussa</i>	В высокогорьях одно поколение (июнь–июль), в низменностях дает 2 поколения: первое – май–июнь, второе – июль–сентябрь.	С 25.06. по 29.07.	Лесные поляны и луга, высокогорные и долинные луга, луговые степи, вырубки. Летает на высотах 100-2600 м.	До 1600 м.	Юго-западная Европа
<i>M. deione</i>	Одно или два поколения, в зависимости от	С начала по конец мая	Луга, лесные поляны, места, поросшие	500–1550 м.	Локально в юго-западной Европе до Южной Швейцарии и

Вид	Сроки лёта по литературным данным	Сроки лёта по данным изученных этикеток и личных наблюдений	Биотопы и высоты по литературным данным	Высоты по данным этикеток и личных наблюдений	Распространение
	условий. С апреля по сентябрь.		кустарником, сухие луга, до 2100 м.		Северо-Восточной Италии, Марокко, Алжир
<i>M. britomartis</i>	Как правило развивается в одном поколении. Лёт бабочек с конца мая по середину июля. В редких случаях может быть второе поколение.	7.06. –26.07.	Лесные поляны, балки, колки, луга различных типов, лесостепи. В горах встречаются на высоте до 2800 метров.	До 2700 м.	От Центральной Европы через юг Европейской части, Северный Казахстан, Алтай, Южную Сибирь, Монголию до Северо-Восточного Китая и Кореи.
<i>M. plotina</i>	Конец июня–июль. Одно поколение.	10.06–26.07.	Влажные долинные луговины, сфагновые листовенничные мари. До 800 м.	Низкогорья	Локально в Западной Сибири, на Алтае, в Саянах, Забайкалье, Приамурье, Приморье, также в Монголии, Северо-Восточном Китае и Северной Корее.
<i>M. parthenoides</i>	В высокогорьях дает одно поколение (июнь–июль), в низменностях 2 поколения (май–июнь, август–сентябрь)	16.05–13.08.	Луга, пастбища, на высоте 100–2400 м над уровнем моря	До 2500 м.	Северная Португалия, Испания, Франция, юго-западная Германия, Швейцария, северо-западная Италия.
<i>M. varia</i>	Летают в одном поколении в зависимости от условий с конца	9.07–1.08.	Травянистые склоны, субальпийские и альпийские луга, на	До 2400 м.	Альпы и Центральные Апеннины

Вид	Сроки лёта по литературным данным	Сроки лёта по данным изученных этикеток и личных наблюдений	Биотопы и высоты по литературным данным	Высоты по данным этикеток и личных наблюдений	Распространение
	июня по конец августа		высоте от 1200 до 2700 м над уровнем моря.		
<i>M. asteria</i>	Летает в одном поколении с начала июля по конец августа в зависимости от условий обитания	17.07.–4.08.	Альпийские луга на высоте 2000–3000 м над уровнем моря	До 2300 м.	Восточная Швейцария, северо-восточная Италия и западная Австрия.
<i>M. aurelia</i>	Летает в одном поколении. В зависимости от условий с мая по август.	2.06.–3.08.	Луга, лесные поляны, балки, лесостепи, высокогорные луга. Летает на высоте до 3000 м над уровнем моря.	До 2700 м.	Центральная и Восточная Европа, Средний и Южный Урал, Крым, Кавказ, Турция, Закавказье, юг Западной Сибири, Северный и Центральный Казахстан
<i>M. distans</i>	Июнь–июль	30.05–8.07.	Поймы рек до 2000 м.	1800 м.	Бассейны рек Баянкол и Теккес Юго-Восточного Казахстана и Северо-Западного Китая.
<i>M. menetriesi</i>	Летает в одном поколении с июня по август	27.05.-29.07.	Луга различных типов, колки, боры, в горах встречается выше границы леса до 2800 м.	До 2500 м.	Верхнее Приобье, горы Южной и Восточной Сибири, Саур, Амурская область, Магаданская область, Якутия, Камчатка, Монголия.

Вид	Сроки лёта по литературным данным	Сроки лёта по данным изученных этикеток и личных наблюдений	Биотопы и высоты по литературным данным	Высоты по данным этикеток и личных наблюдений	Распространение
<i>M. rebeli</i>	Июнь–июль	11.06.–18.07.	Летает на влажных высокогорных лугах хвойных лесов и в альпийской зоне на высоте 1900–2900 метров.	До 2900 м.	Алтай; Казахстан, оз. Маркаколь
<i>M. alatauica</i>	Июнь-июль	3.06.–19.07.	Луговые станции, преимущественно на склонах юго-западной экспозиции в лесном поясе гор на высотах 1500–2500 м	2700 м.	Джунгарский Алатау

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами впервые проведена комплексная работа, включающая сочетание морфологических и молекулярно-генетических методов применительно ко всем известным видам шашечниц подрода *Mellicta*. В морфологической части работы существенное внимание было уделено внутривидовой (включая внутривидовую) изменчивости полового аппарата самцов и самок, что позволяет сделать достоверные выводы о надежности тех или иных структур для видовой диагностики. Новым и важным аспектом в исследовании шашечниц стало изучение взаимодействия гениталий во время спаривания, и таким образом были установлены функции соответствующих структур, что позволило сделать дополнительные выводы об эволюции полового аппарата в подрode *Mellicta*, а также о значимости тех или иных признаков для систематики группы. Деление подрода на видовые группы на основе морфологических признаков самцов и самок подтверждено методом сравнения баркодов фрагмента гена COI, что отражает высокое значение применения данного молекулярно-генетического маркера в разработке системы изучаемой группы бабочек. Выявленные видовые группы имеют также свои экологические и зоогеографические особенности, что было установлено на основе впервые проведенного анализа для всех видов подрода. Фрагмент гена COI показал высокую эффективность в видовой диагностике подрода *Mellicta*: подавляющее большинство видов надежно определяется при помощи баркодинга. Ограничения применения данного метода для диагностики наблюдаются в зоне контакта парapatрических видов, где мы предполагаем интрогрессию. Тем не менее, для подобных случаев остается морфологический метод, а также возможное применение ядерных маркеров, первые шаги к чему уже сделаны в нашей работе на примере фрагмента гена 18S рРНК. Применение молекулярно-генетических методов в сочетании с морфологией (в том числе ранее неизвестных диагностических признаков), а также экологических и зоогеографических данных позволило решить ряд спорных таксономических

вопросов, что еще раз подчеркивает эффективность комплексных исследований в систематике. В рамках данной работы впервые осуществлено изучение преимагинальных стадий шашечниц подрода *Mellicta* при помощи электронно-сканирующей микроскопии и описана хетотаксия гусениц первого возраста. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности использования признаков яиц в качестве дополнительных для систематики и диагностики группы. Данная стадия развития диагностична по меньшей мере на уровне видовых групп. Основным практическим результатом нашей работы стало создание определительных ключей, охватывающих все виды группы и снабженных большим количеством иллюстраций. Наиболее важной составляющей определительных ключей стал раздел по самкам, определение по которым ранее было фактически не разработано. В качестве перспектив дальнейшего развития темы можно выделить в первую очередь продолжение изучения взаимодействия гениталий во время спаривания, которое в нашей работе изучалось на примере одного вида и на основании сравнительно-морфологического анализа было экстраполировано на остальные. Перспективным направлением является дальнейшее изучение использования фрагмента гена 18S рРНК в систематике сложных таксонов группы, что осуществлено нами в виде первых шагов; а также других ядерных маркеров, которые можно использовать для детального изучения взаимодействия парапатрических видов *M. aurelia* и *M. menetriesi*. В отношении данных видов высокий интерес представляют и цитогенетические исследования. Отдельным перспективным направлением является продолжение изучения преимагинальных стадий шашечниц подрода *Mellicta*.

ВЫВОДЫ

1. У шашечниц подрода *Mellicta* при копуляции зубцы субункуса взаимодействуют с поствагинальной пластинкой, каудальные отростки валвь – с аурикулами, остиум-киль эдеагуса и морула закрепляются в дуктусах самки. Гарпы выполняют функцию фиксации и направления в половые пути самки эдеагуса.

Основными диагностическими признаками гениталий самцов и самок являются особенности структур, взаимодействующих друг с другом при спаривании.

2. Эволюционные преобразования полового аппарата у шашечниц подрода *Mellicta* связаны с совершенствованием фиксации при копуляции. Виды со слабо загнутым каудальным отростком вальвы обладают бóльшим набором иных сцепляющих генитальных структур по сравнению с видами, имеющими резко загнутый каудальный отросток.

3. На основании морфологии в подрode выделяются три видовые группы: *parthenoides*, *athalia* и *aurelia*. Основными отличительными признаками групп являются особенности строения каудального отростка вальвы, сочетание набора структур, участвующих в сцеплении, а также строение генитальных пластинок и антрума самок.

4. Стадия яйца обладает диагностическим значением на уровне видовых групп: для группы *parthenoides* характерна бочонко-грушевидная форма яиц, для группы *athalia* – бочонковидная, для группы *aurelia* – овальная.

5. Деление подрода на видовые группы на основании нуклеотидной последовательности фрагмента гена первой субъединицы цитохром *c*-оксидазы (COI) совпадает с системой, основанной на данных морфологии.

6. Фрагмент ядерного гена 18S рРНК является перспективным молекулярно-генетическим маркером в спорных вопросах систематики шашечниц подрода *Mellicta*.

7. Шашечницы подрода *Mellicta* имеют два центра видoвого разнообразия – Альпы и Алтае-Саянскую горную страну. Группы *parthenoides* и *athalia* характеризуются бóльшей экологической пластичностью по сравнению с группой *aurelia*: у них нет четкой приуроченности к высотам, в зависимости от условий они способны переходить от моновольтинности к бивольтинности и среди них много широкоареальных видов, в то время как для группы *aurelia* характерна высокая степень эндемизма.

8. Подрод *Mellicta* включает восемь политипических и семь монотипических видов. Каждый вид характеризуется уникальной комбинацией морфологических признаков.

Список сокращений и условных обозначений

ГДМ – Государственный Дарвиновский музей, Москва;

ЗММУ – Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва;

ЗИН – Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;

КЭМГУ – кафедра энтомологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва;

СЗМ – Сибирский зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск;

ФНЦ ДВО РАН – Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток;

ВНИИКР – ФГБУ Всероссийский центр карантина растений, Московская область, Быково;

BMNH – British Museum of Natural History, Лондон, Великобритания;

HUS – Hokkaido University, Саппоро, Япония;

ZMNB – Berliner Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Берлин; Германия;

MNHN – Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Париж, Франция;

SM – Specola Museum, Флоренция, Италия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я выражаю глубокую благодарность своему научному руководителю К.А. Колесниченко за руководство и неоценимую помощь при подготовке данной работы. Также я очень признательна своим покойным учителям – А.В. Свиридову и А.Л. Девяткину, внесших большой вклад в формирование меня как специалиста по изучаемой группе.

За предоставленную возможность работы с материалом при подготовке данной диссертации выражаю признательность А.В. Свиридову (ЗММУ), С.Ю. Синеву и А.Л. Львовскому (ЗИН РАН), П.В. Богданову (ГДМ), Лелею А.С. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), В.К. Тузову, С.В. Чуркину, А.В. Курмаеву, А.В. Крупицкому (Москва), Н.А. Шаповалу и Г.Н. Шаповал (Санкт-Петербург); О.Э. Костерину (Новосибирск), Р.В. Яковлеву, Е.Р. Свиринову (Барнаул), Е.Ю. Захаровой (Екатеринбург), И.Г. Плющу (Киев), А.В. Филиппову (Улан-Удэ), Р.Э. Максимова (Красноярск). Хочу сказать большое спасибо Дж. Х. Бозано (Италия) за помощь в изучении типового материала. За помощь в переводе литературных источников с немецкого языка выражаю благодарность С.М. Колчановой.

За сотрудничество в осуществлении молекулярно-генетической части данной работы я выражаю благодарность А.А. Кудрявцевой, И.В. Манухову (Лаборатория молекулярной генетики Московского физико-технического института), Н.А. Шаповалу и Г.Н. Шаповал (Отделение кариосистематики Лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН), а также руководителям проекта «Barcode of Life» – А. В. Борисенко (Dr. Alex Borisenko), Меган Мильтон (Megan Milton) (Канадский Центр ДНК-штрихкодирования) и Полу Эберу (Dr. Paul Hebert) (Гуэлфский университет).

За ценные замечания, научные консультации, поддержку и всестороннюю помощь на разных этапах работы я выражаю благодарность А.Г. Бушу, Т.В. Галинской, И.О. Камаеву, С.А. Князеву, Я.Н. Коваленко, С.К. Корбу, К.П. Корневу,

А.В. Крупицкому, С.А. Курбатову, Ю.А. Ловцовой, С.Н. Лысенкову, Д.В. Моргуну, А. А. Намятовой, Н.Б. Никитскому, Н.А. Пояркову, В.В. Проклову, А.В. Сидорову, Е.Н. Соловьевой, А.В. Суворову, А.С. Хижняковой, А.В. Шипулину и И.А. Юдакову, а также всему коллективу кафедры энтомологии биологического факультета МГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айбасов Х.А., Жданко А.Б. Фауна чешуекрылых (Lepidoptera) Северного Казахстана. – Институт зоологии АН КазССР, Алма-Ата, 1982. – 35 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ.).
2. Берлов О.Э. Цветной Атлас-Определитель дневных бабочек бассейна озера Байкал. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://babochki.narod.ru>. – Дата обращения: 6.05.2023.
3. WFO Plant List [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://wfoplantlist.org>. – Дата обращения: 04.10.2022.
4. Брагина Т.М., Скарбовийчук С.Н. К фауне булавоусых чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera) Костанайской области // Вестник КГПИ, Научно-методический журнал. – 2007. – No 4 (8). – С. 129–133.
5. Буш М.Г. Внутривидовая изменчивость гениталий самцов *Mellicta athalia* (Rott.) на территории европейской части России // Биосфера земли: прошлое, настоящее и будущее. Материалы конференции молодых ученых. Екатеринбург. – 2008. – С. 41–48.
6. Буш М.Г. Шашечницы рода *Mellicta* (Lepidoptera, Nymphalidae) Европейской России: изменчивость гениталий и молекулярная диагностика // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2011. – Т. 116 (5). – С. 21–31.
7. Буш М.Г., Колесниченко К.А. Возможности использования строения полового аппарата самок для видовой диагностики и классификации видов шашечниц рода *Mellicta* Billberg, 1820 (Lepidoptera, Nymphalidae). 1. Виды группы *M. athalia* (Rottemburg, 1775) // Зоологический журнал. – 2016а. – Т. 95. № 5. – С. 557-566.
8. Буш М.Г., Колесниченко К.А. Возможности использования строения полового аппарата самок для видовой диагностики и классификации видов шашечниц рода *Mellicta* Billberg, 1820 (Lepidoptera, Nymphalidae). 2. Виды группы *M.*

- aurelia* (Nickerl, 1850) // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95. № 8. – С. 945–954.
9. Герасимов А.М. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Гусеницы / А.М. Герасимов; ред. Е.Н. Павловский. – М.-Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1952. Т. I, Вып. 2. – 343 с.
 10. Горбунов П.Ю., Ольшванг В.Н. Бабочки Среднего Урала. Справочник-определитель. – Екатеринбург: Сократ, 2007. – 352 с.
 11. Горбунов П.Ю., Ольшванг В.Н. Бабочки Южного Урала. Справочник-определитель. – Екатеринбург: Сократ, 2008. – 416 с.
 12. Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР: атлас. Карты 179–221. – Л.: Наука, 1984. С. 3–20.
 13. Городков К.Б. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera): сб. науч. тр. СПб.: ЗИН РАН, 1992. С. 45–53.
 14. Горбунов П.Ю. Шашечница Менетрие колымская *Melitaea menetriesi kolymskya* (Higgins, 1955) // Красная книга Магаданской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. – Магадан : Охотник, 2019. – С. 37.
 15. Дубатолов В.В., Сергеев М.Г. Новые сведения о толстоголовках группы родов *Parnara* Moore, *Pelopidas* Wlk. и *Polytremis* Mab. (Lepidoptera, HesperIIDae) // Членистоногие и гельминты. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1984. – С. 45–50. – (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири, вып. 17).
 16. Дубатолов В.В., Львовский А.Л., Стрельцов А.Н. Nymphalidae // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Издание второе / под ред. С.Ю.Синёва. – Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2019. – 448 с.
 17. Дубатолов В.В., Стрельцов А.Н., Сергеев М.Г., Костерин О.Э. Сем. Nymphalidae – Многоцветницы, или Нимфалиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 5. Ручейники и Чешуекрылые. Ч. 5. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – С. 286–338.

18. Жданко А.Б. Дневные бабочки (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) Казахстана. *Tethys entomological Research*, 2005. 11. – P. 85–152.
19. Жданко А.Б., Казенас В.Л. Дневные бабочки Семиречья. – Алматы: «Нур-Принт», 2014. – 214 с.
20. Ивонин В.В., Костерин О.Э., Николаев С.Л. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Новосибирской области. 3. Nymphalidae (без Satyrinae) // Евразийский энтомологический журнал. – 2013. – Т. 12. В. 2. – С. 177–199.
21. Камелин Р.В. Новая флора Алтая (задачи и концепция новой флористической сводки) // Флора Алтая. Т.1. Барнаул, 2005. –С.22—56.
22. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / под ред. С.Ю.Синёва. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 424 с.
23. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Издание второе / под ред. С.Ю.Синёва. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2019. – 448 с.
24. Колесниченко К.А. Бабочки-шашечницы рода *Melitaea* Fabricius (Lepidoptera, Nymphalidae) России и сопредельных стран: Систематика, экология и географическое распространение: дис. канд. биол. Наук. – М., 2006. – 187 с.
25. Колесниченко К.А. Эколого-таксономический обзор шашечниц рода *Melitaea* (Lepidoptera, Nymphalidae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2007. – Т. 112. – №3 С. 27-37.
26. Колесниченко К.А., Буш М.Г. Географическое распространение и подвидовая структура шашечницы *Mellicta ambigua* (Ménétriès, 1859) (Lepidoptera, Nymphalidae) // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. № 9. – С. 1051–1064.
27. Колесниченко К.А. Новый вид шашечницы группы *didyma* из Южной Монголии с замечаниями по внутривидовой структуре *Melitaea didymoides* Eversmann, 1847 (Lepidoptera, Nymphalidae) // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97. – №12. – С. 1485–1497.
28. Корб С. К., Большаков Л. В. Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilioniformes) бывшего СССР. Издание второе, переработанное и дополненное. // Эверсманния. – 2011. – Отдельный выпуск 2. – 124 с.

29. Коршунов Ю.П. Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) фауны СССР, II // Энтомологическое обозрение. – 1972. – Т. 51. Вып. 2. – С. 352–368.
30. Коршунов Ю.П. Новые описания и уточнения для книги «Дневные бабочки азиатской части России». – Новосибирск: НИЧ НГАУ, 1998. – 71 с.
31. Коршунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Урала, Сибири и Дальнего Востока. Определитель и аннотации. – Новосибирск, 2000. – 218 с.
32. Коршунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. – М. Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 424 с.
33. Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. Дневные бабочки азиатской части России: Справочник. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1995. – 202 с.
34. Коршунов Ю.П., Соляников В.П. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Rhopalocera) Монгольской Народной Республики // Насекомые Монголии. – 1975. – Т. 4. – С. 403–458.
35. Кошкин Е.С. Трофические связи гусениц булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Nesperioidea, Papilionoidea) Среднего Приамурья // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. – 2012. – Вып. 23. – С. 192 – 202.
36. Кумаков А.П., Коршунов Ю.П. Чешуекрылые Саратовской области. – Саратов, 1979. – С. 1–240.
37. Куренцов А.И. Зоогеография Приамурья. – М.: Наука, 1965. – 156 с.
38. Куренцов А.И. Булавоусые чешуекрылые Дальнего Востока СССР (определитель). – Ленинград, 1970. – 164 с.
39. Ловцова Ю.А., Камаев И.О. Идентификация гусениц карантинных для Евразийского экономического союза видов выемчатокрылых молей (Lepidoptera: Gelechiidae) // Фитосанитария. Карантин растений. – 2019. – №3. – С.34-45
40. Лухтанов В.А. Правило Добржанского и видообразование путем усиления презиготической репродуктивной изоляции в зоне вторичного контакта популяций // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71, № 5. – С. 372–385.

41. Лухтанов В.А. Делимитация видов и анализ криптического видового разнообразия в 21 веке // Энтомологическое обозрение. – 2019. – Т. 98, № 2. – С. 358–370.
42. Львовский А.Л., Моргун Д.В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 443 с. + 8 цв. вкл.
43. Майр Э. Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971. – 454 с.
44. Марков К. К., Лазуков Г. И., Николаев В. А., Четвертичный период (ледниковый период – антропогеновый период). Т2. – М.: Издательство Московского Университета, 1965. С. 236–300.
45. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4. Второе, исправленное издание русского перевода. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 223 с.
46. Мейнгард А.А. Список бабочек, собранных экспедицией Сапожникова В.В. в юго-восточную часть Русского Алтая и на прилегающую к нему окраину Монголии (Кобдо) в 1905–1906 гг. // Изв. имп. Томск, унив. XXXVI. 1. 1910. – С. 1–17.
47. Мержеевская О.И., Литвинова А. Н., Молчанова Р. В. Чешуекрылые (Lepidoptera) Белоруссии (каталог). – Минск. «Наука и техника», 1976 – 132 с.
48. Некрутенко Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Крыма. Определитель. – Киев: Наукова думка, 1985. – 152 с.
49. Некрутенко Ю., Чиколовец В. Денні метелики України. – Київ: Видавництво Раевского, 2005. – 232 с., 156 іл., 198 карт, 62 кольор. таблиц.
50. Осипов И.Н., Самодуров Г. Д. Дневные бабочки Приокско-террасного заповедника. (Эколого-фаунистический обзор). – Пущино: Научный центр биологических исследований. – 1988. – 22 с.
51. Роборовский В.И. Путешествие в Восточный Тянь-Шань и в Нян-Шань. // Труды экспедиции Русского географического общества по Центральной Азии в 1893–1895 гг. – Москва: ОГИЗ, 1949. – 503 с.

52. Рябов М.А. Материалы по фауне чешуекрылых Северного Кавказа. I. К познанию чешуекрылых горных степей Северного Кавказа // Учен. зап. Северо-Кавказ. ин-та краеведения. – 1926. – Т. 1. – С. 275–299.
53. Свиридов А.В. Типы биодиагностических ключей и их применение. – Москва, 1994. 110 с.
54. Сидорук К.В., Левитин Е.И., Свиридов Б.В., Пикасова О.В., Шустикова Т.Е. Метод экстракции ДНК из широкого спектра объектов с помощью обработки солями аммония // Биотехнология. – 2020. – Т. 36. – № 6. – С. 98–106.
55. Стрельцов А.Н., Маликова Е.И. Трофические связи булавоусых чешуекрылых Амурской области // Ученые записки БГПУ. Биология. Благовещенск: Изд-во БГПУ. – 1999. Т. 18. – С. 62–68.
56. Татаринцов А. Г., Долгин М. М. Фауна европейского северо-востока России. Булавоусые чешуекрылые. – СПб: Наука, 1999. Т. 7, ч.1. – 183 с.
57. Тихонов В.В., Страдомский Б.В., Кузнецов Г.В., Андреев С.А. Бабочки Кавказа и Юга России [электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.babochki-kavkaza.ru>. – Дата обращения: 06.04.2023.
58. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – М.: Издательство «Наука», 1968. – 452 с.
59. Штандель А.Е. Дневные бабочки (Lepidoptera, Rhopalocera) Алтая // Энтомологическое обозрение. – 1957. – Т. 36. – С. 134-141.
60. Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии (проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии). – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1981. – 168 с.
61. Яковлев, Р.В. Два новых таксона рода *Melitaea* Fabricius, 1807 (подрода *Mellicta* Billberg, 1820) (Lepidoptera: Nymphalidae) из западной Монголии и восточного Казахстана // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – 2007. – Вып. 9. – С. 34–40
62. Яковлев Р.В., Гуськова Е.В. Монгольский Алтай глазами энтомологов // Природа. – 2013. – №5 (1173). – С. 21–27

63. Agenjo R. Las *Melitaea (Mellicta) dejone* Gey., 1827–1832, *athalia* (Rott., 1775), y *parthenoides* Kef., 1851., en España. // Graellsia revista de entomólogos ibéricos. – 1974. – T. XXX. 1–61.
64. Arnold R.A., Fischer R.L. Operational mechanisms of copulation and oviposition in *Speyeria* (Lepidoptera: Nymphalidae) // Annals of the Entomological Society of America. – 1977. – Vol. 70. – P. – 455–468.
65. Asahi J., Kanda S., Kawata M., Kohara Y., Fujioka T. The Butterflies of Sakhalin in Nature. – Tokyo, 1999. – 311 pp. [in Japanese]
66. Assmann A. Berichtigung und Ergänzung der schlesischen Lepidopteren-Fauna. // Zeitschrift für Entomologie (Breslau). – 1847. – 1 (1). Pp. 1–6.
67. Aurivilius Ch. Nordens fjärilar, handbok i Sveriges, Norges, Danmarks och Finlands macrolepidoptera. – Stockholm, Hiertas bokförlag, 1888–1891. – 277 s.
68. Barnes W., MacDunnough, J.H. Notes on North American Diurnal Lepidoptera // Contributions to the natural history of the Lepidoptera of North America – 1916. – Vol. III., № 2. – Pp. 53–152.
69. Batori E., Pecsénye K., Toth J.P., Varga Z. Patterns of genetic and morphometric differentiation in *Melitaea (Mellicta) athalia* (Lepidoptera: Nymphalidae) // Biological Journal of the Linnean Society. – 2012a. – Vol. 107. – P. 398–413.
70. Batori E., Pecsénye K., Bereczki J., Varga Z. Patterns of genetic and taxonomic differentiation in three *Melitaea (subg. Mellicta) species* (Lepidoptera, Nymphalidae, Nymphalinae) // Journal of Insect Conservation. – 2012b. – 16(5). – Pp. 647–656.
71. Bernardi G., de Lesse H. Les types des Nymphalidae paléarctiques du Laboratoire d'Entomologie du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris // Bulletin de la Société entomologique de France. – 1951. – V. 56. – Pp. 136–143.
72. Beuret H. Zur Kenntnis der Variabilität von *Melitaea athalia* Rott, und *pseudothalia* Rev. // Bull. Soc. ent. Suisse. – 1931. – 15. – P. 78–94.
73. Beuret H. Studien über *Melitaea athalia* Rott. und *helvetica* Rühl (*pseudathalia* Rev. // Bull. Soc. ent. Suisse. – 1933. – 15. – Pp. 424–455).
74. Billberg G.J. Enumeratio insectorum in Musaeo Gust. Joh. Billberg. – Stockholm: Typis Godelianis, 1820. – 138 pp.

75. Bink F.A. Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa. – Haarlem: Schuyt and Co., 1992. – 512 pp.
76. Barcode of Life Data System [электронный ресурс]. – Режим доступа: [https://https://www.boldsystems.org](https://www.boldsystems.org). – Дата обращения: 06.02.2024.
77. Bourgogne J. *Melitaea athalia athalia* Rott. et *M. athalia helvetica* Rühl (*pseudathalia* Rev.) en France, étude biogéographique. //Annales de la Société entomologique de France. – 1953. – 122: pp. 131-176.
78. Brown, W.L., Wilson, E. O., Character Displacement // Systematic Zoology. – 1956. – Vol. 5. – P. 49–65.
79. Bremer O. Neue Lepidopteren aus Ost-Sibirien und dem Amur-Lande, gesammelt von Radde und Maack, beschreiben von Otto Bremer. (Lu le 22 mars 1861) // Bulletin de l'Académie Imperiale des Sciences de St.-Petersbourg. – 1861. – T. 3. – P. 461–496.
80. O'Brien S. J., Mayr E. Bureaucratic mischief: Recognizing endangered species and subspecies // Science. – 1991. – Vol. 251. P. 1187–1188.
81. Butler A.G. Butterflies recently sent home from Japan by Mr. Montague Fenton // Cistula entomologica. – 1878. – Vol. 2. – P. 281–287.
82. Churkin S., Devyatkin A. A new species of *Mellicta* Billberg, 1820 from the Mongolian Altai (Lepidoptera, Nymphalidae) // HELIOS. Collection of lepidopterological articles. M.: TROITSA. – 2005. – V. VI. – P. 181–188.
83. Cordero C., Baixeras J. Sexual Selection within the Female Genitalia in Lepidoptera // Peretti V.A., Aisenberg A. Cryptic Female Choice in Arthropods: Patterns, Mechanisms, and Prospects. – Berlin/Heidelberg, Germany, Springer International Publishing, 2015. – P. 325–350
84. Coyne J. A., Orr H. A. Speciation. Sunderland, Massachusetts. – Sinauer Associates, 2004. – 545 p.
85. Cracraft J. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation // D. Otte, J. Endler (eds). Speciation and its Consequences. Sunderland. – Sinauer Associates, 1989. – Pp. 28–59.

86. de Lesse H, Spéciation et variation chromosomique chez les Lépidoptères Rhopalocères // Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale. – 1960b. – 12e série. 2: 1–223.
87. De Jong R Functional morphology of the genitalia of *Carcharodus boeticus* Stauderi Rev. (Lepidoptera, Hesperiiidae) // Netherlands Journal of Zoology. – 1978. – Vol. 28. – P. 206–212.
88. Devyatkin A.L. Genus *Mellicta* Billberg, 1820 // Tuzov (ed.) et al. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories. V. 2. – Sofia – Moscow: Pensoft, 2000. – P. 76–82.
89. Dincă V.; Dapporto L.; Somervuo P.; Vodă R.; Cuvelier S.; Gascoigne-Pees M.; Huemer P.; Mutanen M.; Hebert P.D.N.; Vila R. High resolution DNA barcode library for European butterflies reveals continental patterns of mitochondrial genetic diversity // Communications Biology. – 2021. – Vol. 4. – №315.
90. Dobzhansky T. Speciation as a stage in evolutionary divergence // Am. Nat. – 1940. – Vol. 74. – Pp. 312–321.
91. Dubatolov V.V. New data on taxonomy of Lycaenidae, Nymphalidae and Satyridae (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Asian part of Russia // Far Eastern Entomologist. – 1997 [April]. – No. 44. – Pp. 1–12.
92. Dufour L. Anatomie générale des diptères // Annales des Sciences Naturelles. Troisième série. Zoologie. – 1844. – Vol. 1. – P. 244–264.
93. Dufresnes C., Poyarkov N., Jablonski D., Acknowledging more biodiversity without more species // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2023 – Vol. 120. – No.40. – e2302424120.
94. Duploux A., Woestmann L., Gallego Zamorano J., Saastamoinen M. 2016. Impact of male condition on his spermatophore and consequences for female reproductive performance in the Glanville fritillary butterfly // Insect Science. – Vol. 25. P. 284–296.
95. Eberhard W.G. Sexual selection and animal genitalia. – Cambridge: Harvard University Press, 1985. – 244 p.

96. Ebert G., Rennwald E. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 2. Tagfalter II. – Stuttgart (Ulmer), 1991. – 535 S.
97. Eckstein K. Die Schmetterlinge Deutschlands mit besonderer Berücksichtigung ihrer Biologie. 1. Band. – Stuttgart, 1913 – 120 pp.
98. Esper E. J. C. Die Schmetterlinge in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. – Erlangen: Walther, 1783–1785. Th. 2. – 190 S., Taf. 51–93.
99. Fabricius I.C. Die neueste Gattungs-Eintheilung der Schmetterlinge aus den Linneischen Gattungen *Papilio* und *Sphinx*. Tom I. // Illiger: Mag. Insektenk. – 1807. – Vol. 6. – P. 1–277.
100. Federley H. Chromosomenzahlen finnlandischer Lepidopteren. 1. Rhopalocera. // Hereditas. – 1938. – 24. – P. 397–464.
101. Federley H. Die bedeutung der kreuzung f'ur die evolution // Jenische Zeitschrift f'ur Naturwissenschaft. – 1932. – Vol. 67. –Pp. 364–386.
102. Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap // Evolution. – 1985. –Vol. 39. – Pp. 783–791.
103. Fixsen C. Lepidoptera aus Korea // Romanoff N.M. (Ed.). Mémoires sur les Lépidoptères. Bd. 3. St. Pétersbourg: Imprimerie de M.M. Stassuléwitch. – 1887. – S. 233–356.
104. Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Molecular Marine Biology and Biotechnology. – 1994. – Vol. 3. – P. 294–299.
105. Freitas A.V.L., Brown Jr. K.S. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera) // Systematic Biology. – 2004. – Vol. 53. P. 363–388.
106. Freyer C. F. Beiträge zur Geschichte europäischer Schmetterlinge mit Abbildungen nach der Natur. – 1828. – Bd. 1. Bis. VIII. № 25. – 164 p. XLVIII tab.
107. Fruhstorfer H. Altes und Neues über *Melitaea athalia* // Archive für Naturgeschichte. – 1917. – Bd. 83 (A). Hf. 3. S. 176–186.

108. Fukuda H., Hama E., Kuzuya I., Takahashi M., Tanaka B., Tanaka H., Wakabayashi W., Watanabe Y. The life histories of butterflies in Japan. – Osaka, 1983. Vol. 2. (Nymphalidae). – P. 1–325. Pl. 1–64. 29.
109. Galicia-Mendoza, I., Sanchez, V. and Cordero, C. On the function of signa, a genital trait of female Lepidoptera // *Annals of the Entomological Society of America*. – 2008. – Vol. 101. – P. 786–793.
110. Geyer C. Sammlung europäischer Schmetterlinge / errichtet von Jac[ob] Hübner, fortges. von C[arl] Geyer. – Augsburg : Verfasser. – Heft 1, 1832. – Figs 947–950.
111. Giese H. Ueber die Verbreitung von *Melitaea athalia* Rott. und *pseudathalia* Rev. // *Ent. Rundschau*. – 1933. – 50. – P. 177–180.
112. Godart, J.B. Papillon, in: Latrelle P.A., Godart J.B. Histoire Naturelle. Entomologie, ou Histoire Naturelle des Crustacés, des Arachnides et des Insectes. Encyclopédie Méthodique. – Paris, Agasse, 1819-1824. – Tome Neuvième: 828 p.: p. 1–328 (1819), 329–803 (1824), 804–828 = supplément (1824).
113. Gomez-Bustillo M. R., Fernandes Rubio F. Mariposas de la Península Ibérica. Ropalóceros, II. – Madrid, ICONA, 1974. – 258 p.
114. Gorbunov P.Y. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). – Thesis Universität Ekaterinburg, 2001. – 320 p.
115. Gorbunov, P., Kosterin, O. The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature. Vol. 2. – Rodina et Fodio, Moscow, 2007. – 408 pp.
116. Cordero C On the function of cornuti, sclerotized structures of the endophallus of Lepidoptera // *Genetica*. – 2010. – Vol. 138. – P. 27–35.
117. Hajibabaei M., Smith M.A., Janzen D.H., Rodríguez J.J., Whitfield J.B. & Hebert P.D.N. A minimalist barcode can identify a specimen whose DNA is degraded // *Molecular Ecology Notes*. – 2006. – Vol. 6. – P. 959–964. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01470.x>

118. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids. Symp. – 1999. – Ser. 41. – P. 95–98.
119. Harvey, D. J. 1991. Higher classification of the Nymphalidae. Appendix B. // The development and evolution of butterfly wing patterns (H. F. Nijhout, ed.). – Smithsonian Institution Press, Washington, DC. – P. 255–273
120. Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball Sh. L., Waard, de J. R. Biological identifications through DNA barcodes // Proc. R. Soc. London B. – 2003. – Vol. 270. – Pp. 313–321.
121. Hesselbarth G., van Oorschot H., Wagener S. Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder. – Bocholt: Selbstverlag S. Wagener, 1995. – 3 Bände. – 1357 + 847 S., 470 Farbtaf., 13 SW-Taf., 342 Verbreitungskarten.
122. Heyne A. Tagfalter // Rühl F. (Ed.). Die palaearktischen Grossschmetterlinge und ihre Naturgeschichte. Leipzig: Heyne E. – [1893–1895]. Bd. 1. – S. 1–857.
123. Higgins L.G. An illustrated catalogue of the palearctic *Melitaea* (Lepidoptera, Rhopalocera) // Transactions of the Entomological Society of London. – 1941. – Vol. 91. – P. 175–365.
124. Higgins L.G. A descriptive catalogue of the genus *Mellicta* Billberg (Lepidoptera, Nymphalidae) and its species, with supplementary notes on the genera *Melitaea* and *Euphydryas* // Trans. Ent. Soc. Lond. – 1955. – Vol. 106. P. 1–124.
125. Higgins L.G. The classification of European butterflies. – London (Collins), 1975. – 320 p., 402 text figs.
126. Higgins L. G. A revision of the genus *Euphydryas* Scudder (Lepidoptera: Nymphalidae) // Entomological Gazette. – 1978. – Vol. 29. – P. 109–115.
127. Higgins L. G. A revision of *Phyciodes* Hubner and related genera, with a review of the classification of the Melitaeinae (Lepidoptera: Nymphalidae). // Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.). – 1981. – Vol. 43 (3). – P. 77–243. Fig. 1–490.
128. Higgins L.G., Riley N.D. A field guide to the butterflies of Britain and Europe. — London: Collins, 1970. – 381 p.
129. Hinojosa J. C., Marques V., Mesa L. S., Dapporto L., Dincă V., Vila R. Can species endure massive introgression? Genomic evidence of asymmetric gene flow in

Melitaea butterflies // Systematic Entomology. – 2024. –
<https://doi.org/10.1111/syen.12631>

130. Hormuzaki C. Beobachtungen an der Melitaeengruppe *athalia*, *aurelia* und *parthenie*. // Deutsche Ent. Z. Iris 11. – 1898. – S. 2.
131. Hormuzaki C. Die systematische und morphologische Stellung der bukowiner Formen von *Melitaea athalia* Rott. und *M. aurelia* Nick. // Zeitschrift für wissenschaftliche Insectenbiologie. – 1911. – Bd. 7. – S. 213–218, 261–267.
132. Horn W., Kahle I., Friese G., Gaedike R., Collectiones entomologicae. Ein Kompendium über den Verbleib entomologischer Sammlungen der Welt bis 1960. Teil. II: L bis Z. – Berlin, Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der Deutschen Demokratischen Republik, 1990. – 573 p.
133. Hurvich C.M., Tsai C.-L. Regression and time series model selection in small samples // Biometrika. – Vol. 76. – Pp. 297–307.
134. Igarashi Y., Kimura H., Hida H., Umeda Y., Yazaki M., Yui H. The 150 butterflies of Central Mongolia. – Tokyo, 2001. – 192 p. [на японском, английском и монгольском]
135. Issekutz L., Kovács L. A Melitaea-nem *athalia* csoportja, különös tekintettel a *M. britomartis*-ra. (Die *athalia*-Gruppe der Gattung *Melitaea*, mit besonderer Berücksichtigung von *Melitaea britomartis* Assm) // Folia Entomologica Hungarica. – 1954. – Vol. 7. № 9. P. 133–146.
136. Ivanova N.V., deWaard J., Hebert P.D.N. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA. // Molecular Ecology Notes. – 2006. – Vol. 6. – P. 998–1002.
137. Jugovic J., Koren T. Wing pattern morphology of three closely related *Melitaea* (Lepidoptera, Nymphalidae) species reveals highly inaccurate external morphology based species identification // Nota lepidopterologica. – 2014. – Vol. 37. – P. 75–90.
138. Juhasz E., Vegvari Z., Toth J.P., Pecsénye K., Varga Z.. Climate-induced changes in the phenotypic plasticity of the Heath Fritillary, *Melitaea athalia* (Lepidoptera: Nymphalidae) // European Journal of Entomology. – 2016. – Vol. 113. – P. 104–112.

139. Junker M., Hausmann A., Schönitzer K., Young C. & Kuczkowski S. Enzymatic digestion – a new method for egg extraction from dry female collection specimens (Lepidoptera: Geometridae) // *Insect Systematics & Evolution*. – 2006. – Vol. 37. №3. – P. 351–359.
140. Kalyaanamoorthy S., Minh B., Wong T., von Haeseler A, Jermin L. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates // *Nature Methods*. – 2017 – Vol. 14. – P. 587–589. <https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>
141. Keferstein C. Versuch einer kritisch-systematischen Aufstellung der europ. Lepidopteren mit Berücksichtigung der Synonymie // *Entomologische Zeitung Stettin* – 1851. – 12. P. 242 – 256.
142. Kim S.S., Lee C.M., Kwon T.S., Joo H.Z., Sung J.H. Korean Butterfly Atlas 1996-2011. Research Note 461. – Korea Forest Research Institute, Seoul, 2012. – 483 p.
143. Kim C.-W. Distribution Atlas of Insects of Korea (Rhopalocera, Lepidoptera). – Seoul: Korea University Press, 1976. – 200 p.
144. Kolesnichenko K.A., Kotlobay A.A. Review of the fritillary species systematically close to *Melitaea lutko* Evans, 1932 (Lepidoptera: Nymphalidae) with analysis of their geographic distribution and interrelations with host plants // *European Journal of Taxonomy*. – 2022. – № 830: P. 1–60.
145. Kolesnichenko K.A., Kotlobay A.A. Early Stages and Notes on the Biology of *Melitaea gina* Higgins, 1941 (Lepidoptera: Nymphalidae) from Northern Zagros Mts (Iran) with the Special Remarks on Taxonomy // *Zootaxa*. 2023. Vol. 5369 (2). P. 223–238.
146. Korb S.K., Bolshakov L.V. A systematic catalogue of butterflies of the former Soviet Union (Armenia, Azerbaijan, Belarus, Estonia, Georgia, Kyrgyzstan, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Moldova, Russia, Tajikistan, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan) with special account to their type specimens (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) // *Zootaxa*. – 2016. – Vol. 4160 (1). – P. 1–324.
147. Kovacs S. A *Mellicta britomartis* Assmann, 1847 Eszak-magyaror szagi populacioinac vizsgalata (Lepidoptera: Nymphalidae) // *Folia Entomologica Hungarica*. –1986. – Vol. 47. – Pp. 213–219.

148. Kovalenko M.G., Kolesnichenko K.A., Kudryavtseva A.A. Revealing the specific status of *Mellicta distans* Higgins, 1955, stat. n. (Lepidoptera, Nymphalidae) with morphological and molecular characters // *Zootaxa*. – 2020. – Vol. 4853 (3). P. 353-368
149. Kudrna O. An Annotated Catalogue of the Butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) Named by Roger Verity // *J. Res. Lep.* – 1983. – Vol. 21. №. 1. – P. 1–105.
150. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms // *Molecular Biology and Evolution*. – 2018. – Vol. 35. – P. 1547–1549.
151. Lafranchis T. Butterflies of Europe. New Field Guide and Key. – Diatheo, 2004. – 351 p.
152. Lang S-Y. The Nymphalidae of China. Part I. Libytheidae, Danainae, Calinaginae, Morphinae, Heliconiinae, Nymphalinae, Charaxinae, Apaturinae, Cyrestinae, Biblidinae, Limenitinae. Psdubice-Beijing-Chongqing: Tshikolovets Publication, 2012. – 456 p.
153. Larsen B. K. Some butterfly observations in the Karaganda Oblast of Kazakstan (Lepidoptera, Rhopalocera) // *Atalanta*. – 2003. – Vol. 34. – P. 153 – 165.
154. Leech J.H. Butterflies from China, Japan, and Corea 1, 2. – London: R.H. Porter; Taylor et Francis, 1892–1894. – 286 p.
155. Leneveu J., Chichvarkhin A., Wahlberg N. Varying rates of diversification in the genus *Melitaea* (Lepidoptera: Nymphalidae) during the past 20 million years // *The Linnean Society of London, Biological Journal of the Linnean Society*. – 2009. – Vol. 97. P. 346–361.
156. Leraut P. Liste systématique et synonymique des lépidoptères de France, Belgique et Corse. – Suppl. à Alexanor et au Bull. Soc. ent. Fr.; ISBN 2-903273-01-4. – 1980 – 334 S.
157. Long E.C., Thomson R.C., Shapiro A.M. A time-calibrated phylogeny of the butterfly tribe Melitaeini // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2014. – Vol. 79. – P. 69–81.

158. Lorkovic Z. Die Chromosomenzahlen in der Spermatogenese der Tagfalter // *Chromosoma*. – 1941. – Bd. 2. – P. 155–191.
159. Ludlow F., Kinnear N. B. A contribution to the ornithology of Chinese Turkestan. Part I // *Ibis*. – 1933. – Vol. 13 №3. – P. 240–259.
160. Lukhtanov V., Sourakov A., Zakharov E., Hebert P. DNA barcoding Central Asian butterflies: increasing geographical dimension does not significantly reduce the success of species identification // *Molecular Ecology Resources* –2009. – Vol. 9. – P. 1302–1310.
161. Lukhtanov V.A., Lukhtanov A.G. Die Tagfalter Nordwestasiens (Lepidoptera, Diurna) // *Herbipoliana*. – 1994. – № 3. – 440 S., 56 Taf.
162. Manley W.B.L., Allcard H.G. A field guide to the butterflies and burnets of Spain. — Manchester: William Morris Pr., 1970. – 192 p.
163. Matsuda Sh. Taxonomic status of *Melitaea niphona* Butler (Lepidoptera, Nymphalidae // *Trans. Lepidopterol. Soc. Japan*. – 1996. – Vol. 47. № 1. – P. 59–68. [in Japanese] .
164. Matsumura S. An Enumeration of the Butterflies and Moths from Saghalien, with Description of new species and subspecies // *Journal of the College of Agriculture, Hokkaido University*. – 1925. – Vol. 15. №. 3. – P. 83–196.
165. Matsumura S. Some new Butterflies from Korea received from Mr. T. Takamuku // *Insecta Matsumurana*. – 1929. – Vol. 3. № 4. – P. 152–156.
166. Masly J.P. 170 years of “lock-and-key”: genital morphology and reproductive isolation. *International Journal of Evolutionary Biology*. – 2012. – P. 1–10.
167. Mayr E. Change of genetic environment and evolution // Huxley J., Hardy A.C., Ford E.B., editors. *Evolution as a Process*. – London: Unwin Brothers, 1954. – P. 157–180.
168. Ménériès E. Lépidoptères de la Sibérie orientale et en particuliere des rives de l’Amur // Schrenck L. (Ed.). *Reisen and Forschungen im Amur-Land*. St. Petersburg: Commissionäre der K. Akademie der Wissenschaften. – 1859. – Bd. 2 (I). – P. 1–75.
169. Moore F. *Lepidoptera Indica*. // London. 1901–1903. L. Reeve et Co. – 1901–1902. – Vol. 5. VIII+241. – Tt. 379–466.

170. National Center for Biotechnology Information [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>. – Дата обращения: 06.02.2024.
171. Niculescu E.V, Étude morphologique et systématique sur le genre *Melitaea* F. (Lep. Nymphalidae) // Bull. de la Soc. entomol. de Mulhouse. – 1964. – jan.–févr. – P. 1–17.
172. Oberthür Ch. Lépidoptérologie comparée // Études de lépidoptérologie comparée. – 1904. – Fasc. I. – 11–19 p.
173. Oberthür Ch. Notes pour servir a etablir la faune Francaise et Algerienne des Lepidopteres // Études de lépidoptérologie comparée. – 1909. – Fasc. III. – 249-254 p.
174. Oberthür Ch. Lépidoptérologie comparée Études de lépidoptérologie comparée. – 1910. – Fasc. IV. – 7–691 pp.
175. Oorschot H., Coutsis J.G. The genus *Melitaea* Fabricius, 1807 (Lepidoptera: Nymphalidae, Nymphalinae). Taxonomy and systematics with special reference to the male genitalia. – Pardupice: Tshikolovets Publications, 2014. – 360 p.
176. Park K. T., Kim S. S. Atlas of butterflies (Lepidoptera). Insects of Korea Series 1. Korea Research Institute of Bioscience and Biotechnology et Center for Insect Systematics – Seoul, Korea, Jeonghaeng Publishing, 1997. – 381 p. [in Korean].
177. Pazhenkova E.A., Lukhtanov, V.A. Genomic introgression from adistant congener in the Levant fritillary butterfly, *Melitaea acentria* // Molecular Ecology. – 2021. – T. 30. – №19. – P. 4819–4832
178. Reverdin J.L. Note sur *Melitaea athalia* Rott., et diagnose d'une espece nouvelle // Bul. Soc. ent. France. – 1920. – P. 319–321.
179. Reverdin J.L. *Melitaea athalia* Rott. et *Melitaea pseudathalia* nova species (?) // Bull. Soc Isp. Genève, 5. – 1922. – P. 24–46.
180. Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space // Systematic Biology. – 2012. – Vol. 61. P. 539–542.

181. Rottenburg, S. A. Anmerkungen zu den Hufnagelischen Tabellen der Schmetterlinge. Erste Abtheilung // *Der Naturforscher*. – 1775. – Vol. 6. – P. 1–34.
182. Rühl F. Nachtrag zu dem Artikel “Beitrag zur kritischen Sichtung der Melitaeen-Gruppe *Athalia* Rott., *Parthenie* Bork. und *Aurelia* Nick.” // *Societas entomologica*. – 1891. – Vol. 5 (19). – 149 p.
183. Saitou N., Nei M. The neighbour-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees // *Molecular Biology and Evolution*. – 1987. – Vol. 4. – P. 406–425.
184. Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. DNA sequencing with chainterminating inhibitors // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1977. – Vol. 74(12). – P. 5463–5467.
185. Seitz A. Argynnidi, Heliconiidi, Acraeidi // Seitz A., Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Die Gross-Schmetterlinge des palaearktischen Faunengebietes. Die Palaearktischen Tagfalter. Stuttgart: Lehmann Vrlg. 1. – 1908. – S. 117–148. T. 40–48.
186. Schweizerischer Bund für Naturschutz. Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten, Gefährdung, Schutz. – Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basel, 1987. – 516 p.
187. Scudder H. Historical sketch of the generic names proposed for butterflies. // *Proc. amer. Acad. Arts Sci. Boston*. – 1875. – T. 10. – P. 268–273.
188. Simmons L.W. Sexual selection and genital evolution. *Australian Entomologist*. – 2013. – Vol. 53. P. 1–17.
189. Staudinger O. I. Macrolepidoptera // Staudinger O., Wocke M. Catalog der Lepidopteren des Europäischen Faunengebiets. // Dresden. – 1871. – P. 1–35+Corrigenda et Addenda. – P. 422+423.
190. Staudinger O. Beitrag zur Lepidopteren-Fauna Central-Asiens. // *Stettin, ent. Ztg*. – 1881. – T. 42 (7/9). – S. 253–300.
191. Sugiura N. Further analysis of the data by Akaike’s information criterion and the finite corrections // *Communications in Statistics Theory and Methods*. – 1978. – Vol. A7. – Pp. 13–26.
192. Staudinger O. Lepidopteren des Kentei-Gebirges // *Deut. Ent. Z. Iris*. – 1892. – Bd. 5. – S. 300–393.

193. Staudinger O. Die Macrolepidopteren des Amurgebiets . I. Theil. Rhopalocera, Sphinges, Bombyces, Noctuae // Romanoff N.M. (Ed.). Mémoires sur les Lépidoptères. St. Pétersbourg: Imprimerie de M.M. Stassuléwitch. – 1892. – Bd. 6. – P. 83–658.
194. Staudinger O. Lepidopteren des Apfelgebirges. // Deut. Ent. Z. Iris. – 1898. – Bd. 10. – S. 320–344.
195. Staudinger O., Rebel H. Catalog der Lepidopteren des palaearktischen Faunengebietes. I. Theil: Famil. Papilionidae – Hepialidae. – Berlin: Friedländer und Sohn, 1901. – XXXII + 411 S.
196. Sushkin P. Zur anatomischen Begründung einiger palearktischer Arten der Gattung *Melitaea* // Zeitschrift für wissenschaftliche Insectenbiologie. – 1913. – Bd. 9. – S. 169–175, 285–289, 321–321.
197. Tahami M.S., Dincâ V., Lee K.M., Vila R., Joshi M., Heikkilä M., Dapporto L., Schmid S., Huemer P., Mutanen M. Genomics Reveal Admixture and Unexpected Patterns of Diversity in a Parapatric Pair of Butterflies // Genes. – 2021. – Vol. 12. 2009. – P. 1–15.
198. Talsma J. H. R., Torri K., van Nouhuys S. 2008. Host plant use by the Heath fritillary butterfly, *Melitaea athalia*: plant habitat, species and chemistry // Arthropod-Plant Interactions. – 2008. – Vol. 2:63–75.
199. Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. MEGA 4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // Molecular Biology and Evolution. – 2007. – Vol. 24. – P. 1596–1599. (Publication PDF at <http://www.kumarlab.net/publications>).
200. Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // Molecular Biology and Evolution. – 1993. – Vol.10. – Pp. 512–526.
201. Tavaré S. Some Probabilistic and Statistical Problems in the Analysis of DNA Sequences // Lectures on Mathematics in the Life Sciences (American Mathematical Society). – 1986. – Vol. 17. – Pp. 57–86.

202. Templeton A.R. The theory of speciation via the founder principle // *Genetics*. — 1980. — Vol. 94, no. 4. — P. 1011—1038.
203. Tolman T. *Butterflies of Britain and Europe. Field guide*. — London: Harper Collins, 1997. — 320 p.
204. Toropov S.A., Zhdanko, A.B. *The Butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) of Eastern Turan, Tarbagatai, Saur and South-western Altai. Vol.2 (Danaiidae, Nymphalidae, Lycaenidae)*. — Bishkek, 2015. — 425 p., figs, maps (English/Russian)
205. Tshikolovets V.V. *The butterflies of eastern Europe, Urals and Caucasus. An illustrated guide*. — Kiev, Brno: Konvoj, 2003. — 175 p., 47 col. pl.
206. Tshikolovets V.V. *Butterflies of Europe and the Mediterranean Area*. — Kiev—Pardubice: Tshikolovets publications, 2011. — 544 p.
207. Tshikolovets V.V., Bidzilya O.V., Golovushkin M.I. *The butterflies of Transbaical Siberia*. — National Academy of Sciences of Ukraine, 2002. — 320 p., 48 col. pl.
208. Tshikolovets V.V., Nekrutenko Yu.P. *The butterflies of Caucasus and Transcaucasia*. — Kiev—Pardubice: Tshikolovets publications, 2012. — 423 p., 44 col. pl.
209. Tshikolovets V.V., Yakovlev R.V., Bálint Zs. *The butterflies of Mongolia*. — Kiev—Pardubice: V. Tshikolovets, 2009a. — 320 p., 48 col. pl.
210. Tshikolovets V.V., Yakovlev R.V., Kosterin O.E. *The Butterflies of Altai, Sayans and Tuva*. — Kiev—Pardubice: V. Tshikolovets, 2009b. — 374 p., 48 col. pl.
211. Tshikolovets V., O. Kosterin, P. Gorbunov, R. Yakovlev. *The Butterflies of Kazakhstan (Lepidoptera, Rhopalocera). The butterflies of Palaearctic Asia XI*. — Vadim Tshikolovets Publications, Pardubice, 2016. — 379 p., 57 pl.
212. Tuzov V. K. *The synonymic list of butterflies from the ex-USSR*. — Moscow, Rosagroservice, 1993. — 74 p.
213. Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Churkin S.V., Dantchenko A.V., Devyatkin A.L., Murzin V.S., Samodurov G.D., Zhdanko A.B. *Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories. Vol. 2. Libytheidae, Danaiidae, Nymphalidae, Riodinidae, Lycaenidae*. — Sofia – Moscow: Pensoft, 2000. — 580 p.

214. Urbahn E. Die Unterschiede der Jugendstände und Falter von *Melitaea athalia* Rott., *britomartis* Assm. und *partenie* Bkh. = *aurelia* Nick. in Deutschland. (Lep.) // Zeitschrift der Wiener entomologischen Gesellschaft. – 1952. – 37. Nr. 7/8. – P. 105–121
215. Varga Z. The Macrolepidoptera-fauna of Debrecen and its environment (in Hung. with German summary) // Folia Entomologica Hungarica. – 1957. – Vol. 10. – P. 235–238.
216. Varga Z. Eine neue Unterart von *Mellicta britomartis* Assm. (Lep.: Nymphalidae) // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 1969. – Vol. 15. – P. 219–227.
217. Verity R. Revision of the *athalia* group of the genus *Melitaea* Fabricius, 1807 // Transactions of the Entomological Society of London. – 1940. – Vol. 89. – P. 591–706.
218. Verity R. Le farfalle diurne d'Italia, 4: Divisione Papilionida, Sezione Libytheina, Danaina e Nymphalina: Famiglie Apaturidae e Nymphalidae. – Marzocco S. A., Firenze, 1950. – 380 p.
219. Wahlberg N. Comparative description of the immature stages and ecology of five Finnish melitaeine butterfly species (Lepidoptera; Nymphalidae) // Entomologica Fennica. – 2000. – Vol. 11. – P. 167-174.
220. Wahlberg N., Zimmermann M. Pattern of Phylogenetic Relationships among Members of the Tribe Melitaeini (Lepidoptera: Nymphalidae) Inferred from Mitochondrial DNA Sequences // Cladistics. – 2000. – Vol. 16. – P. 347–363.
221. Wahlberg N., Weingartner E., Nylin S. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea) // Molecular Phylogenetics and Evolution – 2003. – Vol. 28. P. 473-484
222. Weidemann H.J. Tagfalter. Band 2: Biologie, Ökologie, Biotopschutz. – Neumann-Neudmann, Melsungen, 1988. – 372 S.
223. Williamson E. Keys in systematic work // Science. – 1922. – Vol. 55. P. 703.
224. Wnukowsky W. Einige faunistische Angaben über die Insekten Sibiriens und des Ussuri-Gebietes. // Zoologischer Anzeiger. – 1929. – Vol. 83 (9/10). – P. 221-224.

225. Wojtusiak R. J., Niesiolowski W. Lepidoptera of the Central Caucasus collected during the Polish alpine expedition in 1935, with ecological and zoogeographical remarks. I. Part. Macrolepidoptera // *Acta Mus. Hist. nat. Acad polon.* – 1946. – № 6. – P. 1-74.
226. Zander E. Beitrage zur Morphologie der mannlichen Geschlechtsanhangs der Lepidopteren. // *Zeitschr. Wiss. Zool.* – 1903. – Band 74. – S. 557-615. Taf. XXIX.

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Коваленко Маргарита Григорьевна

**Систематика и видовая диагностика шашечниц подрода *Mellicta* Billberg,
1820 рода *Melitaea* Fabricius, 1807 (Lepidoptera, Nymphalidae) на основе
морфологических и молекулярно-генетических методов**

Специальность 1.5.14 – Энтомология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

ТОМ 2

(приложения к ТОМУ 1)

Научный руководитель:

к. б. н. К.А Колесниченко

Москва, 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРИЛОЖЕНИЕ А. Этикеточные данные изученного материала.....	3
ПРИЛОЖЕНИЕ Б. Внутривидовая вариабельность половых структур самцов шашечниц подрода <i>Mellicta</i>	41
ПРИЛОЖЕНИЕ В. Определительные ключи шашечниц подрода <i>Mellicta</i>	86
ПРИЛОЖЕНИЕ Г. Морфологическое описание яиц изученных видов <i>Melitaeini</i> с этикеточными данными и количеством исследованного материала.....	136
ПРИЛОЖЕНИЕ Д. Видовые группы подрода <i>Mellicta</i>	142
ПРИЛОЖЕНИЕ Е. Данные полученных нуклеотидных последовательностей...	147
ПРИЛОЖЕНИЕ Ж. Дендрограммы, построенные при помощи методов максимального сходства (ML) и ближайшей экономии (MP).....	203

ПРИЛОЖЕНИЕ А. Этикеточные данные изученного материала

M. athalia (Rottemburg, 1775) (331 экземпляра)

Россия: Европейский северо-западный регион: 1 ♀, Петер., к. Ершова (ЗИН); 1 ♂, Серёжино, Ямбургск. у., Бианки. 28.V.95 (ЗИН); 1 ♀, Торбино Новг. 3.VI.13. Н. Филиппевъ (ЗИН); 7 ♂♂, Шаталово, Псковская о., 11-23.VII.1966 (ЗММУ); **Европейский северо-восточный регион:** 1 ♀, Коми АССР, Ухтинск. р. Луг. К. Седых, 5.VII.57 (ЗИН); **Европейский южно-таежный регион:** 2 ♂♂, Кострома, июнь 2011 г. Козлов С. leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Европейский центральный регион:** 5 ♂♂, Тверская гб., Осташк. у. 9-22.VI.1913, Е. Миллер (ЗММУ); 1 ♂, Тверская гб., Осташк. у. 9.VI.1913, Н.К. Котовч. (ЗММУ); 2 ♀♀, Тверская обл., Западновинский р-н., окрестности д. Поляки, 20 и 28.07.93, К. Колесниченко (КЭМГУ); 41 ♂♂, 1 ♀, Московская обл., Серпуховский р-н, окр. д. Лужки, 3-10 июня 2007, Буш М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♂♂, Петровско-Разумовская (Р.Р.), 15-18.06.1888 (ЗММУ); 1 ♂, Петровско-Разумовская, 14.06.1887 (ЗММУ); 2 ♂♂, Петровско-Разумовская, 21-22.06.1891 (ЗММУ); 1 ♂, Моск. у. Кузьминская лесная дача, 1906.VI.7. (ЗММУ); 5 ♂♂, Моск. у. Кузьминская лесная дача, 1907.VI.4.(ЗММУ); 1 ♂, Моск. у. Кузьминская лесная дача, 1907.VI.28.(ЗММУ); 2 ♂♂, Кузьминки Моск. у. (ЗММУ); 1 ♂, Кузьминки Моск. у., 1911.V.21 (ЗММУ); 1 ♂, Моск. у., с. Кузьминки, 1911.V.30 (ЗММУ); 1 ♂, Моск., 1870.06.13 (ЗММУ); 1 ♂, Московская обл., Егорьевский р-н, с. Никитино, 1920.VI.21, Цветаев (ЗММУ); 1 ♂, Московская обл., с. Полушкино, 1934.VI.6., А.С. Смирнов (ЗММУ); 2 ♂♂, Московская обл., Одинцовский р-н., ЗБС МГУ, 5.06.2011, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Московская обл., Раменский р-н, Жуково, 26.6., В. Проклов leg (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀, 23.06.2019. Московская область, Чеховский р-н, 2 км СЗ д. Ваулово, заболоченный луг. В. Пономарев (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♀♀, Московская обл., Одинцовский р-н, окр. Д. Новошихово, 23.07.2022, М.Г. Коваленко (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀, Россия, Моск. обл, г. Красноармейск, Пирожная гора, 20.06.2010, Юдаков И.А.; 2 ♂♂, Россия, Моск. обл,

г. Красноармейск, с/т Черничка, просека ЛЭП, 10.06.2010, Юдаков И.А.; 3 ♂♂; Тульская область (ЗММУ); **Европейский центрально-черноземный регион:** 2 ♂♂, Воронежская обл., ст. Терновка, 5 и 15/VI-46 г., Мазохин (ЗММУ); Марки 91-7, 2 ♂♂, Воронежская гб., Прокунин (ЗММУ); 5 ♂♂; Липецкая область (ЗММУ); **Волго-Донской регион:** 19 ♂♂, 1 ♀, Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg (колл. М.Г. Коваленко); **Средне-Уральский регион:** 1 ♂, 1930.VI.12. Ural Centr. Sverdlovsk Circ. S. Tshetverikov L. (ЗИН); **Южно-Уральский регион:** 36 ♂♂, Челябинская обл., Каслинский р-н, окр. с. Метлино, ВУРС, июнь 2005, Рудоискатель leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀ Челябинская обл., Ильменский заповедник, 22 июня (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Башкир. Заповед. [Бурзянский район] 50 км W Узяна, Филиппьев, 21.VI.937 (ЗИН); **Южно-Западносибирский регион:** 1 ♀, Новосибирская обл., Ордынский р-н, Шеничный лог, 13.07.2013, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Предалтайский регион:** 2 ♂♂, Новосибирская обл., Искитимский р-н, правый коренной берег р. Шипуниха, между д. Евсино и д. Ложок, 2.07.2013, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♂♂, Алтайский край, Ребрихинский р-н, 17.06.23, Свирин Е.Р. 53°06'58.8''N, 82°25'16.1''E (колл. М.Г. Коваленко); **Горно-Алтайский регион:** 42 ♂♂, 6 ♀♀, Алтай, окр. с. Усть-Кокса, 12–17.06.2010, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Алтай, Курайский хр., 2000 м. 11.7.65 (ЗММУ); 1 ♂, Altai, Kuraisky Mts., Aktash v. vicinity, 2000-2200, 20-30.06.03, S. Alekseenko (КЭМГУ); **Красноярский регион:** 1 ♂, 06.06.2002, Республика Хакасия, окр. оз. Баланкуль, лесостепная зона, Maximov Roman (колл. Р. Максимова); **Тувинский регион:** 1 ♂, Sibiria, Tuva, v. Sush' Mezen' r. 1200 m 15-25.06.1998, leg. Vaschenko S. (ЗММУ); **Предбайкальский регион:** 3 ♂♂, Байкал, Листвянка, 25.06.1995, Колесниченко К.А. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Иркутск, 22.VI. 09 [1909]. К. Щеголикова (ЗИН); 1 ♂, 24.VI.69, Байкал, падь Варначка, (ФНЦ ДВО РАН); **Южно-Якутский регион:** 2 ♂♂, Wilui, Колл. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН); 1 ♂, Witim, 28.7.88 Колл. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН); 1 ♂, окрестности г. Олекминска, 910.17.VI. Харитоновъ (ЗИН); 1 ♂, Олекминскъ, 21.VI. 1911. Харитоновъ (ЗИН); **Восточно-Якутский регион:** 2 ♂♂,

East Yakutia, Tompo district, Teply Kluch vill, V. Khandyga river, H-350, 6-8.07.2016, Kurmaev A.V. coll. N 62°77'345'', E 136°79'536'' (колл. М.Г. Коваленко); **Северо-Охотоморский регион:** 17 ♂♂, 1 ♀, окрестности г. Магадана, 1964.07.1. А. Цветаев (ЗММУ); 1 ♀, Магаданская обл., Тенькинский р-н, 15 км от пос. Кулу, Колымская воднобалансовая станция, 3.06.2006, А.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, 28.VII.61. Атка (ФНЦ ДВО РАН); 1 ♂, 4.VII.62, Мадаун (ФНЦ ДВО РАН); **Другие страны:** **Великобритания:** 1 ♀, "Great Britain, East Blean Wood, VC 15 TR 1864, 4/07/2008 VVP, V. Proklov leg." (колл. М.Г. Коваленко); **Сербия:** 2 ♂♂, Serbia, Knjaževac, Balta Verilovac, 12-16.06.2017, Kovalenko M.G. (колл. М.Г. Коваленко); **Эстония:** 1 ♂, 1 ♀, Estonia, Schmetzke (ЗИН); **Украина:** 10 ♂♂, Черниговская обл., г. Седнев, 8.07.1971 (ЗММУ); 1 ♀, "Chernigov reg, Konotop t. vicinity, 10.07.92, R. Kabakova" (КЭМГУ); 9 ♂♂, Украина, Винницкая обл., Могилёв-Подольск. р-н, окр. с. Немья, 14.06.2007, Плющ И. leg (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Украина, Киевская обл., 8 км севернее г. Фастов. 15.07.01, Плющ И. leg. (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♀♀, "Ukraine, Kiev Reg., Brovarsky distr., Zavorichi v., 29.05.2014, I. Pljusch" (КЭМГУ); 1 ♂, Украина, Львовская обл., окр. С. Моршин, 27.05.1998, Рутьян Е. leg. (колл. М.Г. Коваленко); 8 ♂♂, Украина, Волынская обл., Сваловичи, 12.06.2005. Плющ И. leg. (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♂♂, Волынская обл., Маневичский р-н, Черемский з-к, 9.07.2006, Плющ (колл. М.Г. Коваленко); **Грузия:** 2 ♂♂, 3 ♀♀, Грузия, с. Ликани, Имеретинский хребет, 2000 м, 5–9.08.1936 г. А. Цветаев (ЗММУ); 5 ♂♂, 1 ♀, 19-20.07.1924, "Transcaucasia, Vakuriani, G. Pashin", (ЗММУ); **Армения:** 1 ♀, 01.07.2016. Армения, путь из Дилижана в Цахкадзор, 40.6398, 449222, Коваленко М.Г. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Армения, Дарачичаг, 25.VI.25 (ЗИН); **Турция:** 1 ♂, Turkei, Prov. Sivas, 20 km nord Zara, 1600-1800 m., 2.07.1977, Naumann (ЗММУ); 1 ♂, Turkey, Artvin prov., Pont Mts. (E part), Lazistan Mts (SE slopes), 1 ♀ Barhal r., Karatash Mt., Barhal v. vicinity 2000 m, 5.07.07, V. Savitsky (КЭМГУ); 1 ♂, Турция, вилайет Артвин, около 11 км ЮЗ г. Артвин, около 5 км ЗЮЗ перевала Саралетский, поляна у дороги в верхнем лесном поясе, 1910 м. 20.07.2008. N 41°06'55'', E 41°43'20'', В.Ю. Савицкий leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Казахстан:** 2 ♂♂, 2 ♀♀, "E. Kazakhstan, Sarym-Sakty Mts, 12 km SSW Soldatovo v., 1300 m, 11–13.06.12, N

49°07', E 85°04', R. Yakovlev" (КЭМГУ); **Монголия:** 1 ♀, Mongolia. Bulgan Aimak. 35 km NW of Bayan-Agt. 1500 m. 49°13'N. 101°46' E. 16.VI.2005. O. Gorbunov leg (колл. М.Г. Коваленко);

***M. caucasogenita* Verity, 1930 (69 экземпляров)**

Россия: Западно-Кавказский регион: 3 ♂♂, 1 ♀, С. Кавказ, с. Теберда, хребет М. Хатипара, 20-21.06.1916. Г. Пашин (ЗММУ); 1 ♀, С. Кавказ, с. Теберда, р. Муху, 16.07. 1940, А. Цветаев (ЗММУ); 1 ♀, С. Кавказ, с. Теберда, р. Гаралы-Кол, 1.07.1916. Г. Пашин (ЗММУ); 1 ♂, С. Кавказ, с. Теберда, р. Муху, 19.06. 1916, Г. Пашин (ЗММУ); 1 ♀, С. Кавказ, с. Теберда, хребет М. Хатипара, 1900 м, 28.07.1940, А. Цветаев (ЗММУ); 5 ♂♂, КЧР, окр. г. Теберда, хр. Орта-Гидам, склон восточной экспозиции, h = 2600 m, 18.08.2006, leg. Буш М.Г. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, КЧР, г. Теберда, h = 1400, 4.08.2006, leg. Буш М.Г. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, КЧР, Тебердинский заповедник, г. М. Хатипара, склон восточной экспозиции, альпийский луг, h=3000 м, 6.08.2006 leg. Буш М.Г. (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♀♀, "N. Osetia, S slopes of Skalysty Mts., Kavirhoh r., 4 km NEE Arhoh pass, 1930 m, 24.07.2009, N 42°50'15", E 044°15'30", V. Savitsky" (КЭМГУ); **Другие страны: Грузия:** 9 ♂♂, 3 ♀♀, Грузия, с. Ликани, Имеретинский хребет, 2000 м, 5–8.08.1936 г. А. Цветаев (ЗММУ); 3 ♂♂, 1 ♀, 5, 16, 20 июля 1924, "Transcaucasia, Bakuriani, G. Pashin" (ЗММУ); 1 ♀, "Georgia. Marneulsky Distr., Burma v. vicinity, 600 m. 23.06.1968, Selivanov" (КЭМГУ); 1 ♀, Transcaucasia, Georgia, Meskhetinsky mts. Borzhom vall. Atskuri vill. 02.07.98, Dantchenko A. leg (КЭМГУ); 4 ♂♂, 1 ♀, Georgia, Samtskhe-Javakheti prov., Akhaltsikhe distr., Anda vil. Circ., 1600-1900 m. 17.07.2017. I. Pljushtsh. leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Армения:** 13 ♂♂, 1 ♀, Армения, г. Горис, 1700 м, 26.06.1974, А. Цветаев (ЗММУ); 2 ♂♂, 1 ♀, 6.07.1925, Armenia Ross. Delizhan, V. Gamburtsev (ЗММУ); 3 ♂♂, Армения, Дарачичаг, 1925 г. VI конец, V. Gamburtsev (ЗММУ); 1 ♂, Армения, с. Цахкадхор (Дарачичаг), 1934.VII.22 leg. Цветаев (ЗММУ); 1 ♂, 1925 г. VII.13, Armenia, Karaklis, V. Gamburtsev (ЗММУ); 4 ♂♂, 1 ♀, Армения, Цахкадзор, окр. гостиницы Наири, 1.07.2016, Коваленко М.Г. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀, Армения, хребет Цахкуняц,

гора Тегенис, 24.06.2016, Коваленко М.Г. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Армения, Дарачичаг, 25.VI.25 (ЗИН);

***M. ambigua* Ménériés, 1859 (387 экземпляров)**

Россия: Предбайкальский регион: 1 ♂, Иркутская переправа 5.06.1914 (ЗИН); 1 ♂, Култук, 5.06.914, S. Rodionoff (ЗИН); **Прибайкальский регион:** 1 ♀ (фото), голотип *M. ambigua sayanskalpina* Verity, 1940, Gouv. Irkutsk, Mondy, Sajamont. or., Chulugaischa, 2600, Juni (SM); 1 ♂ (фото), паратип *M. ambigua sayanskalpina* Verity, 1940, Tunkinsche Weisberge, Sajam Gbg., Turan, 2000, Juli (SM); 2 ♂♂, Хамар-Дабан, 1915 (ЗИН); 1 ♂, 2.VII.55 г. Хамар-Дабан, р. М. Быстрая, ср. теч. А. Рожков (ФНЦ ДВО РАН); 2 ♂♂, 1 ♀, Прибайкалье, подножье Хамар-Дабана, Зактуй, 29.06.1969, материалы А.И. Черепанова (СЗМ); 3 ♂♂, Селингинский р-н, 30 км СЗ п. Таежный, р. Темник, 7.07.1988, С. Чуркин (колл. С. Чуркина); 1 ♂, 25 км к востоку от Баргузина, 13.07.1965, Н. Пугачук (ГДМ); 2 ♂♂, Russia, Republic of Buryatia, E. Sayan Mts., Tunkinsky Mts. range, near Mondy, 1800 m, 12-20.06.2015, leg. Filippov Anatoly (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Russia, Republic of Buryatia, Tarbagataisky distr., near Nikolaevsky vill., N 51.656045, E 107.792746, leg. Filippov Anatoly and Evgeny, 03 June 2016 (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Бурятия, р. Витим, 21.VI.1961, 112°20' в.д., 53°20' с.ш. А. Пономаренко (ЗММУ); **Забайкальский регион:** 1 ♂, Забайкалье, через Хар-Дабан к Мондам, 1.06.[19]15 (ЗИН); 1 ♂; Сохондинский заповедник, среднее течение р. Букукун, р. Сохондинка, 21.06.1991, В. Дубатолов (СЗМ); 1 ♂, Чита, 28.06.96, В. Дубатолов, О. Костерин (СЗМ); 27 ♂♂, 4 ♀♀, Карымский р-н, 10 км В пос. Урульга, р. Ингода, 23-29.06.1995, К. Колесниченко – (КЭМГУ); 4 ♂♂, р. Менза, 21.06.1958, А. Пономаренко (ЗИН); 3 ♂♂, р. Амазар, 1912, В. Муралевич (ЗИН); **Восточно-Якутский регион:** 1 ♂, голотип *M. ambigua kurmaevi* (Kolesnichenko et Bush, 2015), Республика Якутия, район с. Батагай, восточная терраса р. Яна, 1.07.2010, Курмаев А.В. (ЗММУ); паратипы *M. ambigua kurmaevi*: 4 ♂♂, Россия, Республика Якутия (Саха), Верхоянский р-н, с. Батагай, правый берег р. Яна, песчаные террасы. Над ледниками. 22-27.06.2011, Курмаев А.В. (КЭМГУ); 1 ♀, Республика Якутия, район

с. Батагай, восточная терраса р. Яна, 29.06.2010, Курмаев А.В. (КЭМГУ); 1 ♂, Якутия, окрестности с. Батагай, 2.07.2009, Курмаев А.В. (КЭМГУ); 2 ♂♂, 1 ♀, Россия, респ. Якутия (Саха), Эвено-Батынтайский нац. округ, окр. с. Джергалах, правый берег, 2-13.07.2011, Курмаев А.В. (КЭМГУ); 2 ♂♂, 1 ♀, Якутия, Батагай, 06.1990, ex coll. Tuzov V.K. (КЭМГУ); 2 ♂♂, Верх.[оянские] горы, S. Rodionoff, 9.06.1913 (ЗИН); 2 ♂♂, Верх.[оянские] горы, S. Rodionoff, 26.05.1914 (ЗИН); 1 ♂, Верх.[оянские] горы, S. Rodionoff, 1.06.1914 (ЗИН); 1 ♂, Верх.[оянские] горы, S. Rodionoff 21.06.1914 (ЗИН); 1 ♂, 1 ♀, р. Яна, 50 км ниже Верхоянска, 4.07. 1927, М. Ткаченко (ЗИН); 1 ♂, Верхоянск, окр. Реки Борулах, впад. в р. Адычу, 18.07.1927, М. Ткаченко (ЗИН); 1 ♂, Яна, р. Адыча до Иктырхая, 12.07.1885, Бунге и Толь, (ЗИН); 1 ♀, р. Адыча, пр. Яны, 5-6.07.1885, Бунге и Толь (ЗИН); **Средне-Амурский регион:** 1 ♀, лектотип *M. ambigua*, Amur sept., Schrenk, Amur sept., *Athalia* var. *Ambigua* Mén., coll. Acad. Petrop., ЗИН РАН, (ЗИН); 1 ♀, Siberia orient.[alis], Маак (ЗИН); 1 ♂, р. Зея, 200 верст ниже с. Зея, 1.07. (ЗИН); 3 ♂♂, Зейский р-н., р. Гиллой, 1.07.1964, Л. Селиванов (ГДМ); 2 ♂♂, с. Экимчан, Л. Николаевский (ГДМ); 2 ♂♂, Петропавловка на Амуре 3.07.1965 (ГДМ); 2 ♂♂, с. Экимчан, 16-18.06.1975, Л. Николаевский (ГДМ); 1 ♀, Селемджинский р-н, Мариинск, 23.06.1971, Л. Николаевский (КЭМГУ); 1 ♂, 1 ♀, г. Зея, 22.06.1978, А. Свиридов (ЗММУ); Амурская область: 8 ♂♂, 3 ♀♀, г. Свободный, 24-25 июня 1975, Цветаев А. leg. (ЗММУ); 5 ♂♂, 2 ♀♀, г. Свободный, 1.07.1971 (ГДМ); 21 ♂♂, 6 ♀♀, окр. г. Свободный, п. Костюковка, 5-9.07.1995, К. Колесниченко (КЭМГУ); **Нижне-Амурский регион:** 6 ♂♂, 2 ♀♀, Nicolajefsk [Николаевск-на-Амуре], coll. Dieckmann, Graeser legit. (ЗИН); 3 ♂♂, 2 ♀♀, г. Комсомольск-на-Амуре, 26.06.2005, А. Капкаев (колл. С. Чуркина); Хабаровский край: 3 ♂♂, 3 ♀♀, Nabarovsk, Graeser leg. (ЗИН); 6 ♂♂, Ching. [Хинган] (ЗИН); 1 ♂, Хабаровск, 13.07.1964, Кузякин А. leg. (ЗММУ); 9 ♂♂, 4 ♀♀ Хабаровск, 15.07.1964, А. Кузякин (ГДМ); 12 ♂♂, 1 ♀, окр. п. Облучье, Березовая Падь, 1-6.07.2002, К. Колесниченко (КЭМГУ); 3 ♂♂, 2 ♀♀, Amur (ЗИН); 1 ♂, Amur ter. (ЗИН); 2 ♂♂, Казакевичево, 20.07.1964, В. Чечелева (ГДМ); **Сахалинский регион:** 4 ♂♂, 1 ♀, Пильво, 24.06.1910, Дербок (ЗИН); 1 ♀, 4.VII.1950, о. Сахалин, Лесогорский р-н, дорога на Смирных перед

перевалом, елово-пихтовый лес, Г. Криволуцкая (ФНЦ ДВО РАН); **Приморский регион:** 12 ♂♂, Сучанский рудник, Колл. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН); 15 ♂♂, 2 ♀♀, ст. Шмаковка, с. Озерное, 2-11.07.1935, Севастьянов С. leg. (ЗММУ); 3 ♂♂, Западный берег мыса Песчаный, 11-22.07.1978, Некрасов А. leg. (ЗММУ); 11 ♂♂, 12 ♀♀, Уссур. с. Каймановка, 7.07.1959, Степанов Р. leg. (ЗММУ); 5 ♂♂, Горно-таежная станция, 1956, Ануфриев Л. leg. (ЗИН); 3 ♂♂, Анучинск, Ю-3 Сихотэ-Алинь, г. Муравейка, 18-28.06.2005, Анискович А. leg. (ЗИН); 3 ♂♂, 3 ♀♀, Vladivostok, Graeser leg. (ЗИН); 2 ♂♂, Ussuri (ЗИН); 1 ♀, 5 ♂♂, Екатериновка на р. Сучан, 8.07.1969, А. Кузякин (ГДМ); 4 ♂♂, Сучан, 8.07.1969, С. Кретьова (ГДМ); 7 ♂♂, 3 ♀♀, Супутинский заповедник, 22.07.1969, С. Кретьова (ГДМ); 1 ♂, ст. Фридман. 9.07.1969, С. Кретьова (ГДМ); 6 ♂♂, 7 ♀♀, Кедровая падь, 21.07.1969, Кузякин (ГДМ); 1 ♀, Новонежино, 4.07.1969, Кузякин (ГДМ); 2 ♂♂, Сихотэ-Алинский заповедник. 20.07.1977, И. Волошина (ГДМ); 2 ♂♂, Посъет, 6.07.1976, Н. Степанов (ГДМ); 1 ♂, 40 км к югу от Уссурийска, 6.07.1969, Кретьова С. (ГДМ); 1 ♂, Венюково на Уссури, 26.07.1964. (ГДМ); 1 ♂, низовье р. Эльдуги, 3.07.1969, Кузякин (ГДМ); 7 ♂♂, 3 ♀♀, Чугуевский р-н, окр. п. Заметное, 6.06.2006, К. Колесниченко (КЭМГУ); 26 ♂♂, 12 ♀♀, Пограничный р-н, окр. п. Барабаш-Левада, 18-26.07.1995, К. Колесниченко (КЭМГУ); 2 ♀♀, S. Primor'e reg., Pogranichny distr., Varabash-Levada v., 18-26.07.95, К. Kolesnichenko (КЭМГУ); 1 ♀, Приморский край, Шкотовский район, близ села Романовка, 26.07.2022, Сидоров А.В. (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♂♂, Приморский край, Шкотовский район, окр. д. Анисимовка, турбаза «Пасека», 28.06.2023, Коваленко М.Г. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Прим. кр., Октябрьский р-н, Шуфанское плато, 28-VI-70. Д. Кононов (ФНЦ ДВО РАН); **другие страны: Корейский полуостров:** 1 ♂, Korea, к. Авинова (ЗИН); 1 ♂, Corea, VI.1884, Herz leg. (ЗИН); **Япония:** 1 ♂, Туре, Japan 66.15. male, “В[неразборчиво] 8367, *Melitaea nippona* female Butl. (BMNH); 1 ♂, 1 ♀, pref. Nagano, Tobiro, 19-21.07.67 (ЗММУ); 4 ♂♂, 1 ♀, Japan, Nagano, 21.07.54 (ЗММУ); 2 ♂♂ Нагано, 21.07.57 (ЗИН); 2 ♂♂; Tobiro, pref. Nagano, 25.07.67, Murayama (ЗИН); 1 ♂ Нагано, 23.07.1970 (ГДМ); 2 ♂♂, Nagano, Minamisaki, 1300 m., 21.07.1980 (ГДМ); 1 ♂, Nagano pref., Tateshina, 23.07.1970, T. Nemoto (ГДМ); 1 ♂, 1 ♀, Nagano, Nobeyama,

1400 m., 25.07.1977, М. Tomonaga (ГДМ); 1 ♂, Honshu, Tamanuki (ФНЦ ДВО РАН);
1 ♂, Japan, Matsumura, Asama-Yama, 3.VII, 1916 (ФНЦ ДВО РАН);

***M. britomartis* Assmann, 1847 (219 экземпляров)**

Россия: Европейский центральный регион: 2 ♂♂, Московская обл., р. Коломны, с. Черная, 1933.VII.6, Смирнов (ЗММУ); 22 ♂♂, 7 ♀♀, Тульская область, Заокский р-н, правый берег р. Городенка, напротив д. Нижняя Городня, 23.06.2013, Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Европейский центрально-черноземный регион:** 5 ♂♂, 1 ♀, Белгородская обл., Белгородский р-н, с. Пуляевка, 19.06.2016, Коваленко М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Белгородская обл., Белгородский р-н, с. Пуляевка, 19.06.2016, Коваленко М.Г. leg. (ВНИИКР); 3 ♂♂, Белгородская обл., Белгородский р-н, с. Пуляевка, 13.06.2022, Коваленко М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко) 2 ♂♂, 1 ♀, Белгородская обл., Белгородский р-н, с. Пуляевка, 16.06.2022, Коваленко М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Средне-Волжский регион:** 16 ♂♂, Prov. Samarensis, Distr. Stauropol. "Lesnoe", G. Pashin, 1914.VI.7-15 (ЗММУ); 3 ♂♂, Prov. Samarensis, Distr. Stauropol. "Lesnoe", G. Pashin, 1913.VI.16-27 (ЗММУ); **Волго-Донской регион:** 6 ♂♂, Саратовская обл., Николаевский городок, 1924.VI.7, Цветаев (ЗММУ); 2 ♂♂, Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg (колл. М.Г. Коваленко); **Южно-Уральский регион:** 23 ♂♂, Челябинская обл., Каслинский р-н, окр. с. Метлино, ВУРС, 11 июня 2005, Рудоискатель leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Южно-Западносибирский регион:** 1 ♀, Новосибирская обл., Ордынский р-н, Шеничный лог, 13.07.2013, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Предалтайский регион:** 1 ♀, Новосибирская обл., Искитимский р-н, правый коренной берег р. Шипуниха, между д. Евсино и д. Ложок, 2.07.2013, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 9 ♂♂, 2 ♀♀, Новосибирская обл., Новосибирский р-н, р. Шадриха, д. Мельничиха, 14.07.2013, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 3 ♂♂, Алтайский край, Ребрихинский р-н, 17.06.23, Свирин Е.Р. 53°06'58.8''N, 82°25'16.1''E (колл. М.Г. Коваленко); **Горно-Алтайский регион:** 9 ♂♂, 1 ♀, Алтай, Алтайский государственный природный биосферный заповедник, кордон Чири, остепненный

луг, 10 июня 2012 г., Т.В. Галинская leg. (колл. М.Г. Коваленко); 32 ♂♂, 1 ♀, Алтай, окрестности с. Усть-Кокса, 15.06.2010, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀, Алтай, Курай, Шапиро, 18.VII.67 (КЭМГУ); 1 ♂, Алтай, Шебалино, 19.7.1990 leg. Матвеев, ex col. Tuzov V.K. (КЭМГУ); 1 ♂, S. E. Altai, Tshuja Mts. 7000 feet. 5 July, 98. Н. J. Elwes, Колл. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН); **Красноярский регион:** 5 ♂♂, 20-27.06.2015. Красноярский край, Северо-Енисейский р-н, с. Брянка, р. Чиримба, руч. Находный, Курмаев А. (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♂♂, 01.VII.16 Ru., Khakasia, Kuznetsky Alat. Mts Shira-Kommunar rd. (22-33 km), forest steppe hills, meadow leg. Maksimov Roman (колл. Р. Максимова); 2 ♂♂, 04.07.1999, РХ, окр. оз. Баланкуль, лесостепная зона, Максимов Roman (колл. Р. Максимова); 1 ♂, 21.06.2015, РХ, окр. д. Биджа, холмы, лесостепная зона, Максимов Roman (колл. Р. Максимова); **Тувинский регион:** 1 ♀, Sibiria, Tuva, Khoromnug-Taiga Mts. Buren r. 1100-1400 m. 15-25.06.1998, leg. Vaschenko (КЭМГУ); 1 ♂, Sibiria, Tuva, v. Sush', Mezen' r. 7-13.06.97, leg. Vaschenko S (КЭМГУ); 1 ♂, S. Tuva, 13.06.2022. Ubsunur Hollow, Khoromnug-Taiga Mts., Dyuev-Alyr R., 10 km NNE Moren v. 1450-1600 m. Kolesnichenko K.A. leg. (КЭМГУ); **Предбайкальский регион:** 2 ♀♀, "Irkutsk prov., Ol'honsky distr., road Baiandai – Elantsy, Kosaia Step' v. vicinity, 10–11.07.03. K. Kolesnichenko" (КЭМГУ); 1 ♂, Илимск, I.VII.1965, Жерихин (ЗММУ); **Прибайкальский регион:** 1 ♂, Burjatia, Barguzin r., 45-50 km NE Mayski v., Dzhirga, 16-19.06.2005, S. Rudykh (КЭМГУ); 1 ♂, Russia, Republic of Buryatia, E. Sayan Mts., Tunkinsky Mts. range, near Mondy, 1800 m, 23-30.06.2009, leg. Filippov A./E. (колл. М.Г. Коваленко); 3 ♂♂, Burjatia Reg., Irkut R. vall., Mondy vill. Vicinity, 1200 m, 27.06-4.07.2007 А. Devyatkin (КЭМГУ); **Забайкальский регион:** 1 ♂, Забайкальский край, Кыринский р-н, окр. с. Хапчеранга. 10.06.1991, Колесниченко К.А. (колл. М.Г. Коваленко); **Южно-Якутский регион:** 1 ♂, Якутск, 13-VII- [год неразборчиво], coll. К.А. Воробьев (ЗММУ); 1 ♂, Wilui, Колл. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН); 1 ♂, Якутск, Якутское отд. Русского Географического общества, Москвин, 27.VI.927 (ЗИН); **Средне-Амурский регион:** 1 ♀, Amur Reg., Zea R., Malaya Sazanka v. 1-2.07.12. N. Burlak, D. Tishechkin (КЭМГУ); **Нижне-Амурский регион:** 1 ♂, Хабаровский кр., Кульдур, 1.7.1989, leg. Махат, ex col.

Tuzov V.K. (КЭМГУ); **Приморский регион:** 1 ♀, “S. Primor’e reg., Pogranichny distr., Varabash-Levada v., 18–26.07.95, K. Kolesnichenko” (КЭМГУ); 1 ♂, Russia, Primorsky reg., Varabash-Levada, 13-23.07.1995. leg. and coll. V. Tuzov (КЭМГУ); 1 ♂, Приморский край, ст. Шмаковка, с. Озерное, 29.VI.1935, Севастьянов С. leg. (ЗММУ); 1 ♂, Приморский край, Пограничный р-н., Барабаш-Левада, 22.07.2002, Колесниченко К.А. (колл. М.Г. Коваленко); **другие страны: Украина:** 1 ♀, Винницкая обл., Могилёв-Подольск. р-н, с. Лядова, 15.06.2007, И. Плющ (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♀♀, Винницкая обл., Могилёв-Подольский р-н, окрестности с. Немья, 14.06.2007, И. Плющ (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀, Винницкая обл., Могилёв-Подольск. р-н, окрестности с. Немья, 18.07.2010, И. Плющ (колл. М.Г. Коваленко); 3 ♂♂, Украина, Винницкая обл., Могилёв-Подольск. р-н, окр. с. Немья, 14.06.2007, Плющ И. leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Казахстан:** 1 ♀, E. Kazakhstan, Sarym-Sakty Mts, 12 km SSW Soldatovo v., 1300 m, 11–13.06.12, N 49°07’, E 85°04’, R. Yakovlev (КЭМГУ); 1 ♂, 2 ♀♀, NE Kazakhstan, Saur Mts., B. Zhemenei riv., Zhanaturmyz v., 1600, 10–12.06.98, A. Klimenko (КЭМГУ); 1 ♂, E. Kazakhstan, Saur Mts., B. Zhanaturmys’ v., 7.06.1999, 1600 m, leg. Churkin S. (КЭМГУ); 1 ♂, Вост. Казах., Нарын. хр, Новоберезовка, 8.VI.1986, Махат (КЭМГУ); 1 ♂, ЮВ Казахстан, Джунгарский Алатау, ущелье р. Кора, 2700 m.a.s.l. 07-09.VII.2016 г., Б. Коваленко leg (колл. М.Г. Коваленко); **Монголия:** 1 ♂, голотип *M. elenae* Yakovlev, 2007, W. Mongolia, Hovd aimak, Bulgan-gol Valley, Bayan-Gol basin, middle stream of Uljastajn-Sala river, Arshantyn-Nuruu Mts., 2100–2500 m, 20–23.06.2005, V. Doroshkin, R. Yakovlev & D. Ryzhkov (ЗИН); 2 ♂♂, 1 ♀, W. Mongolia, Hovd aimak, Bulgan-gol Valley, Bayan-Gol basin, middle stream of Uljastajn-Sala river, Arshantyn-Nuruu Mts., 2100–2500 m, 20–23.06.2005, V. Doroshkin, R. Yakovlev & D. Ryzhkov (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Mongolia, Selenga aimak, 30 km E Zuun Khara, 21-23.06.2014, Otbayar (КЭМГУ); 2 ♂♂, Mongolia, Bulgan aimak, Bayan-Agt somon, S part Bor nuruu, Khyanga Loc., 16-26.07.2013 (КЭМГУ), 2 ♂♂, Mongolia, near Ulan-Bator city, Bayan-Bumbat camp, 2006 July 05, leg. Filippov Evgeny (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀, Mongolia, Tov Aimag, 40 km NE of Mongonmorit, 1500 m, 48°31’ N, 108°52’ E, 03.VII.2004, O. Gorbunov & K. Gunina leg

(колл. М.Г. Коваленко); **Корейский полуостров:** 1 ♀, Corea, VI.1884, Herz leg. (ЗИН); 2 ♂♂, 2 ♀♀, Pung-Tung [КНДР, Расон], Колл. Вел. Князя Николая Михайловича (ЗИН); 1 ♂, Korea Колл. Вел. Князя Николая Михайловича (ЗИН); 2 ♂♂, 2 ♀♀, Jankowsky (ЗИН);

***M. plotina* Bremer, 1861 (36 экземпляров)**

Предалтайский регион: 1 ♂, Holotipus *Mellicta plotina standeli* Dubatolov, 1997. ЮВ окр. Новосибирска, 56 км ЮВ Академгородка, дол. (пойма) р. Шадриха, в 1,5 км выше д. Мельничиха (Шадриха). В.В. Дубатолов. 12.VII.1992 (СЗМ); 1 ♂, Новосибирская область, Искитимский р-н., окр. д. Елбаша, пойма реки, О.Э. Костерин, 11.VII.1993 (ЗИН); **Горно-Алтайский регион:** 3 ♂♂, С.В. Алтай, болото предгорное; окр. с. Ниж. Неня, 16-17.VI.1998 г, отл. Малков П. (СЗМ); 1 ♂, С-В. Алтай, низкогорье. Пойменные ивняки р. Сарыкокша, 29.VI.98. Отл. П. Малков (СЗМ); **Предбайкальский регион:** 1 ♀, Irkutsk prov, 40 km NE from Irkutsk t., road to Ust'Ordynsk t., Kuda r., outlet of Kuiada r., Cheremushka v. Vicinity, 8.07.03, К. Kolesnichenko (КЭМГУ); **Средне-Амурский регион:** 2 ♂♂, Amur, Колл. Вел. Князя Николая Михайловича (ЗИН); 4 ♀♀, Амурская обл., окрестности г. Свободный, д. Костюковка, 5-9.07.95, К. Колесниченко; 1 ♀, Russia, Amur reg., Svobodny distr., Kostyukovka, 6-9.07.1995, leg. And. Coll. V. Tuzov (КЭМГУ); **Нижне-Амурский регион:** 1 ♂, Nicolajefsk [Николаевск-на-Амуре], coll. Dieckmann, Graeser legit (ЗИН); 1 ♂, Koslofka, coll. Dieckmann, Graeser legit (ЗИН); 3 ♂♂, Chabarofka, coll. Dieckmann, Graeser legit (ЗИН); 2 ♂♂, Хабаровский край, ст. Кульдур, 1975.VII.9, А. Цветаев (ЗММУ); 3 ♂♂, Ching 10-20 June 98, coll. Acad. Petrop (ЗИН); **Приморский регион:** 1 ♂, лектотип, Bureya (ЗИН); 4 ♂♂, Ussuri, Колл. Вел. Князя Николая Михайловича (ЗИН); 1 ♂, Приморский край, Хасанск. р. [Хасанский район], с Краскино, 1975.VII.22, А. Цветаев (ЗММУ); 1 ♀, S. Primor'e reg., Pogranichny distr., Varabash-Levada v., 18-26.07.95, К. Kolesnichenko (КЭМГУ); 2 ♂♂, Primorsky krai, Pogranichny area, the village of Varabash-Levada, 16.06.2005 (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♂♂, Primorsky krai, Pogranichny area, the village of Pogranichny, (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Приморье, Арсеньев, р. Чернышевка,

Тузов, 8.VII.87 (КЭМГУ); 1 ♂, Binkinfluss [р. Бикин (Дубатолов, Сергеев, 1984)], Dieckmann, Graeser legit (ЗИН), 1 ♂, 11-VII-64, Бея [р. Скрытая], коллекция Волковой (ФНЦ ДВО РАН);.

***Melitaea celadussa* Fruhstorfer, 1910 (15 экземпляров)**

Испания: 1 ♀, Hispania; prov. Lerida, Vall d'Aran; Baqueira, 15– 1600 m, 16-19.07.1975, Fam. Epstein leg.” (ЗММУ); **Франция:** 4 ♂♂, France, Hautes-Alpes, Saint-Bonnet, 1974.VII.21-29, С. Payan (ЗММУ); **Швейцария:** 3 ♂♂, Helvetia, Vaud, JG Jura, 860 m., Romanmotier, M. Tshetverikova (ЗИН); **Италия:** 1 ♂, 1 ♀, Aspromonte, Calabria, dint. Gambarie, 1300 m, 25.06.71, col. F. Hartig (КЭМГУ); 4 ♂♂, 1 ♀, Italy, Molise region, Busso, 41°31'38.83"N, 14°32'27.72"E, 03-05.VI.2019, Shapoval N. & Kuftina G. leg. (колл. Коваленко М.Г.);

***M. deione* (Geyer, 1832) (19 экземпляров)**

Испания: 2 ♂♂, Andalusia, Кол. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН); 1 ♂, Andalusia, coll. Acad. Petrop. (ЗИН); 3 ♀♀, Spain, Sierra Nevada, Capileira vill., Rio Nante, N 36.991761, E – 3.350043, 1550 m.”, 8-9.05.2014 (КЭМГУ); 1 ♂, Spain, Sierra de las Nieves, Yunquera vic., N 36°44'48,7”, E -4°58'46,1”, 800 m, 13-14.05.2014, K. Kolesnichenko (КЭМГУ); 2 ♂♂, Spain, Prepyrinees Mts., Barcelona prov., Collsuspina v., 500-600 m., 15-22.05.07, В. Ventura leg. (КЭМГУ). **Франция:** 1 ♂, Pyrenees Orientales, env. De Vernet-1-B, Rene Oberthur, Ete 1886 (ЗИН); 2 ♂♂, Aix-en-Provence, А. Рейсонъ, к. Максимова (ЗИН); 1 ♂, Pyrenees, coll. Acad. Petrop. (ЗИН); **Алжир:** 2 ♀♀, Algerie, Tlemcen, 1972.05 (ЗММУ); 1 ♀, Algerie, Tlemcen”, 1973.05 (ЗММУ); **Без географических этикеток:** 2 ♂♂, из колл. Ершова (ЗИН); 1 ♂, coll. Eversmann (ЗИН).

***M. parthenoides* Keferstein, 1851 (39 экземпляров)**

Испания: 9 ♂♂, Наварра, Пиренеи, Фридолин, 912 (ЗИН); 2 ♂♂, 1 ♀, Penones, 2.500 m. (Granada) VII-1969, Dr. Fidel Fdez. Rubio (ЗММУ); 1 ♂, Pto la Ragua, 1990 m. (Granada) VII-1961, Dr. Fidel Fdez. Rubio (ЗММУ); 3 ♂♂, 2 ♀♀, Pto

Lobo (Aldeire), 2.500 m. VII.20.1970, Dr. Fidel Fdez. Rubio (ЗММУ); 2 ♂♂, 1 ♀, Hispania; Prov. Huesca Puerto de Cotefabio, 14-1500 m 15.VII.1975, Fam. Epstein leg. (ЗММУ); 2 ♂♂, Hispania; Prov. Huesca Puerto de Cotefabio, 1650 m 14.VII.1975, Fam. Epstein leg. (ЗММУ); 1 ♂, Hispania; Prov. Huesca Puerto de Cotefabio, 16-2100 m 11.VII.1975, Fam. Epstein leg. (ЗММУ); 1 ♂, Hispania; Prov. Huesca Puerto de Cotefabio, 17-2400 m 13.VII.1975, Fam. Epstein leg. (ЗММУ); 1 ♂, Spain, Barcelona prov., Aigvafeda, 2-7.06.07, B. Ventura leg. (КЭМГУ); 1 ♂, Spain, Lleida prov., Pyrenees Mts., Ribera de Valarties, Arites, 1000 m, 2-4.07.07, B. Ventura leg. (КЭМГУ); 1 ♂, Spain, C. Pyrenees, Molodeta Mt., 2200 m, 26.07.1997, Markhasev leg; coll. Tuzov (КЭМГУ); 1 ♂, HISPANIA ORIENT. Prov. Cuenca, Sierra de Valdeninguete, Puerto de El Cubillo, 1550-1600 m, 16.7.75. lg. C. u. S. Naumann. Coll. Nr. 1606 (ЗММУ); 1 ♀, 1 ♂, HISPANIA ORIENT. Prov. Cuenca, Serrania de Cuenca: vic. Uha. 1200 m. 15.7.74, leg. C. u. S. Naumann. Coll. Nr. 1603 (ЗММУ); **Франция:** 3 ♀♀, France, Basses-Alpes, Saint Michel l'observation, 1950.V.16. (ЗММУ); 5 ♀♀, France, Turbilly Maine et Loire, 1962.VIII.13. (ЗММУ).

***M. varia* Herrich-Schaeffer, 1851 (44 экземпляра)**

Франция: 3 ♂♂, Gallia, Dept. Hautes Alpes, Ridoul, 1977.VII.13 (ЗММУ); 4 ♂♂, France, Hautes-Alpes, Saint-Veran, 1976.VII.10, C. Payan (ЗММУ); 1 ♂, France, Hautes Alpes, 9.07.1988 leg., ex col. Tuzov V.K. (КЭМГУ); **Швейцария:** 1 ♂, Helvetia, St Obin-Engadin, 1908.VII.23 (ЗММУ); 2 ♂♂, Helvetia (ЗИН); 3 ♂♂, Helvetia Кол. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН); 3 ♂♂, Helvetia, к. Ершова (ЗИН); 1 ♂, Helvetia, Гр. Гржимайло (ЗИН); 4 ♂♂, Helvetia, Valesia, Zermatt, 2590 m, 27.VII, 1929, M. Tshetverikova (ЗИН); **Италия:** 9 ♂♂, 1 ♀, Italia, 20-2200 m, prov. Cuneo, Col d. Loabarda, 1.VIII.1974, Fam. Epstein l. (ЗММУ); 1 ♀, Ital. Abruzzes, M. Magnola, 2000 m (Qvindoli), 11.7.1959 (ЗИН); **Австрия:** 1 ♀, Osterreich, Ost. Tirol, Lienz 2100 m (Hochstein), 30.VII.1988, H.A. Coene leg. (КЭМГУ); 3 ♂♂, Austria, Tirol, Ötztal, 2000-2400 m, 25 и 28.07.1969, leg. De Freina (ЗММУ); 1 ♀, Osterreich, Ost. Tirol, Kals Am Großglockner, 2100 m, 16/31.VII.1988, H.A. Coene leg (КЭМГУ); **Без географической этикетки:** 4 ♂♂, Staudinger, coll Acad. Petrop., (ЗИН); 1 ♂, Гр.

Гржимайло, coll Acad. Petrop., (ЗИН); 1 ♂, Кол. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН).

***M. asteria* Freyer, 1828 (17 экземпляров)**

Швейцария: 1 ♂, 3 ♀♀, Helvetia, St, Albula-Pass 2200 m, 1974.VIII.4. (ЗММУ); 1 ♂, Helvetia, coll. Acad. Petrop. 673. (ЗИН); **Австрия:** 1 ♂, Austria, Grossglockner, 2300, 1975.VII.30, Rasanek (ЗММУ); 2 ♂♂, Karnten, Grossglockner, 17.VII. 1922, H. Meinicke (ЗММУ); 2 ♂♂, Grossglockner, Кол. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН); 2 ♂♂, alp. Carinthiae (ЗИН); 2 ♂♂, alp. Tirolis (ЗИН); Tirol, к. Авинова (ЗИН); 1 ♂, Alpes Tirolis (ЗИН); **С неясными надписями:** 1 ♂, Carnol, coll. Acad. Petrop. (ЗИН); 1 ♂, m. Keferot? (ЗИН).

***M. distans* (Higgins, 1955) (44 экземпляра)**

Казахстан: 15 ♂♂, 11 ♀♀, Tian-Shan, E, edge of Terskei Alatau, Bajankol r., 1800 m, 25.06.2012, S. Toropov leg. (КЭМГУ, колл. С.В. Чуркин); 11 ♂♂, 5 ♀♀, Kazakhstan, Terskei Mt. R., Bayankol River, h. 1800 m; 26.06.2012. *Mellicta aurelia distans* Higgins, 1955 (female for breeding), imago hatched 20.05.2013 (колл. С.В. Чуркин); **Китай, Синьцзян-Уйгурский автономный район:** 1 ♂, голотип (фото), Tekkes. 7500. 30/5/30 916 Lff.; *M. aurelia distans* type ♂ L.G. Higgins; *Mellicta 16urelia distans* Higgins; CR...6 Holotype; L.G.H...- 476 (BMNH); 1 ♂, Гилянъ. перев. чрезъ Текесь 6.VII.1893, Robor-Kozl. 1893-1895, Кол. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН);

***M. aurelia* Nickerl, 1850 (103 экземпляра)**

Европейский северо-западный регион: 1 ♂, Серёжино, Ямбургск. У., БIANКИ. 4.VII.1896 (ЗИН); **Европейский центральный регион:** 3 ♂♂, Московская обл., Егорьевский р-н, с. Никитино, 1928.VII.4, А. Цветаев (ЗММУ); 1 ♂, Московская обл., Егорьевский р-н, с. Никитино, 1927.VII.1, Цветаев (ЗММУ); 1 ♂, Московская обл., Егорьевский р-н, с. Никитино, 1920.VI.2, А. Цветаев (ЗММУ); 3 ♂♂, Московская обл., р. Коломны, с. Черная, 4, 6 и 27 VII. 1933., А. Смирнов

(ЗММУ); 2 ♂♂, Московская обл., р. Коломны, с. Черная, 1932.VI.14, Смирнов (ЗММУ); 1 ♂, Московская обл., с. Анискино, 1916.V.29 (ЗММУ); 1 ♂, Московская обл., с. Павлово-Посад, 1916.VI (ЗММУ); 1 ♂, Московская обл., р. Коломны, с. Конев Бор, 1932.VI.8, А. Смирнов (ЗММУ); 1 ♂, Moscow, XIX в. (ЗММУ); 1 ♂, Московская обл., Луховицкий р-н, пл. Черная, 8.VI.2010, VVP [В. Проклов] (колл. М.Г. Коваленко); **Волго-Донской регион:** 16 ♂♂, Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Западно-Кавказский регион:** 6 ♂♂, Теберда, р. Джемагат, 1940.VII.10-28, А. Цветаев (ЗММУ); 2 ♂♂, Теберда, р. Муху, Павшин, 1916.VII.3 и VI.19 (ЗММУ); 2 ♀♀, N. Caucasia, Karachaevo-Cherkessia, Zelenchuksky distr., Maruha v., 17.07.93, V. Gromenko (КЭМГУ); 1 ♀, N. Caucasia, Karachaevo-Cherkessia, Zelenchuksky distr., Kardzhalmas, 1800 m, 3.08.98. К. Kolesnichenko (КЭМГУ); 1 ♀, N. Caucasus, Kabardino-Balkaria, Bezengi v., 2500 m. 20.07.02 (КЭМГУ); **Крымский регион:** 11 ♂♂, Крым, Бахчисарайский р-н, Мангуп-Кале, 28.06.2008, Буш М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко); 5 ♂♂, Крым, 18 км ЮВ Симферополя, окр. пос. Перевальное, 18.06.1997, leg. А.Л. Девяткин (КЭМГУ); 2 ♂♂, 6 ♀♀, Крым, Ялтинский горсовет, г. Ай-Петри, 7.06.2014, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Крым, южные предгорья Чатыр-Дага, 12.07.1955 (КЭМГУ); 1 ♂, Крым, Яйла, село Лесное, Сильченко leg. (КЭМГУ); **Южно-Уральский регион:** 2 ♂♂, Оренбургская обл., Кувандык, степь, 12.06.2007 (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, 1 ♀, ~60 км ЗЮЗ г. Челябинск, ~8 км южнее пос. Чебаркуль, ~4 км СЗ пос. Мельниково (~2 км «на юг» от трассы М5, поворот на грунтовку примерно через 3 км после поворота на пос. Чебаркуль), Колесниченко К.А. (КЭМГУ); 1 ♂, Челябинская область, Аркаим, Колесниченко К.А. (КЭМГУ); 3 ♂♂, 3 ♀♀, Башкирия, Учалинский р-н, окр. д. Яльчигулово, хребет Нурали, 19-20.06.2008, Захарова, Тунёва leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Южно-Западносибирский регион:** 1 ♂, Омская обл., ~90 км восточнее г. Омск, ~10 км ЮВ г. Калачинск Колесниченко К.А. (КЭМГУ); 6 ♂♂, 4 ♀♀, Новосибирская обл., Карасукский р-н, окр. с. Троицкое, 10-11.07.2013, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Новосибирская обл., Ордынский р-н., Шеничный лог, 13.07.2013,

М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); **другие страны: Швейцария:** 1 ♂, Helvetia GR, Haldenstein Calanda Tschingels, 750-800 m, 192.5/757.5, 17.6.1989, leg. H. Ziegler (КЭМГУ); **Украина:** 1 ♂, 1 ♀, 3. Украина, Хмельницкая обл., Новоушицкий р-н, окр. с. Пыжовка, 19.07.2010, И. Плющ (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀, Винницкая обл., Могилёв-Подольск. Р-н, с. Лядова, 15.06.2007, И. Плющ (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, 1 ♀, Винницкая обл., Могилёв-Подольский р-н, окр. с. Немья, 14.06.2007, И. Плющ (колл. М.Г. Коваленко); **Армения:** 1 ♀, Armenia, Ayodzorsky range, Gnyschik, 2000 m, 18.07.1997, Dantchenko A. leg (КЭМГУ); 1 ♂, Armenia, Ararat prov., Garni, Khosrov res. N 40°06'01'', E 44°46'47''. 1600-1800 m, 11-13.VI.2010, Krupitskiy A.V. leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Казахстан:** 3 ♂♂, 1 ♀, Акм. г. Кокч. У. Щучье-Бармаши, Филипьев, 14.VI.28 (ЗИН).

***M. menetriesi* Caradja, 1895 (263 экземпляра)**

Россия: Среднеобский регион: 1 ♂, Томская обл., окр. п. Лучаново, 24.06.23. Л. Гришаев (колл. М.Г. Коваленко); **Западно-Южносибирский регион:** 1 ♂, паратип *Melitaea menetriesi westsibirica* Korshunov, 1998, 25.VI.59 НСО, Ордынский р-он, Новый Шарап, Ю. Коршунов (СЗМ); 1 ♂, Новосибирская обл., Ордынский р-н., Шеничный лог, 13.07.2013, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Предалтайский регион:** 10 ♂♂, 2 ♀♀, Новосибирская обл., Искитимский р-н, правый коренной берег р. Шипуниха, между д. Евсино и д. Ложок, 2.07.2013, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 10 ♂♂, 7 ♀♀, Новосибирская обл., Буготакские сопки, 6.07.2013, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Горно-Алтайский регион:** 20 ♂♂, 3 ♀♀, Алтай, окр. с. Усть-Кокса, 12-19.06.2010, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Ю-3. Алтай, 7 км зап. Катанды, степной склон, В.В. Дубатолов, 26.VI.1983 (ЗММУ); 1 ♂, 1 ♀, Altai, Kuraisky Mts., Aktash v. vicinity, 2000-2200, 20-30.06.03, S. Alekseenko (КЭМГУ); 1 ♂, Алтай, Курайский хр., Акташ, 2500, Сазонов, 9.07.88 (КЭМГУ); 1 ♀, 21.VII.67, Алтай, Курай, 2200 (КЭМГУ); 3 ♂♂, 2 ♀♀, Ю. Алтай, с. Акташ, Курайский хр. 2100 м. 1968.VII.12. А. Цветаев (ЗММУ); 2 ♂♂, Kalbinsky Mts., Targyn v., 800-1000. 19.06.01. К. Kolesnichenko (КЭМГУ); 1 ♂, Altai Mountains, Kuray Mountains, village Aktash, 1800 m, 20-25.06.00 (колл. М.Г.

Коваленко); 1 ♂, 9 ♀♀, Siberia, Altai, Aktash, 7-12.06.92, leg. Dialektov (колл. С.В. Чуркина); 3 ♀♀, 12.06.-2.07.1998. Горн. Алтай, Курайский хр., с. Курай, 1900 м., А. Анискович (колл. С.В. Чуркина); 3 ♂♂, Алтай, Семинский хр., с. Шебалино, 1000 м, 24.06.1991, Самодуров Г.Д. (ГДМ); 2 ♂♂, 1 ♀, Алтай, Курайский хр., окр-ти пос. Акташ, 1900 м., 30.06.1991, Самодуров Г.Д. (ГДМ); 1 ♀, Altai, Kuraisky Mts, Kurai, 2500 m, 8.07.1967, G. Shapiro (ГДМ); 2 ♂♂, 2 ♀♀ Алтай, Горно-Алтайск, окр. аэропорта, 23-24.VI. 1989, А.Л. Девяткин (КЭМГУ); 1 ♂, Altai, Bukharma R., 12.VI.1994, leg. Ex col. Tuzov V.K. (КЭМГУ); 1 ♂, Russia, Altai Republic, Shebalinsky distr. Shebalino vill. Vic., h=1630, 51°17'31.14'', 85°40.5'19''. 14.VI.2021, h=875, S.A. Knyazev leg. (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♂♂, Russia, Altai Republic, Kosh-Agachsky distr. 4 km W of Kurai vill., h=1630, 50°14'23.63'', 87°52'1.32''. 14.VI.2019, S.A. Knyazev leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Russia, Altai Republic, Ulagansky distr. 9 km NE of Aktash vill., h=2540 m, 50°19'46.28'', 87°44'1.81''. 15.VII.2021, S.A. Knyazev, S.M. Saikina leg. (колл. М.Г. Коваленко); **Красноярский регион:** 3 ♂♂, 1 ♀, 01.VII.16 Ru., Khakasia, Kuznetsky Alat. Mts Shira-Kommunar rd. (22-33 km), forest steppe hills, meadow leg. Maksimov Roman (колл. Р. Максимова); 1 ♂, 04.VI.2016 Ru., Khakasia, W. Sayan. A161 rd. (215 km). Silverspr. Mount. Taiga, Maksimov Roman (колл. Р. Максимова); 2 ♂♂, 10.07.2015, РХ, Кузнецкий Алатау., окр. д. Малая Сья горн. луга Maximov Roman (колл. Р. Максимова); **Тувинский регион:** 2 ♂♂, Siberia, Tuva v. Sush' Mezen' r. 1200 m, 12-16.06.2002 leg. Vaschenko S. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♂, 1 ♀, Siberia, Tuva v. Sush' Mezen' r. 2-9.06.1998, 1100-1200 m, leg. Vaschenko S. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♀, 27-29.6.2010, Russia, S. Tuva, N. slopes of Khorumnung-Taiga Mts., lower reach of Khadyn riv., h = 1250 m. Leg. Vashchenko S. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♂, Siberia, Tuva, Tanuola Mts. Southern slopes, Shuurmak v. 1800 m, Cha-ova Art Pass, 15.06.2001, leg. Vashchenko S. (колл. С.В. Чуркина); 2 ♂, 1 ♀, Siberia, Tuva, Tanuola Mts. Southern slopes, Samagaltai v., 7-16.06.2008. 1400-1500 m, leg. Vashchenko S. (колл. С.В. Чуркина, КЭМГУ); 4 ♂♂, S. Tuva, 13.06.2022. Ubsunur Hollow, Khorumnug-Taiga Mts., Dyuev-Alyr R., 10 km NNE Moren v. 1450-1600 m. Kolesnichenko K.A. leg. (КЭМГУ); **Предбайкальский регион:** 1 ♂, Иркутск (ЗИН); 1 ♂, Prov. Irkutensis, loc. Kyren, V. Gamburtzev (ЗИН); 3 ♂♂, 1 ♀, Иркутская

область, Качуг, 20.06.2023, Колесниченко К.А. (КЭМГУ); 3 ♂♂, Иркутская область, Хребет Кропоткина, Хужир, 2023, Колесниченко К.А. (КЭМГУ); **Прибайкальский регион:** 9 ♂♂, Хамар-Дабан, 1915 (ЗИН); 1 ♂, 1926.VII.2, Prov. Transbaikalia, Verhneudinsk, loc. V. Berezovka. V. Gamburtsev (ЗИН); **Забайкальский регион:** 1 ♀, Burjatia, upper stream of Barguzin R., 45 km NE Maisky v., Dzhirga, 10-29.06.2001, S. Rudyh (КЭМГУ); 2 ♂♂, Russia, Republic of Buryatia, Selengynsky distr., near lake Gusinoe, leg. Filippov Anatoly and Evgeny, 13-14 June 2016 (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Transbaikalia, Destr. Nertchinsk, Ad. Fl. Urjumkan Smirnow, 1909.VI.19 (ЗИН); 1 ♂, Transbaikalia (ЗИН); 3 ♂♂, Читинская область, близ пос. Нижний Цасучей, 18.06.05. Колесниченко К.А. (колл. М.Г. Коваленко); 3 ♂♂, Читинская область, Карымский р-н, 10 км В пос. Урульга, р. Ингода, 23-29.06.1995, К. Колесниченко (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Долина р. Читы от устья р. Сангекан [Сангикан] до Ивика, 15.VI.1951 г., Куренцов (ФНЦ ДВО РАН); 2 ♂♂, Долина р. Читы от устья р. Сангекан [Сангикан] до Ивика, по лесным лужайкам, 15.VI.1951 г., Куренцов (ФНЦ ДВО РАН); 1 ♂, р. Чита, р. Сангекан [Сангикан], 13.VI.1951 г. (ФНЦ ДВО РАН); 1 ♂, Ур. Ивика. р. Чита, южный склон сопки, на цветах таволги, Куренцов, 10.VI.1951 г. (ФНЦ ДВО РАН); **Южно-Якутский регион:** 1 ♂, Якутск, Якутское отд. Русского Географического общества, Москвин, 27.VI.927 (ЗИН); 1 ♂, Siberia s-or. Prope Jakutsk, Leg. Sergeliah N. Moskvин (ЗИН); 1 ♂, Якутия, р. Кенкеме, лев. приток р. Лены, 18-VI-1961. К Воробьев (ФНЦ ДВО РАН); **Восточно-Якутский регион:** 1 ♀, Россия, Республика Якутия (Саха), Верхоянский р-н, с. Батагай, правый берег р. Яна, песчаные террасы. Над ледниками. 24-27.06.2011, Курмаев А.В. leg. (колл. М.Г. Коваленко); 3 ♂♂, Россия, респ. Якутия (Саха), Эвено-Батынтайский нац. округ, окр. с. Джергалах, правый берег, 7.07.2011, Курмаев А.В (колл. М.Г. Коваленко, КГМУ); 1 ♀, 27-28-VI, луг с ерником, Верхоянск (ЗММУ); 1 ♂, Верхоянск, ср. VI.913, Михайлов (ЗИН); 2 ♂♂, Осхордахъ, Яна, 5.VII.1885, Бунге и Толь (ЗИН); 4 ♂♂, Ср. Колымск, 4.VII.905, Попов (ЗИН); 4 ♂♂, Ср. Колымск, 2.VII.905, Попов (ЗИН); 1 ♂, Ср. Колымск, 29.VII.905, Попов (ЗИН); 1 ♂, Ср. Колымск, 16.VI.905, Попов (ЗИН); 1 ♂, Ср. Колымск, 18.VI.905, Попов (ЗИН); 1 ♂, Ср. Колымск, 13.VII.905, Попов (ЗИН); 2

♂♂, Чукотский регион: Чукотка, Билибино, перистые горы, 600-800 м. 1990. Leg. Тузов В. (КГМУ) **Северо-Охотноморский регион:** 2 ♀♀, Магаданская область, с. Галимый, 1964.VII.6-10. А. Цветаев (ЗММУ); 1 ♂, Russia, NE Siberia, Magadan Province, Susuman town suburbs. 650 km northwest of Magadan, July 9, 2011, V. Zurilina (КГМУ); **Камчатский регион:** 18 ♂♂, Камчатка (ЗИН); 2 ♀♀, 21/VII.1981, Петропавловск-Камчатский (ЗММУ); 4 ♂♂, 1 ♀, Камчатка, Быстринский р-н, п. Эссо, июль 2005, Ефременков leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀, Kamchatka, Elisovskyi Distr. Petropavlovsk vic. Avachinskyi vlk. 200 m, 25-28.06.2002, Patrikeev v. leg. (ЗММУ); 2 ♀♀, С. Kamchatka, Vystraya r., Ezzo t., 700 m., 2.07.02, V. Patrikeev (КЭМГУ); 1 ♂, Камчатка, Пихтовая роща, н/бер. лес, опушка, Лобкова, 10.07.73 (ФНЦ ДВО РАН); **другие страны: Казахстан:** 1 ♂, голотип, В. Казахстан, Саур, горы Сайкан, пер. Сайкан, Н-1700 м, С 48°11, В 84°43, 7-8.06.2003., Яковлев Р.В. (ЗИН); 2 ♂♂, 1 ♀, Е. Kazakhstan, Saur Mts, Jamaeni r, 10.06.1994 (КЭМГУ); 9 ♂♂, 3 ♀♀, Ю. Алтай, хр. Саур, р. Жеменей, Тузов, 700 м, 7-9.06.88 (КЭМГУ); 2 ♂♂, 4 ♀♀, East Kazakhstan, Saur Mts, Zhinishke R, 1800-2200 m, 1.06.2006, K. Dovgailo leg. (колл. С.В. Чуркина); 8 ♂♂, 9 ♀♀, Е. Kazakhstan, Monrak (east), 28.05.2011, Dovgailo K. leg. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♀, Е. Kazakhstan, Monrak Mts, 1300-1500m, 31.05.2006, Dovgailo K. leg. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♂, Е. Kazakhstan, SW Monrak, 700 m, Kusty r, 27.05.2011, Dovgailo K. leg. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♀ Е. Kazakhstan, Saur Mts, Gemeneу r. Genaturmys v. 7-12.06.92, leg. Churkin S. (колл. С.В. Чуркина); 2 ♂♂, В. Казахстан, Нарынск. хр., с. Новоберезовка, 19.7.1986, Махат (колл. С.В. Чуркина); 1 ♂, В. Казахстан, Зырянов. Р-н, с. Путинцево, 11.VI.1989, Махат (колл. С.В. Чуркина); **Монголия:** 5 ♂♂, Urga [Улан-Батор], Колл. Вел. Князя Николая Михайловича (ЗИН); 2 ♂♂, 2 ♀♀, Mongolia. Tov Aimak, 20 km NE of Ulaanbaatar, 1500 m, 48°05'N, 107°04'E, 13.VII.2004, O. Gorbunov & K. Gunina leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀, Mongolia, Khubsugul Lake, 39 km NE Khatgal som. 50-41'02''N, 100-33'46''E, 1700 m, 22.06.2005 Odbayar Tz. leg. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♂, Mongolia, Chadman' Odnor somon Hot springs Bulnai 50-47'48''N, 100-47'27''E, 1730 m, 20-21.06.2005 Odbayar Tz. leg. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♂, Mongolia. Bulgan Aimak. 35 km NW of Bayan-Agt. 1500 m. 49°13'N. 101°46' E. 16.VI.2005. O. Gorbunov

leg (колл. М.Г. Коваленко); 1♂, Монголия, Селенгинский аймак, Зуун Хараа, 30 км южнее Улан-Батора, 20.02.2023. Отбаяр leg (КГМУ).

***M. rebeli* Wnukowsky, 1929 (77 экземпляров)**

Россия: Горно-алтайский регион: 1 ♂ (фото), голотип, S. E. Altai, Tshuja Mts. 7000 feet. 5 July, 98 Н. J. Elwes; Elwes coll. 1902-85; В...8335. *M. asteria* v. *altaica*, ♂. Stgr. (BMNH); 1 ♂, S. E. Altai, Tshuja Mts. 7000 feet. 5 July, 98. Н. J. Elwes, Колл. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН); 2 ♂♂, Altai, S Chuyiskyi Mts., Tara R., 2200-2400 m. 11.07.2009. V.K. Zinchenko (колл. М.Г. Коваленко); 2 ♂♂, Russia, Altai, Chikhacheva Mts., Tapduair, 2600 m. 6.07.2000 R. Yakovlev leg. (КЭМГУ); 1 ♀, С. Чуйский хр., ур. Актру, 1800 м, 1969.VII.18. А. Штандель (ЗММУ); 1 ♀, 1 ♂, Altai, Ukok plateau, Muzdy-Bulak L., 2600, 2.07.2005, V.K. Zinchenko (coll. M.G. Kovalenko); 10 ♂♂, 4 ♀♀ Altai, Ukok plateau, upper reaches of the *Zhumaly river*, 4.07.2005. V.K. Zinchenko (SZM); 3 ♂♂, 1 ♀, Russia, Altai, Ukok Plateau, 2200 m, 3-5.07.1998, leg. R. Yakovlev (КЭМГУ); 1 ♂, Altai Mts., Ukok pl., Zhumaly r., 2300 m, 25.06.07, R. Yakovlev (КЭМГУ); 5 ♂♂, Altai Reg., Kosh-Agach Distr., Ukok plateau, road to Teplyi Kljuch pass, N 49°30'21,4'', E 088°06'58,4'', 2500-2650 m, 12-14.07.2021 К. Kolesnichenko (КЭМГУ); 3 ♂♂, Altai Reg., Kosh-Agach Distr., Sailugem Mts., Kalanegir R., N 49°37'22,8'', E 088°30'57,3'', 2400-2500 m., 20-21.07.2021 К. Kolesnichenko (КЭМГУ); 2 ♂♂, Алтай, хр. Сайлюгем, верх. р. Джумалы, 2600 м., 9.07.1991, Самодуров Г.Д. (ГДМ); **другие страны: Казахстан:** 2 ♂♂, 2 ♀♀, Вост.-Казахстан. обл., оз. Маркаколь, верховья р. Кальджир, А.Л. Девяткин, 27.VI.1992 (КЭМГУ); **Монголия, Ховд аймак:** 3 ♂♂, 8 ♀♀, Mongolia, Hovd aimak, SW slopes of Mongolian Altai, 31 km NNE Bulgan somon, Ul'astain-Gol R., N 46°21.5 E 91°41.1, 1950 m, 16-17.06.2012, К. Kolesnichenko (КЭМГУ); 1 ♂, Mongolia, Hovd aimag, Arshantyn-Nuruu Mts., Bajan-Gol r., 2000 m, 1-3.06.2011, R. Yakovlev (КЭМГУ); **Монголия, Алагхайрхан:** 1 ♂, голотип, Mongolia, Govi-Altai aimak, Mongolian Altai (south. sl.), Alag Khairkhan Mts. 2650-2900 m, 5-7.07.2004, Churkin S, leg.; 13983/1, HOLOTYPUS *Mellicta rhea* Churkin et Devyatkin (ГДМ); 12 ♂♂, 7 ♀♀, Mongolia, Govi-Altai aimak, Mongolian Altai (south. sl.), Alag Khairkhan

Mts. 2650-2900 m, 5-7.07.2004, Churkin S, leg. (КЭМГУ, колл. С.В. Чуркина); 3 ♂♂, Mongolia, Govi-Altai aimak, Mongolian Altai (south. sl.), Alag Khairkhan Mts. 2650-2900 m, 11-15.06.2004, Churkin S, leg. (колл. С.В. Чуркина).

***M. alatauica* Staudinger, 1881 (107 экземпляров)**

Казахстан: 4 ♂♂, Джунгарский Алатау, 0-12 км СВ Текели, Дубатолов, Зинченко, Костерин (ЗИН); 1 ♂, Ала-Тау, Колл. Вел. Кн. Николая Михайловича (ЗИН); 2 ♀♀, Dzhungaria, 28-30.06.95, Burchansarytau Mts. 20 km N. from Enbekshi, 2100-2300 m, leg. Churkin S. (КЭМГУ); 1 ♂, 1 ♀, Dzhungaria, Koksuy r. 1800 m. NW Kojandy Mt. 25.06.1997, leg. Klimenko A (КЭМГУ, колл. С.В. Чуркина); 1 ♂, Джунгарский Ала-Тау, окр. П. Рудничный, р. Кок-Су, 2000, 28.06.97, А. Клименко (КЭМГУ); 6 ♂♂, 1 ♀, Dzhungaria 1999, Burchansarytau Mts., 50 km N fr. Enbekshi, 2300 m, 25-27.06, leg. Zhdanko A (КЭМГУ, колл. С.В. Чуркина); 5 ♂♂, 3 ♀♀, ЮВ Казахстан, Джунгарский Алатау, ущелье р. Кора, 2700 m.a.s.l. 07-09.VII.2016 г., Б. Коваленко leg (колл. М.Г. Коваленко, колл. А.В. Филипова); 9 ♂♂, 1 ♀, Kazakhstan, N. Dzhungarsky Ala-Tau, Tentek r. 3.06.2011, Dovgailo K. leg. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♀, Kazakhstan, N. Dzhungarsky Ala-Tau, Tentek r. 19.07.90, A. Zhdanko leg. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♂, 1 ♀, Северная Джунгария, окр. Пос. Калал, 1800 м, 6.07.90 (колл. С.В. Чуркина); 3 ♂♂, SE Kazakhstan, Dzhungarsky Alatau, Koitas Mts. Small Usek river gorge, 1650-1800 m, 24.06.2008. N. Rubin leg. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♂, SE Kazakhstan, Dzhungarsky Alatau, Koitas Mts. Small Usek river gorge, 1650-1800 m, 24.06.2008. N. Rubin leg. (ЗММУ); 3 ♂♂, Kazakhstan, Dzhungarsky Alatau, Mynshukyr gorge, 1300 m. a. s. l. 7.07.1999, leg. N. Rubin (колл. С.В. Чуркина); 5 ♂♂, 1 ♀, Dzhungaria, Burchansarytau Mts., Usek R., 1900 m, 26.06.2005. A. Zhdanko leg. (колл. С.В. Чуркина); 8 ♂♂, 5 ♀♀, Dzhungaria, Burchansarytau Mts., Usek R., 2000-2100 m, 26-27.06.2010. Dovgailo K. leg. (колл. С.В. Чуркина); 1 ♂, Dzhungaria, Burchansarytau Mts., Usek R., 2000-2100 m, 26-27.06.2010. Dovgailo K. leg. (ЗММУ); 2 ♂♂, S. Dzhungaria Toksanbai Mts. Betw. Big & Middle Usek r., Kashima gorge, 21.06.2012. 1600-2300 m. K. Dovgailo leg. (колл. С.В. Чуркина); 2 ♂♂, 1 ♀,

Казахстан, Джунгария, Тышкантау, 2000 м, 24.06.1989, П. Беда (колл. С.В. Чуркина); 15 ♂♂, 14 ♀♀, Джунгарский Ала-Тау, Талды-Курганская обл., 1900 м. Капал, 6-14.07.1990, Г. Самодуров (ГДМ); 1 ♀, Джунгарский Ала-Тау, близ п. Тышкан, 14.07.1970, Л. Машин (ГДМ); 6 ♂♂, 1 ♀, Хр. Тышкантау, долина р. Большой Тышкан, выше п. Сарыбель, 2000м., 17.06-3.07.1989, П. Беда (ГДМ);
Китай: 1 ♀, Kulja, coll. Romanoff (ЗИН).

Сравнительный материал:

***Euphdryas matura* (Linnaeus, 1758) (5 экземпляров)**

1 ♀, Московская область, Лыткарино, Илюшин leg. (ВНИИКР); 1 ♀, Алтай, окр. с. Усть-Кокса, 12-17.06.2010, М.Г. Буш leg. (ВНИИКР); 1 ♂, Алтай, окр. с. Усть-Кокса, 12-17.06.2010, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Лесные поляны, д. Козлаки, Дубна, Моск. Обл., О. Грачев, 11.VI.1967 г. колл. О.З. Грачева (ЗММУ); 1 ♂, P.R. [Москва, бывшее село Петровско-Разумовское], 88 [1888].VI.27, из колл. XIX века (ЗММУ).

***Euphdryas iduna* (Dalman, 1816) (5 экземпляров)**

2 ♂♂ 1 ♀, Эйгин-гол, 26/VI.64., колл. О.З. Грачева (ЗММУ); 1 ♂, окр. Чаган-Узуна, С. Чуйск[ий]. хр. г. Сукор, 2500, 7.VII.66., колл. О.З. Грачева (ЗММУ); 1 ♂, Доод-нур, Монголия, В. Соляников, 10.VII.1965, колл. О.З. Грачева (ЗММУ);

***Euphdryas intermedia* (Menetries, 1859) (1 экземпляр)**

1 ♂, Терней, Примор. обл., М. Волков, колл. О.З. Грачева (ЗММУ);

***Euphdryas cynthia* (Denis & Schiffermüller, 1775) (1 экземпляр)**

1 ♂ 1 ♀, Pirin, Szpano Pole, 1969.VII.28. D. Varga Z., из колл. А.Г. Еленевского (ЗММУ);

***Euphdryas aurinia* (Rottemburg, 1775) (10 экземпляров)**

1 ♂, Алтай, окр. с. Усть-Кокса, 12-17.06.2010, М.Г. Буш leg. (ВНИИКР); 1 ♀, Алтай, окр. с. Усть-Кокса, 12-17.06.2010, М.Г. Буш leg. (колл. М.Г. Коваленко), 3 ♂♂, Лесные поляны, д. Козлаки, Дубна, Моск. Обл., О. Грачев, 21.VI.1967 г. колл. О.З. Грачева (ЗММУ); 2 ♂♂, Дубна, 10.VI.68, колл. О.З. Грачева (ЗММУ); 1 ♂, P.R. [Москва, бывшее село Петровско-Разумовское], 88 [1888].V.22, из колл. XIX века

(ЗММУ); 1 ♂, 1 ♀, Иркутская область, Качуг, 20.06.2023, Колесниченко К.А. (КЭМГУ).

***Euphrydas sibirica* (Staudinger, 1871) (1 экземпляр)**

1 ♂, В. Танну-Ола к ЮВ от Бай-Хаака, 17.VI.72. Г. Давыдов, колл. О.З. Грачева (ЗММУ);

***Melitaea cinxia* (Linnaeus, 1758) (26 экземпляров)**

1 ♀, 11.05.2022, Дагестан, Табасаранский р-н., окр с. Марага, Коваленко М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, 11.05.2022, Дагестан, Табасаранский р-н., окр с. Марага, Коваленко М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко); 12 ♂♂, 10 ♀♀, 2-7.07.2022 вышли из кладки от самки, пойманной 11.05.22, Дагестан, Табасаранский р-н., окр с. Марага, Коваленко М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♂, Московская обл., Серпуховский р-н., окр. Д. Лужки, 13.VI.2003, Ловцова Ю.А. (ВНИИКР); 1 ♂, Алушта, Крым, О. Грачев, колл. О.З. Грачева (ЗММУ);

***Melitaea diamina* (Lang, 1789) (6 экземпляров)**

1 ♂, East Yakutia, Tompo district, Teply Kluch vill, V. Khandyga river, H-350, 6-8.07.2016, Kurmaev A.V. coll. N 62°77'345'', E 136°79'536'' (колл. М.Г. Коваленко); 1 ♀, Моск. обл., окр. г. Дубны. Смешанный лес. Поляны. 21.VI.1975, О. Грачев, колл. О.З. Грачева (ЗММУ); 1 ♀, Уссурийск, с. Каймановка, 1063, (ЗММУ); 1 ♂, Дубна, Моск. обл., О. Грачев, 13.VII.1969, колл. О.З. Грачева (ЗММУ); 1 ♂, д. Прилуки на Оке, 6 км NNW, 11.07.76, К.-Маркус, из колл. И.Б. Кеирим-Маркуса и Захарова (ЗММУ); 1 ♂, 22.06.2022, Ярославская область, Некоузский р-н, окр. стационара «Сунога», 2 км Ю пос. Борок, Кочиева Т.М. leg. (ВНИИКР);

***Melitaea protomedia* (Ménétriés, 1859) (10 экземпляров)**

10 ♂♂, Приморский край, Хасанский р-н, окр. д. Цуканово, 24.06.2023, Коваленко М.Г (колл. М.Г. Коваленко);

***Melitaea arcesia* Bremer, 1861 (4 экземпляра)**

3 ♂♂, 1 ♀, Mongolia, Khovsgol Aimak, Khovsgol lake, 35 km S Khankh vill., N 51°12' E 100°45', h = 1665-2000 m, 19-20, VII.2010, Krupitsky A.V. leg. (колл. М.Г. Коваленко);

***Melitaea elisabethae* Avinoff, 1910 (1 экземпляр)**

1 ♂, VII.62. 3. Памир, Шугнанский хребет, Н. Степанов, колл. О.З. Грачева (ЗММУ);

***Melitaea minerva* Staudinger, 1881 (2 экземпляра)**

1 ♂, 1 ♀, Заилийский Алатау, Талгар, 24-VI-67., колл. О.З. Грачева (ЗММУ);

***Melitaea pallas* Staudinger, 1886 (1 экземпляр)**

1 ♂, Алай, Талдык, 1.VIII.67. А. Кузякин, колл. О.З. Грачева (ЗММУ);

***Melitaea asteroidea* Staudinger, 1881 (2 экземпляра)**

1 ♂, 1 ♀, Пер. Долон, 3. Тянь-Шань, 3000 м, 28.VII.196 и 5.VIII.1969, А. Цветаев, колл. О.З. Грачева (ЗММУ);

***Melitaea turanica* Erschoff, 1874 (1 экземпляр)**

1 ♂, хр. Петра I, 3VII.73. колл. О.З. Грачева (ЗММУ);

***Melitaea trivia* ([Denis & Schiffermüller], 1775) (3 экземпляра)**

1 ♀, Саратовская обл., Краснокутский район, окр. с. Дьяковка, Lovtsova J.A. leg. 10.07.2003 (ВНИИКР); 1 ♂, Саратовская о., Вольский р-н, Белогорное, 10.VI.1999, Л. Еленевская, из колл. А.Г. Еленевского (ЗММУ); 1 ♂, Белг[ородская] о., Грайвор[онский] р-н, Козинка, V.1995, Л. и А. Еленевские, из колл. А.Г. Еленевского (ЗММУ);

***Melitaea interrupta* Kolenati, 1846 (2 экземпляра)**

1 ♂, 1 ♀, 1.07. 2022 вышли из кладки от самки, пойманной 09.05.22 Дагестан, Табасаранский р-н., окр с. Марага, Коваленко М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко);

***Melitaea didyma* (Esper, [1778]) (10 экземпляров)**

1 ♂, Московская обл., Дмитровский р-н, окр. пос. Трудовая Сев., Lovtsova J.A. leg. 07.1995 (ВНИИКР); 2 ♂♂, Саратовская обл., Краснокутский район, окр. с. Дьяковка, Lovtsova J.A. leg. 9.07 и 21.07.2003 (ВНИИКР); 3 ♀♀, Саратовская обл., Краснокутский район, окр. с. Дьяковка, Lovtsova J.A. leg. 10.07, 18.07. и 21.07.2003 (ВНИИКР); 1 ♂, окрестности Бухареста, Китила, лес, 12-VII-1950 (ВНИИКР); 1 ♂, Бухарест, Андронаки [Андронаке], лес, 14-VII-1950 (ВНИИКР); 1 ♂, Московская область, Лыткарино, на лесной поляне, 8/VI-71, Илюшин leg. (ВНИИКР); 1 ♂, Московс. Губ. Канабеева. [Конобеево] 74. [1874]VII.13. Л.А., из колл. XIX века (ЗММУ).

***Melitaea latonigena* Eversmann, 1847 (1 экземпляр)**

1 ♂, Верхоянск, р. Яна, 9.VIII.1960, колл. Н. Кондакова (ЗММУ);

***Melitaea phoebe* ([Denis & Schiffermüller], 1775) (4 экземпляра)**

1 ♂, Саратовская обл., Краснокутский район, окр. с. Дьяковка, Lovtsova J.A. leg. 1.07.2003 (ВНИИКР); 2 ♀♀, окрестности Бухареста, Китила, лес, 22-V-1950 (ВНИИКР); 1 ♀, P.R. [Москва, бывшее село Петровско-Разумовское], 89 [1989].V.22, из колл. XIX века (ЗММУ).

***Chlosyne* sp. (2 экземпляра)**

2 ♂♂, USA, Ismaу, колл. Н. Кондакова (ЗММУ).

***Tegosa* sp. (5 экземпляров)**

5 ♂♂, Перу, провинция Сатино, 40 км от г. Сатино, д. Са-Антонио, h = 1400 м, 15-18.04.2016. Буш М.Г. leg. (колл. М.Г. Коваленко);

Данные экземпляров, использованных для молекулярно-генетического анализа.

Таблица А1. Данные экземпляров, использованных для анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI

№	Таксон с номером	Этикеточные данные	Номер сиквенса в GenBank или BOLD (при наличии)	Место проведения исследований
1	<i>M. athalia</i> (185)	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg.	MT422396	ФГБУ «ВНИИКР»
2	<i>M. athalia</i> (186)	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg.	MT422397	ФГБУ «ВНИИКР»
3	<i>M. athalia</i> (9)	Ukraine, Vinnytsia Region, Mohyliv-Podilskyi Distr., Nemyua v. vicinity, 14.06.2007, Pljushtch I.	OR994572	ФГБУ «ВНИИКР»
4	<i>M. athalia</i> (B032)	23.06.2019. Московская область, Чеховский р-н, 2 км СЗ д. Ваулово, заболоченный луг. В. Пономарев		ЗИН РАН
5	<i>M. athalia</i> (B033)	Кострома, июнь 2011 г. Козлов С. leg.		ЗИН РАН
6	<i>M. athalia</i> (B034)	Кострома, июнь 2011 г. Козлов С. leg.		ЗИН РАН
7	<i>M. athalia</i> (B035)	Московская обл., Одинцовский р-н, окр. д. Новошихово, 23.07.2022, М.Г. Коваленко		ЗИН РАН
8	<i>M. caucasogenita</i> (B041)	Georgia, Samtskhe-Javakheti prov., Akhaltsikhe distr., Andavil. Circ., 1600-1900 m. 17.07.2017. I. Pljushtsh. leg.		ЗИН РАН
9	<i>M. caucasogenita</i> (B042)	Transcaucasia, Georgia, Meskhetinsky mts.		ЗИН РАН

		Borzhom vall. Atskuri vill. 02.07.1998, Dantchenko A. leg		
10	<i>M. caucasogenita</i> (B043)	Georgia, Samtskhe- Javakheti prov., Akhaltsikhe distr., Anda vil. Circ., 1600-1900 m. 17.07.2017. I. Pljushtsh. leg.		ЗИН РАН
11	<i>M. caucasogenita</i> (FJ462239_1)	Turkey, Posof	FJ462239_1	Данные из GenBank
12	<i>M. britomartis</i> (171)	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg.	MT422409	ФГБУ «ВНИИКР»
13	<i>M. britomartis</i> (12)	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg.	MT422410	ФГБУ «ВНИИКР»
14	<i>M. britomartis</i> (Che052)	Челябинская обл., Каслинский р-н, окр. с. Метлино, ВУРС, 11 июня 2005, Рудоискатель leg.	MT422411	ФГБУ «ВНИИКР»
15	<i>M. britomartis</i> (B001)	Забайкальский край, Кыринский р-н, окр. с. Хапчеранга. 10.06.1991, Колесниченко К.А.		ЗИН РАН
16	<i>M. britomartis</i> (B007)	Приморский край, Пограничный р-н, окр. п. Барабаш-Левада, 22.07.2002, Колесниченко К.А.		ЗИН РАН
17	<i>M. britomartis</i> (B011)	Russia, Republic of Buryatia, E. Sayan Mts., Tunkinsky Mts. range, near Mondy, 1800 m, 23- 30.06.2009, leg. Filippov A./E.		ЗИН РАН
18	<i>M. britomartis</i> (B012)	Burjatia Reg., Irkut R. vall., Mondy vill. Vicinity, 1200 m, 27.06-4.07.2007 A. Devyatkin		ЗИН РАН
19	<i>M. britomartis</i> (B013)	Burjatia Reg., Irkut R. vall., Mondy vill. Vicinity, 1200 m, 27.06-4.07.2007 A. Devyatkin		ЗИН РАН
20	<i>M. britomartis</i> (B014)	Burjatia Reg., Irkut R. vall., Mondy vill. Vicinity,		ЗИН РАН

		1200 m, 27.06-4.07.2007 A. Devyatkin		
21	<i>M. britomartis</i> (B015)	ЮВ Казахстан, Джунгарский Алатау, ущелье р. Кора, 2700 m.a.s.l. 07- 09.VII.2016 г., Б. Коваленко leg		ЗИН РАН
22	<i>M. britomartis</i> (таксон <i>elenae</i>) (B016)	W. Mongolia, Hovd aimak, Bulgan-gol Valley, Bayan-Gol basin, middle stream of Uljastajn-Sala river, Arshantyn-Nuruu Mts., 2100–2500 m, 20– 23.06.2005, V. Doroshkin, R. Yakovlev & D. Ryzhkov		ЗИН РАН
23	<i>M. britomartis</i> (таксон <i>elenae</i>) (B017)	W. Mongolia, Hovd aimak, Bulgan-gol Valley, Bayan-Gol basin, middle stream of Uljastajn-Sala river, Arshantyn-Nuruu Mts., 2100–2500 m, 20– 23.06.2005, V. Doroshkin, R. Yakovlev & D. Ryzhkov		ЗИН РАН
24	<i>M. britomartis</i> (таксон <i>elenae</i>) (B018)	W. Mongolia, Hovd aimak, Bulgan-gol Valley, Bayan-Gol basin, middle stream of Uljastajn-Sala river, Arshantyn-Nuruu Mts., 2100–2500 m, 20– 23.06.2005, V. Doroshkin, R. Yakovlev & D. Ryzhkov		ЗИН РАН
25	<i>M. britomartis</i> (B019)	Алтай, Алтайский государственный природный биосферный заповедник, кордон Чири, остепненный луг, 10 июня 2012 г., Т.В. Галинская leg.		ЗИН РАН
26	<i>M. britomartis</i> (B020)	Алтай, Алтайский государственный природный биосферный заповедник, кордон Чири, остепненный луг, 10 июня 2012 г., Т.В. Галинская leg.		ЗИН РАН
27	<i>M. britomartis</i> (B021)	Алтай, Алтайский государственный природный биосферный		ЗИН РАН

		заповедник, кордон Чири, остепненный луг, 10 июня 2012 г., Т.В. Галинская leg.		
28	<i>M. britomartis</i> (B022)	Алтай, Алтайский государственный природный биосферный заповедник, кордон Чири, остепненный луг, 10 июня 2012 г., Т.В. Галинская leg.		ЗИН РАН
29	<i>M. britomartis</i> (B023)	Алтай, Алтайский государственный природный биосферный заповедник, кордон Чири, остепненный луг, 10 июня 2012 г., Т.В. Галинская leg.		ЗИН РАН
30	<i>M. britomartis</i> (B024)	Белгородская обл., Белгородский р-н, с. Пуляевка, 16.06.2022, Коваленко М.Г.		ЗИН РАН
31	<i>M. britomartis</i> (B026)	Белгородская обл., Белгородский р-н, с. Пуляевка, 16.06.2022, Коваленко М.Г.		ЗИН РАН
32	<i>M. britomartis</i> (B027)	Белгородская обл., Белгородский р-н, с. Пуляевка, 19.06.2016, Коваленко М.Г.		ЗИН РАН
33	<i>M. britomartis</i> (B028)	Белгородская обл., Белгородский р-н, с. Пуляевка, 19.06.2016, Коваленко М.Г.		ЗИН РАН
34	<i>M. britomartis</i> (B29)	Mongolia, near Ulan-Bator city, Bayan-Bumbat camp, leg. Filippov Evgeny, 05.07.2006.		ЗИН РАН
35	<i>M. britomartis</i> (B30)	Mongolia, near Ulan-Bator city, Bayan-Bumbat camp, leg. Filippov Evgeny, 05.07.2006.		ЗИН РАН
36	<i>M. britomartis</i> (B31)	Mongolia, Tov Aimag, 40 km NE of Mongonmorit, 1500 m, 48°31' N, 108°52' E, 03.VII.2004, O. Gorbunov & K. Gunina leg		ЗИН РАН
37	<i>M. britomartis</i> (таксон <i>elenae</i>) (B-1001)	SW Mongolia, Khovd aimak, Arshantyn-Nuruu Mts (SW slopes), Khudagt loc., 2300-2400 m,		ЗИН РАН

		24.06.2018, 46°21'02''N, 91°08'21'' E. К. Kolesnichenko		
38	<i>M. britomartis</i> (таксон <i>elenae</i>) (B-1002)	SW Mongolia, Khovd aimak, Arshantyn-Nuruu Mts (SW slopes), Khudagt loc., 2300-2400 m, 24.06.2018, 46°21'02''N, 91°08'21'' E. К. Kolesnichenko		ЗИН РАН
39	<i>M. britomartis</i> (таксон <i>elenae</i>) (B-1003)	SW Mongolia, Khovd aimak, Arshantyn-Nuruu Mts (SW slopes), Khudagt loc., 2300-2400 m, 24.06.2018, 46°21'02''N, 91°08'21'' E. К. Kolesnichenko		ЗИН РАН
40	<i>M. britomartis</i> (A003)	Иркутская область, Слюдянский район, Култук, 27 июня 2023, Колесниченко К.А.		ЗИН РАН
41	<i>M. britomartis</i> (A005)	Иркутская область, Слюдянский район, Култук, 27 июня 2023, Колесниченко К.А.		ЗИН РАН
42	<i>M. britomartis</i> (A007)	20-27.06.2015. Красноярский край, Северо-Енисейский р-н, с. Брянка, р. Чиримба, руч. Находный, Курмаев А.		ЗИН РАН
43	<i>M. britomartis</i> (A008)	20-27.06.2015. Красноярский край, Северо-Енисейский р-н, с. Брянка, р. Чиримба, руч. Находный, Курмаев А.		ЗИН РАН
44	<i>M. britomartis</i> (A009)	20-27.06.2015. Красноярский край, Северо-Енисейский р-н, с. Брянка, р. Чиримба, руч. Находный, Курмаев А.		ЗИН РАН
45	<i>M. britomartis</i> (EULEP1018-15)	Romania, Arad	EULEP1018-15	Данные из BOLD
46	<i>M. celadussa</i> (MW503420_1)	Italy: Verbano-Cusio-Ossola, Ausone	MW503420	Данные из GenBank
47	<i>M. celadussa</i> (MW503076_1)	Switzerland: Interlaken, Bort	MW503076	Данные из GenBank
48	<i>M. plotina</i> (FJ462277_1)	Russia: Urulga	FJ462277	Данные из GenBank

49	<i>M. plotina</i> (B006)	Приморский край, Пограничный р-н, окр. п. Барабаш-Левада, 22.07.2002, Колесниченко К.А.		ЗИН РАН
50	<i>M. plotina</i> (B1004)	Russia, Primorsky reg., Barabash-Levada v., 13– 23.07.1995, leg. and coll. V. Tuzov		ЗИН РАН
51	<i>M_ambigua</i> (LC279455_1)	Japan:Nagano	LC279455	Данные из GenBank
52	<i>M. ambigua</i> (B002)	Приморский край, Пограничный р-н, окр. п. Барабаш-Левада, 14.07.1995, Колесниченко К.А.		ЗИН РАН
53	<i>M. ambigua</i> (B003)	Приморский край, Пограничный р-н, окр. п. Барабаш-Левада, 14.07.1995, Колесниченко К.А.		ЗИН РАН
54	<i>M. ambigua</i> (B004)	Приморский край, Пограничный р-н, окр. п. Барабаш-Левада, 14.07.1995, Колесниченко К.А.		ЗИН РАН
55	<i>M. ambigua</i> (B036)	Russia, Republic of Buryatia, Tarbagataisky distr., near Nikolaevsky vill., N 51.656045, E 107.792746, leg. Filippov Anatoly and Evgeny, 03 June 2016		ЗИН РАН
56	<i>M. ambigua</i> (B037)	Russia, Republic of Buryatia, E. Sayan Mts., Tunkinsky Mts. range, near Mondy, 1800 m, 12- 20.06.2015, leg. Filippov Anatoly		ЗИН РАН
57	<i>M. ambigua</i> (B038)	Russia, Republic of Buryatia, E. Sayan Mts., Tunkinsky Mts. range, near Mondy, 1800 m, 12- 20.06.2015, leg. Filippov Anatoly		ЗИН РАН
58	<i>M. ambigua</i> (B039)	Россия, респ. Якутия (Саха), Эвено- Батынтайский нац. округ, окр. с. Джергалах, правый берег, 2- 13.07.2011, Курмаев А.В		ЗИН РАН

59	<i>M. ambigua</i> (B1008)	Приморский край, Шкотовский район, близ села Романовка, 26.07.2022, Сидоров А.В.		ЗИН РАН
60	<i>M. ambigua</i> (A001)	Иркутская область, Слюдянка, 28 июня 2023, К.А. Колесниченко		ЗИН РАН
61	<i>M. ambigua</i> (A002)	Иркутская область, Слюдянка, 28 июня 2023, К.А. Колесниченко		ЗИН РАН
62	<i>M. deione</i> (MN144813_1)	Spain: Asturias, Alrededores de Tineo	MN144813	Данные из GenBank
63	<i>M. deione</i> (MN144397_1)	France: Occitanie, Languedoc-Roussillon, Gard, Cognac	MN144397	Данные из GenBank
64	<i>M. parthenoides</i> (MW500392_1)	Spain: Biscay, Basque Country, San Pedro de Beraza, Orduna	MW500392	Данные из GenBank
65	<i>M. parthenoides</i> (MN145245_1)	Spain: Asturias, Rio Duje, Sotres	MN145245	Данные из GenBank
66	<i>M. parthenoides</i> (MN139835_1)	Spain: Asturias, Cangas de Narcea, Fuentes de corbero	MN139835	Данные из GenBank
67	<i>M. alatauica</i> (2)	ЮВ Казахстан, Джунгарский Алатау, ущелье р. Кора, 2700 m.a.s.l. 07- 09.VII.2016 г., Б. Коваленко leg	MT422417	ФГБУ «ВНИИКР»
68	<i>M. alatauica</i> (3)	ЮВ Казахстан, Джунгарский Алатау, ущелье р. Кора, 2700 m.a.s.l. 07- 09.VII.2016 г., Б. Коваленко leg	MT422418	ФГБУ «ВНИИКР»
69	<i>M. varia</i> (MW503552_1)	France: Provence-Alpes- Cote d'Azur, Col de la, Cayolle S	MW503552	Данные из GenBank
70	<i>M. varia</i> (MW503458_1)	Italy: South Tyrol, Suedtirol, Obere Tartscher	MW503458	Данные из GenBank
71	<i>M. varia</i> (MW501833_1)	Switzerland: Visp, Taeschalp	MW501833	Данные из GenBank
72	<i>M. aurelia</i> (Volg039)	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg.	MT422407	ФГБУ «ВНИИКР»
73	<i>M. aurelia</i> (Volg187)	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg.	MT422408	ФГБУ «ВНИИКР»

74	<i>M. aurelia</i> (024)	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg.	MT422399	ФГБУ «ВНИИКР»
75	<i>M. aurelia</i> (172)	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg.	MT422400	ФГБУ «ВНИИКР»
76	<i>M. aurelia</i> (Volg031)	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg.	МВМРА031-07	Канадский центр ДНК- штрихкодирования
77	<i>M. aurelia</i> (Volg033)	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. д. Щербатовка, Щербаковская балка, 25.06.2007, Буш М.Г. leg.	МВМРА033-07	Канадский центр ДНК- штрихкодирования
78	<i>M. aurelia</i> (Or222)	Оренбургская обл., Кувандык, степь, 12.06.2007	MT422406	ФГБУ «ВНИИКР»
79	<i>M. aurelia</i> (Kr001)	Крым, Бахчисарайский р-н, Мангуп-Кале, 28.06.2008, Буш М.Г. leg.	MT422404	ФГБУ «ВНИИКР»
80	<i>M. aurelia</i> (Kr002)	Крым, Бахчисарайский р-н, Мангуп-Кале, 28.06.2008, Буш М.Г. leg.	МВМРА196-09	Канадский центр ДНК- штрихкодирования
81	<i>M. aurelia</i> (Kr008)	Крым, Бахчисарайский р-н, Мангуп-Кале, 28.06.2008, Буш М.Г. leg.	MT422405	ФГБУ «ВНИИКР»
82	<i>M. menetriesi</i> <i>westsibirica</i> (21)	Новосибирская обл., Буготакские сопки, 6.07.2013, М.Г. Буш leg.		МФТИ
83	<i>M. menetriesi</i> <i>westsibirica</i> (78)	Томская обл., окр. п. Лучаново, 24.06.23. Л. Гришаев		МФТИ
84	<i>M. menetriesi</i> (23)	Алтай, окр. с. Усть- Кокса, 1200 м. 12- 17.06.2010. Буш М.Г. leg.	MT422415	ФГБУ «ВНИИКР»
85	<i>M. menetriesi</i> (25)	Алтай, окр. с. Усть- Кокса, 1200 м. 12- 17.06.2010. Буш М.Г. leg.	MT422416	ФГБУ «ВНИИКР»
86	<i>M. menetriesi</i> (FJ663816)	Алтай, Онгудайский район, 50°22'01.2"N, 87°13'58.8"E 14.06.1999. Лухтанов В.А.	FJ663816	Данные из GenBank

87	<i>M. menetriesi</i> (FJ663817)	Алтай, Онгудайский район, 50°22'01.2"N, 87°13'58.8"E 14.06.1999. Лухтанов В.А.	FJ663817	Данные из GenBank
88	<i>M. menetriesi</i> (79)	Russia, Altai Republic, Kosh-Agachsky distr. 4 km W of Kurai vill., h=1630, 50°14'23.63", 87°52'1.32". 14.VI.2019, S.A. Knyazev leg.		МФТИ
89	<i>M. menetriesi</i> (81)	Russia, Altai Republic, Kosh-Agachsky distr. 4 km W of Kurai vill., h=1630, 50°14'23.63", 87°52'1.32". 14.VI.2019, S.A. Knyazev leg.		МФТИ
90	<i>M. menetriesi</i> (13)	S. Tuva, 13.06.2022. Ubsunur Hollow, Khorumnug-Taiga Mts., Dyuev-Alyr R., 10 km NNE Moren v. 1450-1600 m. Kolesnichenko K.A.		МФТИ
91	<i>M. menetriesi</i> (14)	S. Tuva, 13.06.2022. Ubsunur Hollow, Khorumnug-Taiga Mts., Dyuev-Alyr R., 10 km NNE Moren v. 1450-1600 m. Kolesnichenko K.A.		МФТИ
92	<i>M. menetriesi</i> (15)	S. Tuva, 13.06.2022. Ubsunur Hollow, Khorumnug-Taiga Mts., Dyuev-Alyr R., 10 km NNE Moren v. 1450-1600 m. Kolesnichenko K.A.		МФТИ
93	<i>M. menetriesi</i> (80)	Russia, Altai Republic, Shebalinsky distr. Shebalino vill. Vic., h=1630, 51°17'31.14", 85°40.5'19". 14.VI.2021, h=875, S.A. Knyazev leg.		МФТИ
94	<i>M. menetriesi</i> (24)	Иркутская область, Качуг, 20.06.2023, Колесниченко К.А.		МФТИ
95	<i>M. menetriesi</i> (26)	Иркутская область, Качуг, 20.06.2023, Колесниченко К.А.		МФТИ
96	<i>M. menetriesi</i> (85)	Иркутская область, Качуг, 20.06.2023, Колесниченко К.А.		МФТИ

97	<i>M. menetriesi</i> (86)	Иркутская область, Качуг, 20.06.2023, Колесниченко К.А.		МФТИ
98	<i>M. menetriesi</i> (65)	Хребет Кропоткина, Хужир, 2023, Колесниченко К.А.		МФТИ
99	<i>M. menetriesi</i> (67)	Хребет Кропоткина, Хужир, 2023, Колесниченко К.А.		МФТИ
100	<i>M. menetriesi</i> (84)	27 июня 2023, Иркутская область, Слюдянский район, Култук. Колесниченко К.А.		МФТИ
101	<i>M. menetriesi</i> (10Manrak)	E. Kazakhstan, Monrak (east), 28.05.2011, Dovgailo K. leg.	MT422419	ФГБУ «ВНИИКР»
102	<i>M. menetriesi</i> (FJ462267)	Russia: Kamchatka	FJ462267	Данные из GenBank
103	<i>M. menetriesi</i> (51)	Kamchatka Peninsula, Bystrinsky District, Esso village, July 2005, Efremenkov leg.	OR994570	МФТИ
104	<i>M. menetriesi</i> (FJ462241)	Russia: Djirga	FJ462241_1	Данные из GenBank
105	<i>M. menetriesi</i> (AF187751_1)	Russia, Buryatia, Djirga	AF187751_1	Данные из GenBank
106	<i>M. menetriesi</i> (83)	Монголия, Селенгинский аймак, Зуун Хараа, 20.06.2023. Отбаяр leg.		МФТИ
107	<i>M. menetriesi</i> (57)	Russia, NE Siberia, Magadan Province, Susuman town suburbs. 650 km northwest of Magadan, July 9, 2011, V. Zurilina	OR994571	МФТИ
109	<i>M. rebeli</i> (Bulgan 1)	Mongolia, Hovd aimak, SW slopes of Mongolian Altai, 31 km NNE Bulgan somon, Ul'astain-Gol R., N 46°21.5 E 91°41.1, 1950 m, 16-17.06.2012, K. Kolesnichenko		МФТИ
110	<i>M. rebeli</i> (Bulgan 2)	Mongolia, Hovd aimak, SW slopes of Mongolian Altai, 31 km NNE Bulgan somon, Ul'astain-Gol R., N 46°21.5 E 91°41.1, 1950 m, 16-17.06.2012, K. Kolesnichenko		МФТИ
111	<i>M. rebeli</i> (Arshantyn 1)	SW Mongolia, Khovd aimak, Arshantyn-Nuruu Mts (SW slopes), Khudagt		МФТИ

		loc., 2300-2400 m, 24.06.2018, 46°21'02''N, 91°08'21'' E. К. Kolesnichenko		
112	<i>M. rebeli</i> (Arshantyn 2)	SW Mongolia, Khovd aimak, Arshantyn-Nuruu Mts (SW slopes), Khudagt loc., 2300-2400 m, 24.06.2018, 46°21'02''N, 91°08'21'' E. К. Kolesnichenko		МФТИ
113	<i>M. rebeli</i> (Ukok 1)	Altai Reg., Kosh-Agach Distr., Ukok plateau, road to Teplyi Kljuch pass, N 49°30'21,4'', E 088°06'58,4'', 2500-2650 m, 12-14.07.2021 К. Kolesnichenko	OR994572	МФТИ
114	<i>M. rebeli</i> (Ukok 2)	Altai Reg., Kosh-Agach Distr., Ukok plateau, road to Teplyi Kljuch pass, N 49°30'21,4'', E 088°06'58,4'', 2500-2650 m, 12-14.07.2021 К. Kolesnichenko	OR994572	МФТИ
115	<i>M. rebeli</i> (Ukok 3)	Altai Reg., Kosh-Agach Distr., Ukok plateau, road to Teplyi Kljuch pass, N 49°30'21,4'', E 088°06'58,4'', 2500-2650 m, 12-14.07.2021 К. Kolesnichenko	OR994572	МФТИ
116	<i>M. rebeli</i> (Sailugem 1)	Altai Reg., Kosh-Agach Distr., Sailugem Mts., Kalanegir R., N 49°37'22,8'', E 088°30'57,3'', 2400-2500 m., 20-21.07.2021, К. Kolesnichenko		МФТИ
117	<i>M. rebeli</i> (Sailugem 2)	Altai Reg., Kosh-Agach Distr., Sailugem Mts., Kalanegir R., N 49°37'22,8'', E 088°30'57,3'', 2400-2500 m., 20-21.07.2021, К. Kolesnichenko		МФТИ
118	<i>M. rebeli rhea</i> (A022)	Mongolia, Govi-Altai aimak, Mongolian Altai (south. sl.), Alag Khairkhan Mts. 2650-2900 m, 5-7.07.2004, Churkin S, leg.		ЗИН РАН

	<i>M. rebeli rhea</i> (A023)	Mongolia, Govi-Altai aimak, Mongolian Altai (south. sl.), Alag Khairkhan Mts. 2650-2900 m, 5-7.07.2004, Churkin S, leg.		ЗИН РАН
119	<i>M. distans</i> (9)	Tian-Shan, E, edge of Terskei Alatau, Bajankol r., 1800 m, 25.06.2012, S. Toropov leg.	MT422401	ФГБУ «ВНИИКР»
120	<i>M. distans</i> (10)	Tian-Shan, E, edge of Terskei Alatau, Bajankol r., 1800 m, 25.06.2012, S. Toropov leg.	MT422402	ФГБУ «ВНИИКР»
121	<i>M. distans</i> (11)	Tian-Shan, E, edge of Terskei Alatau, Bajankol r., 1800 m, 25.06.2012, S. Toropov leg.	MT422403	ФГБУ «ВНИИКР»
122	<i>M. asteria</i> (MW499937_1)	Switzerland: Albula, Albula Ospiz	MW499937	Данные из GenBank
123	<i>M. asteria</i> (MN143940_1)	Austria: Tirol, Nordtirol, Ischgl SE, Palinkopf	MN143940	Данные из GenBank
124	<i>M. asteria</i> (MN139203_1)	Austria: Tirol, Osttirol, Panargenkamm, Weisser Klappf	MN139203	Данные из GenBank
125	<i>M. aurelia</i> (Novosibirsk)	Новосибирская обл., Карасукский р-н, окр. с. Троицкое, 12.07.2013, М.Г. Буш		ЗИН РАН
126	<i>Nymphalis antiopa</i> (KM554829_1)	Ontario, Bruce Peninsula National Park, Bruce Peninsula, Emmett Lake	KM554829	Данные из GenBank

Таблица А2. Данные экземпляров, использованных для анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена 18S рРНК

№	Таксон	Этикеточные данные
1	<i>M. menetriesi</i> (78)	Томская обл., окр. п. Лучаново, 24.06.23. Л. Гришаев
2	<i>M. menetriesi</i> (13)	S. Tuva, 13.06.2022. Ubsunur Hollow, Khorumnug-Taiga Mts., Dyuev-Alyr R., 10 km NNE Moren v. 1450-1600 m. Kolesnichenko K.A.
3	<i>M. menetriesi</i> (14)	S. Tuva, 13.06.2022. Ubsunur Hollow, Khorumnug-Taiga Mts., Dyuev-Alyr R., 10 km NNE Moren v. 1450-1600 m. Kolesnichenko K.A.

4	<i>M. menetriesi</i> (15)	S. Tuva, 13.06.2022. Ubsunur Hollow, Khorumnug-Taiga Mts., Dyuev-Alyr R., 10 km NNE Moren v. 1450-1600 m. Kolesnichenko K.A.
5	<i>M. menetriesi</i> (Kuray)	Altai Reg., Kosh-Agach Distr., S slopes of Kurai Mts., 8 km NNW Ortolyk v., 2500 m, N 50°06'40,9'', E 08°28'45,2'', K. Kolesnichenko
6	<i>M. menetriesi</i> (83)	Монголия, Селенгинский аймак, Зуун Хараа, 20.06.2023. Отбаяр leg.
7	<i>M. aurelia</i> (Crimea 1)	7.06.2014. Крым, Айпетри. Буш М.Г.
8	<i>M. aurelia</i> (Crimea 2)	7.06.2014. Крым, Айпетри. Буш М.Г.
9	<i>M. aurelia</i> (Novosibirsk)	Новосибирская обл., Карасукский р-н, окр. с. Троицкое, 12.07.2013, М.Г. Буш
10	<i>M. athalia</i> _HG992007_1	Romania (данные GenBank)

**ПРИЛОЖЕНИЕ Б. Внутривидовая вариабельность половых структур
самцов шашечниц подрода *Mellicta***

В данном приложении приведены ряды внутривидовой изменчивости генитальных структур в виде зарисовок, выполненных при помощи сетки, встроенной в окуляр бинокулярного микроскопа, с соблюдением всех пропорций.

1. *M. athalia* (Rottemburg, 1775)

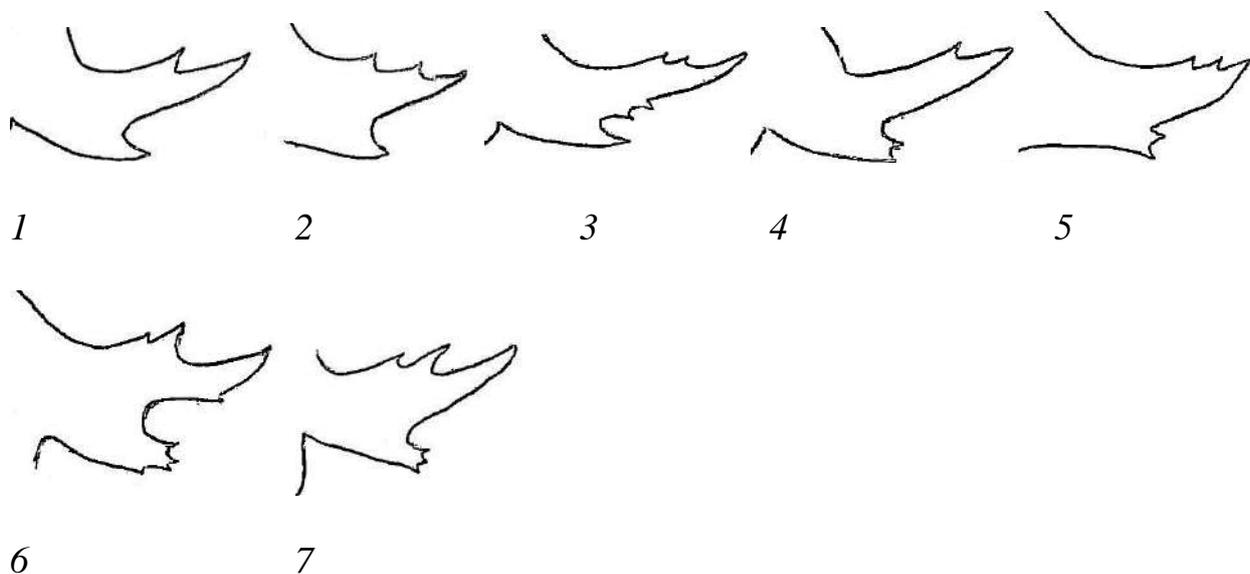


Рисунок Б1. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Псковской области, Пустошкинского района.

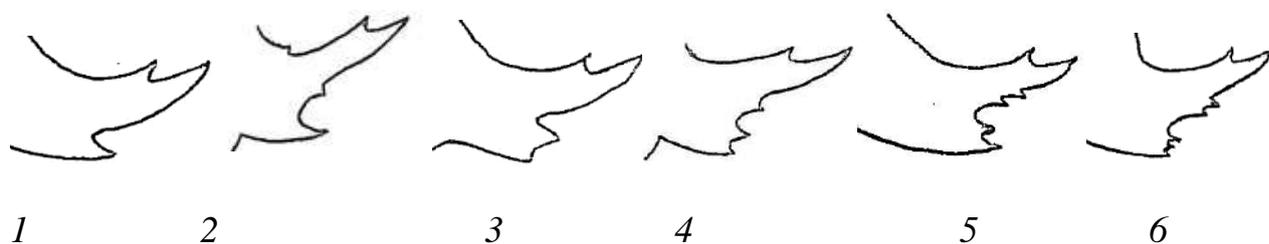


Рисунок Б2. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Тверской области Осташковского района.

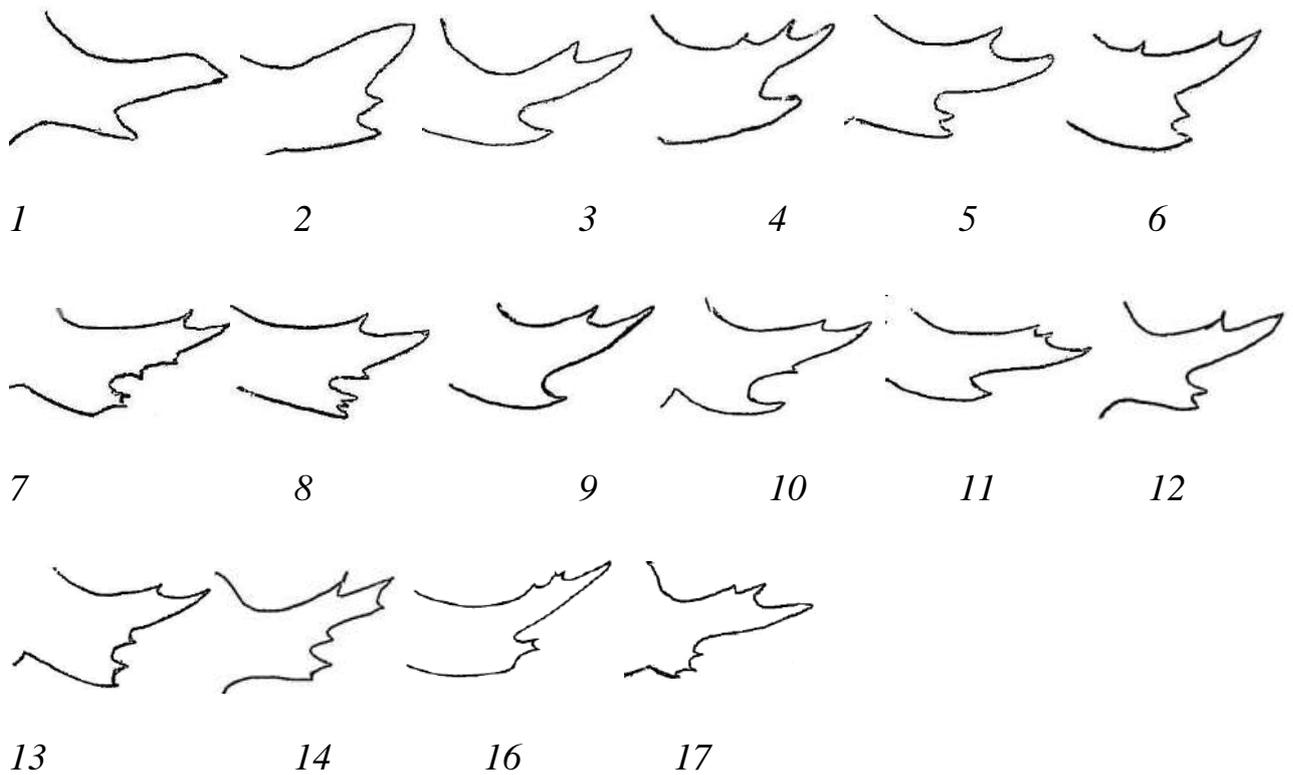


Рисунок Б3. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Московской области. *1–8* – Серпуховский район, окр. д. Лужки; *9–17* – различные районы Московской области, представленные малыми выборками (коллекция ЗММУ).

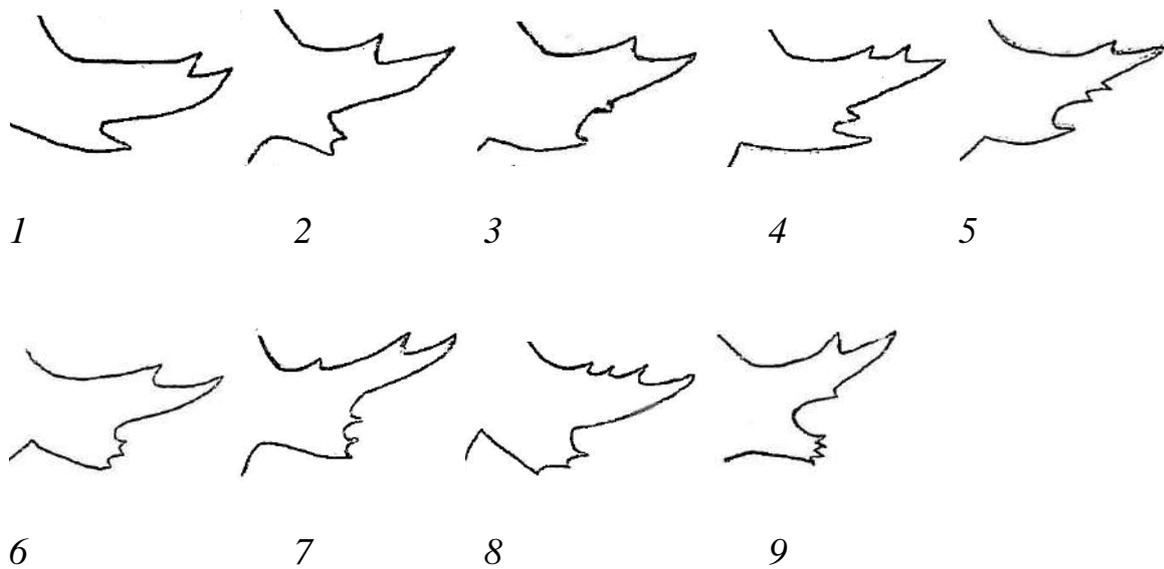


Рисунок Б4. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Черниговской области.

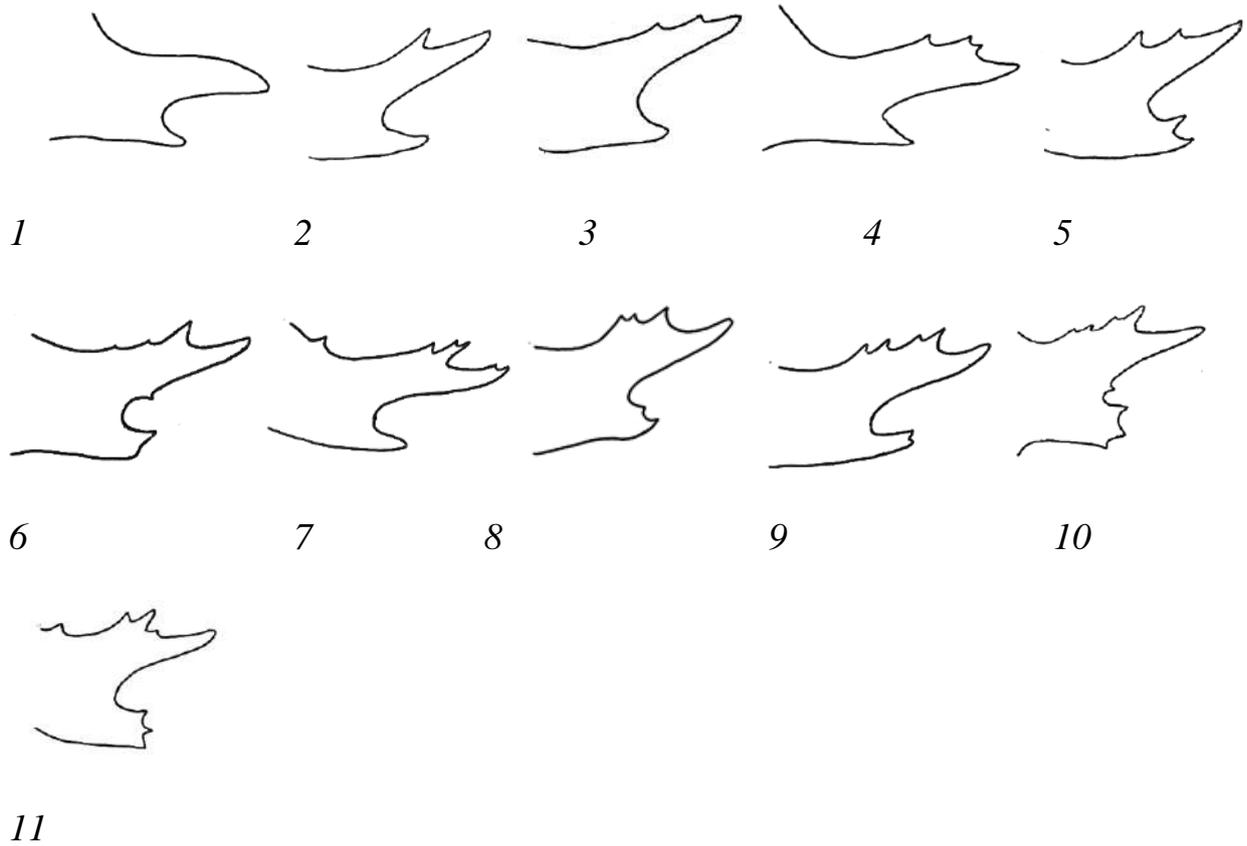


Рисунок Б5. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Винницкой области.

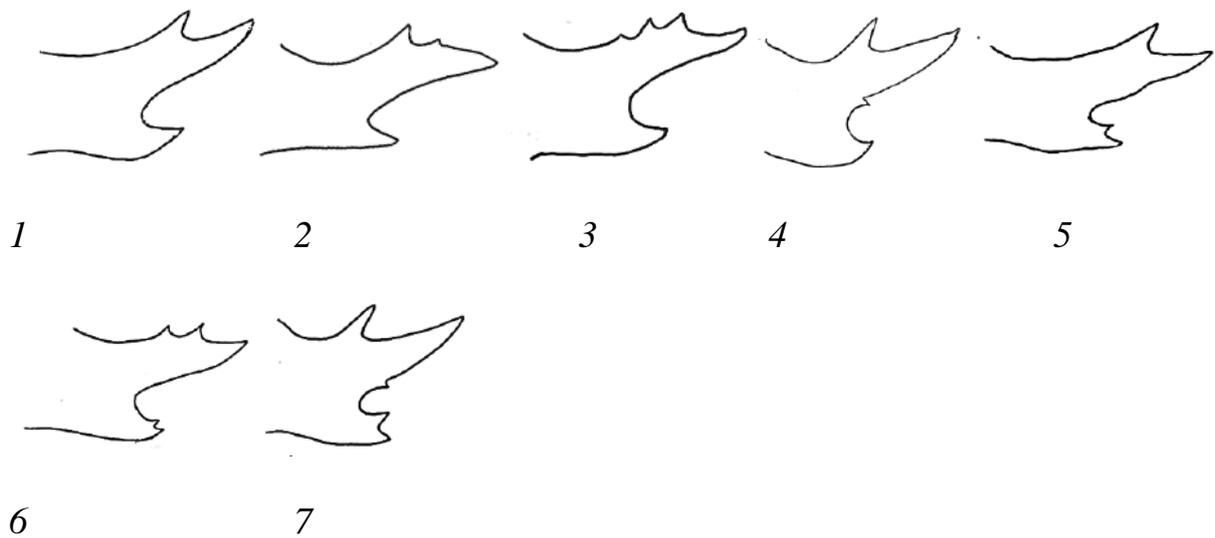


Рисунок Б6. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Волынской области.



Рисунок Б7. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Воронежской области.

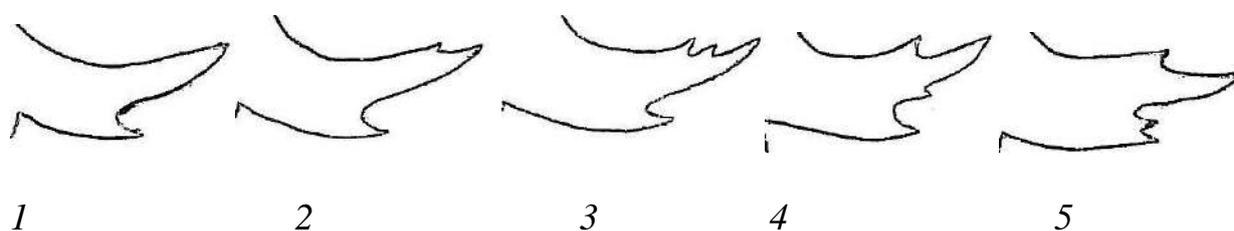


Рисунок Б8. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Волгоградской области.

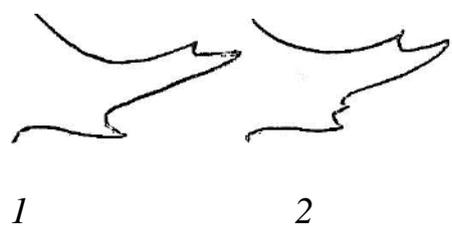


Рисунок Б9. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Грузии (Бакуриани).

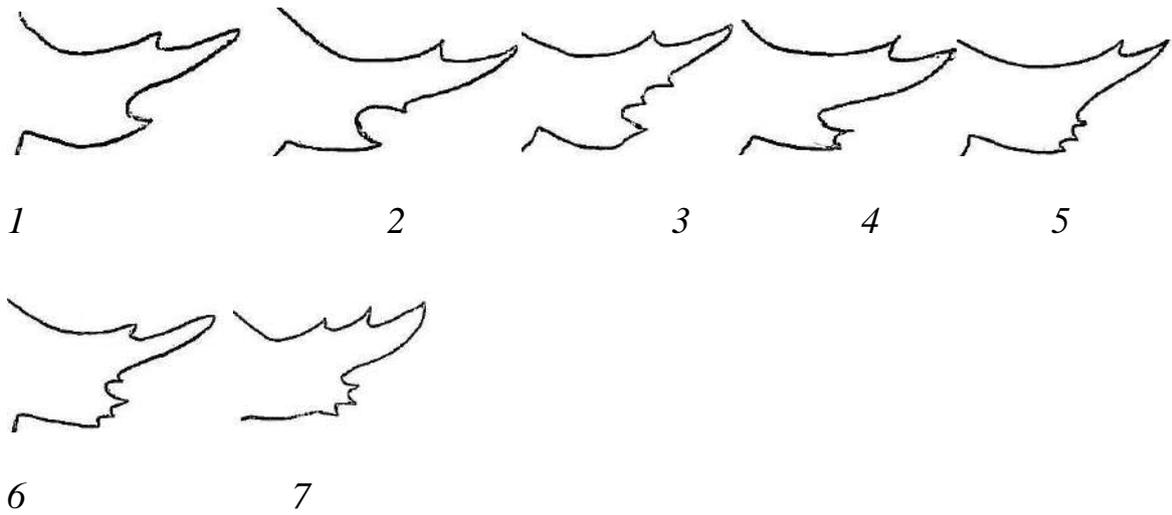


Рисунок Б10. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Челябинской области, Каслинского района.

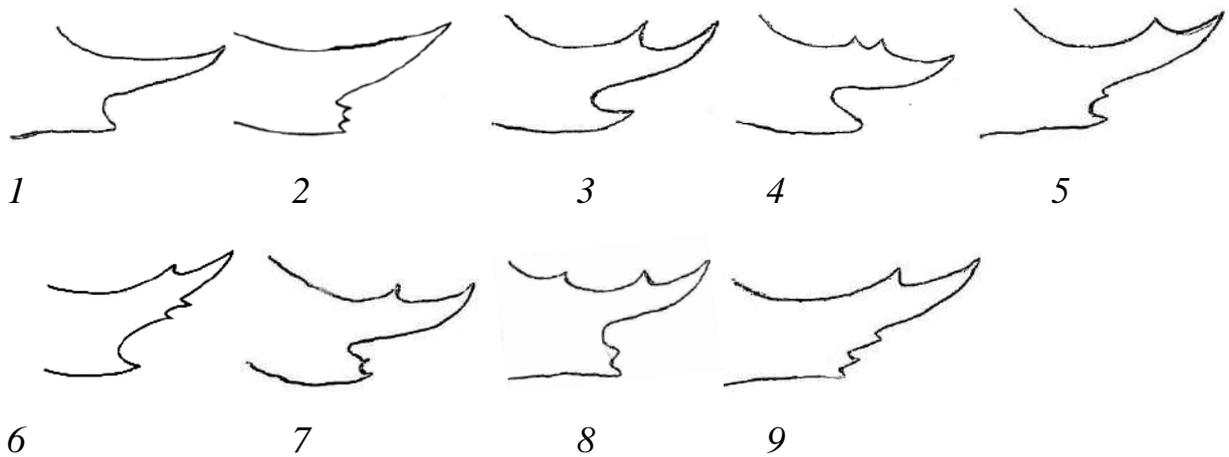


Рисунок Б11. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Республики Алтай, с. Усть-Кокса.

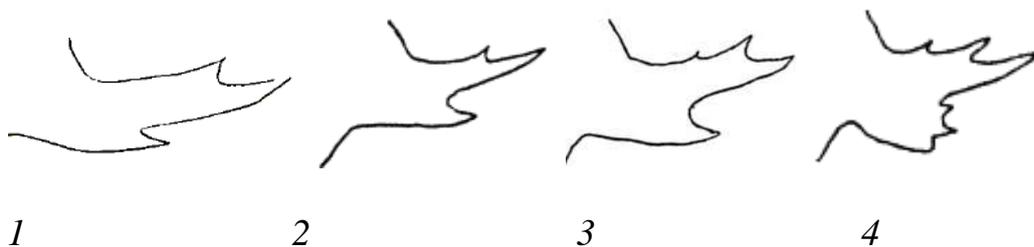


Рисунок Б12. Строение каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяциях из Тувы (1) и с озера Байкал (2-4).

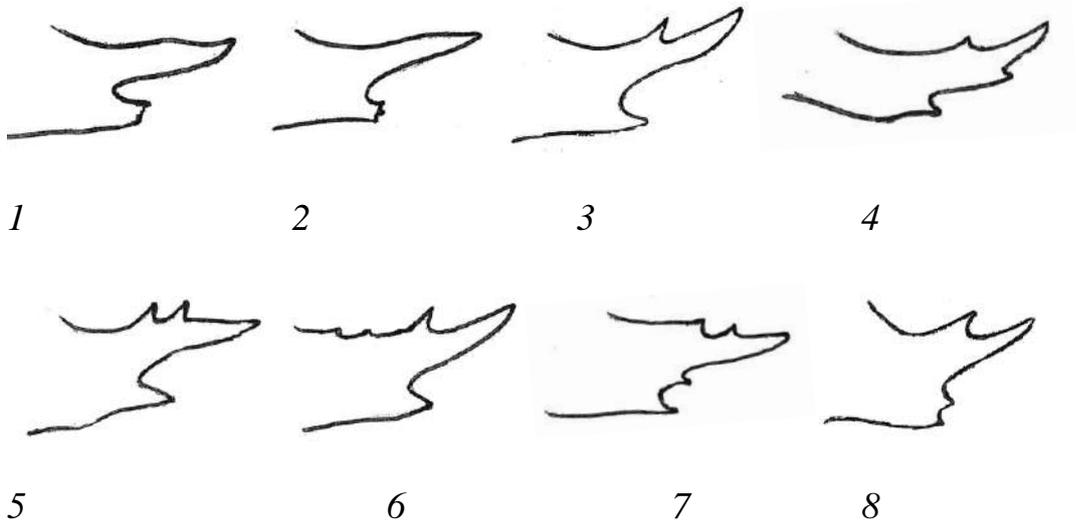


Рисунок Б13. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* в популяции из Магадана.

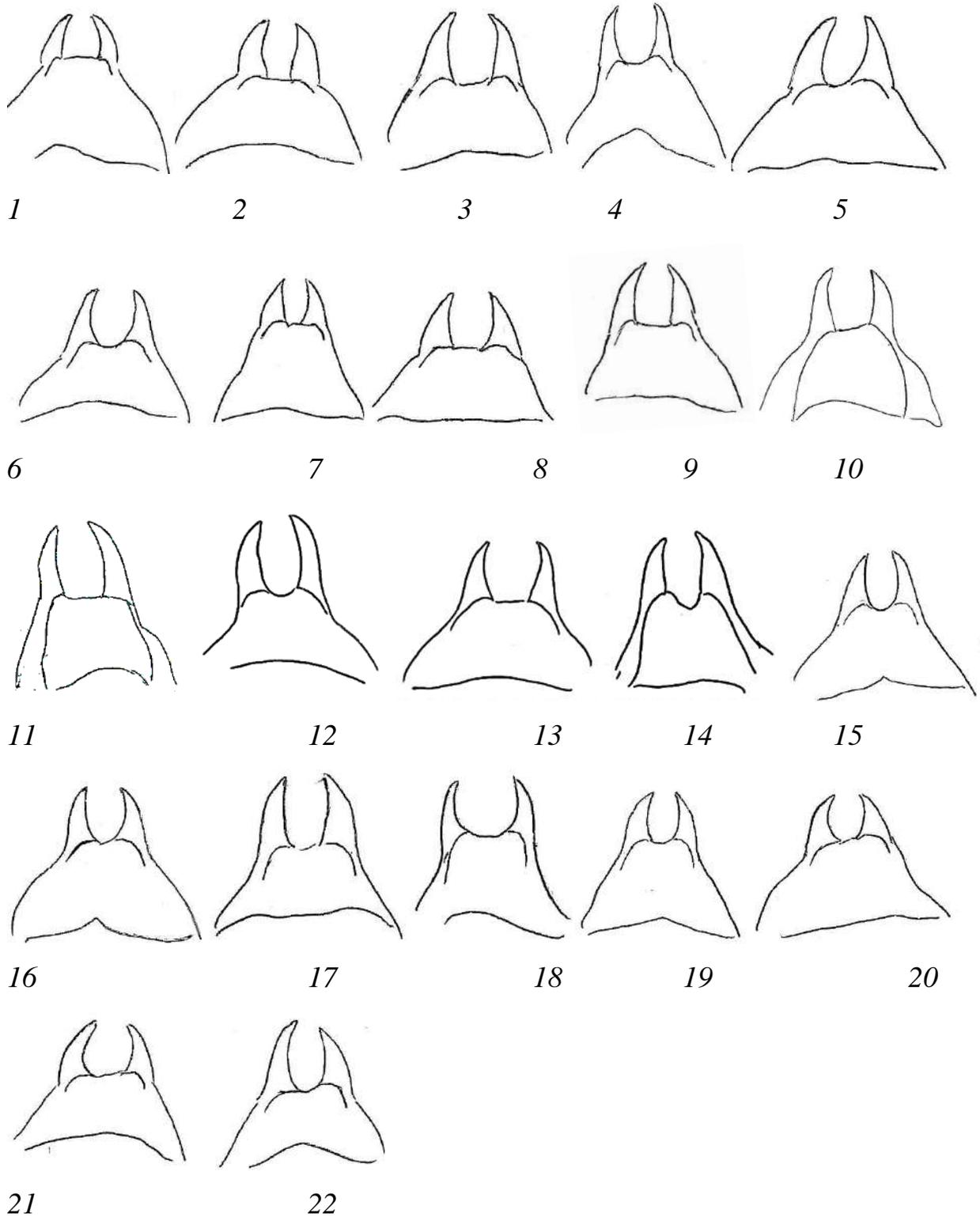


Рисунок Б.14. Тегумен и субункус *M. athalia* из разных регионов европейской части России и сопредельных территорий. 1–3 – Московская область; 4–6 – Псковская область; 7, 8 – Тверская область; 9 – Грузия, Бакуриани; 10–13 – Волынская область; 14 – Винницкая область; 15–19 – Волгоградская область; 20–22 – Воронежская область.

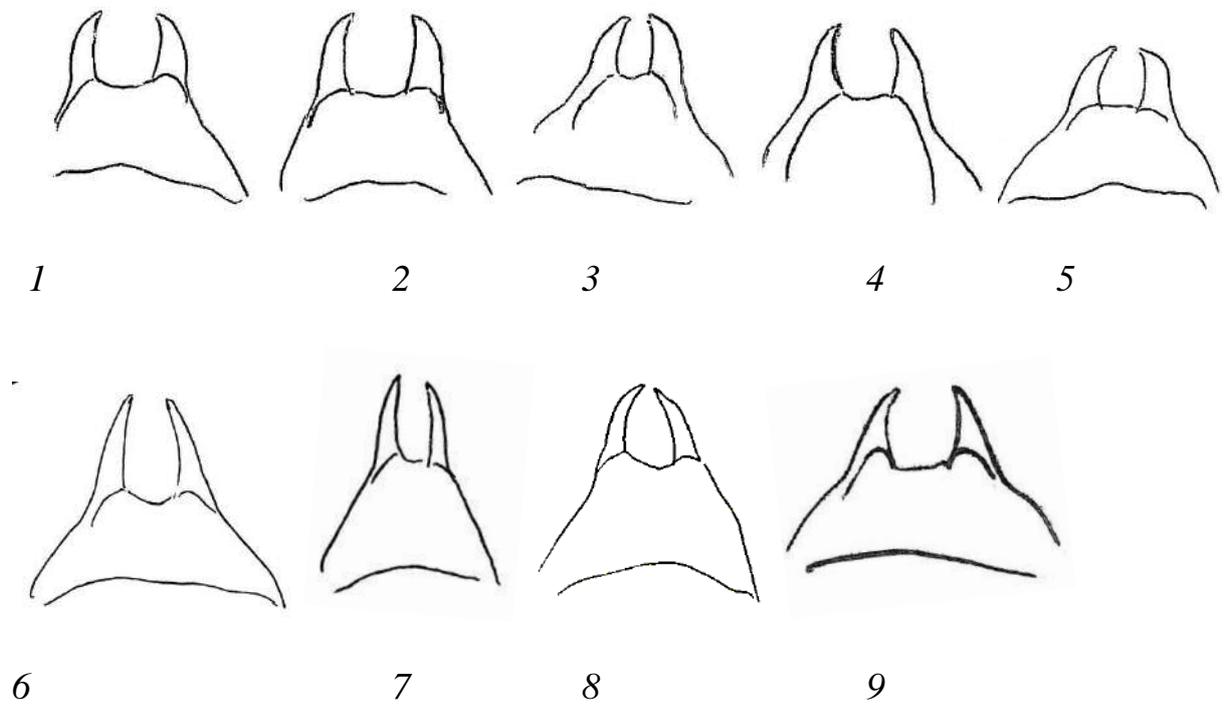


Рисунок Б.15. Тегумен и субункус *M. athalia* из азиатской части России. **1–5** – Республика Алтай; **6, 7**– озеро Байкал; **8** – Тува; **9** – Магаданская область.

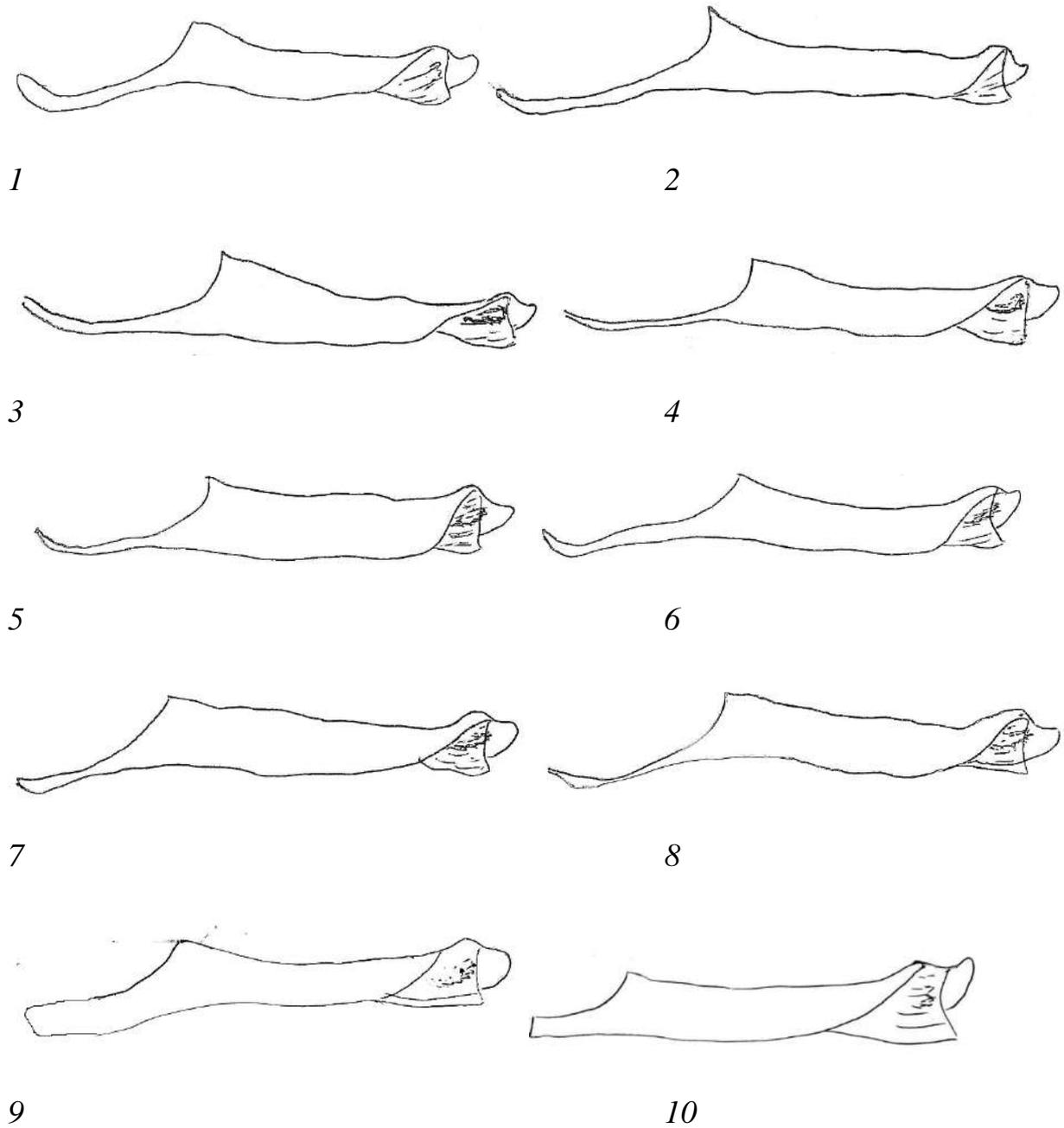


Рисунок **Б.16.** Изменчивость эдеагуса *M. athalia* из разных частей ареала. **1, 2** – Московская область; **3, 4** – Тверская область; **5, 6** – Псковская область; **7, 8** – Грузия, Бакуриани; **9** – Волынская область; **10** – Винницкая область.

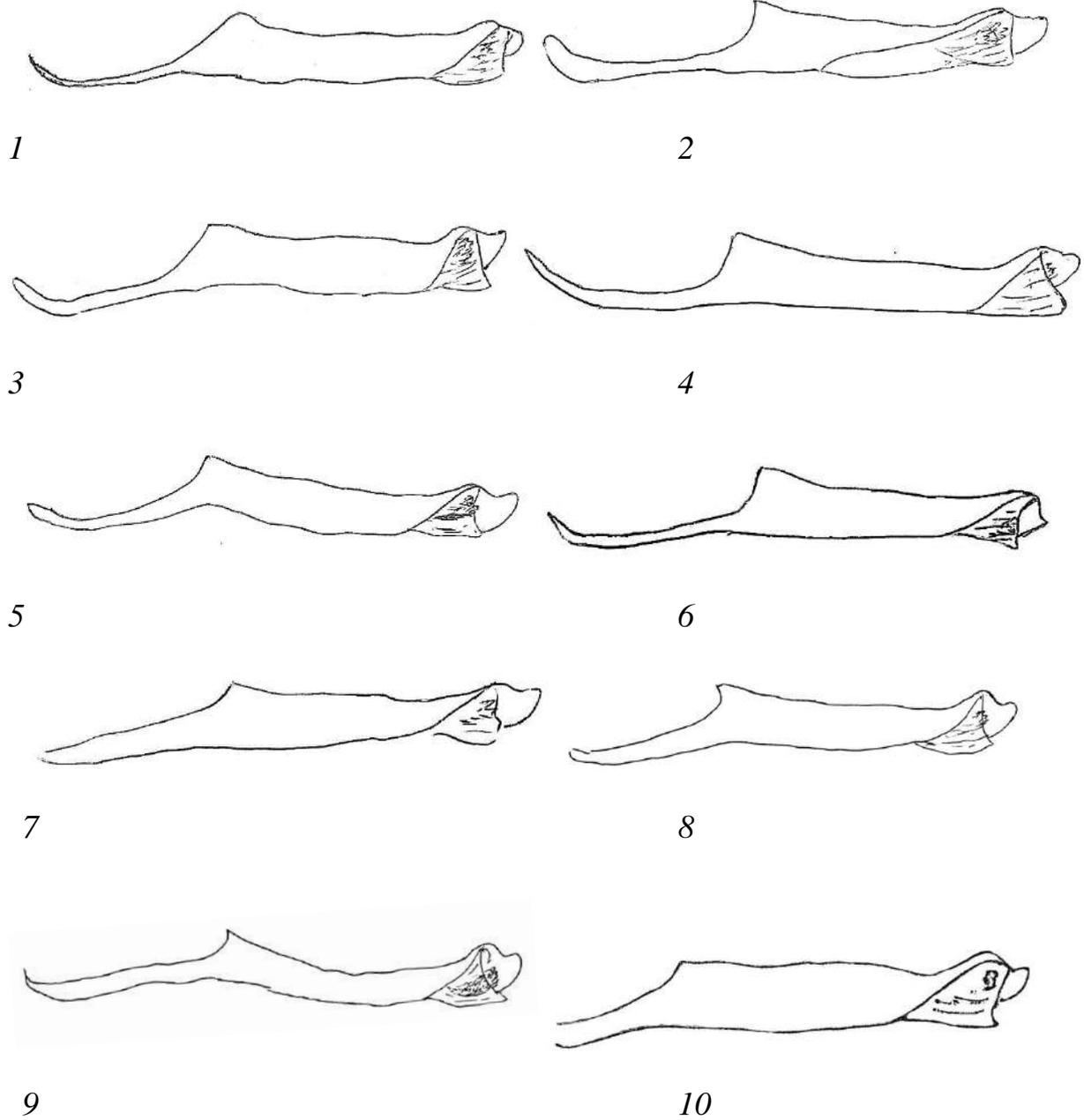


Рисунок Б.17. Изменчивость эдеагуса *M. athalia* из различных регионов. **1–4** – Волгоградская область; **5** – Воронежской областей; **6, 7** – Республика Алтай; **8, 9** – озеро Байкал; **10** – Магаданская область

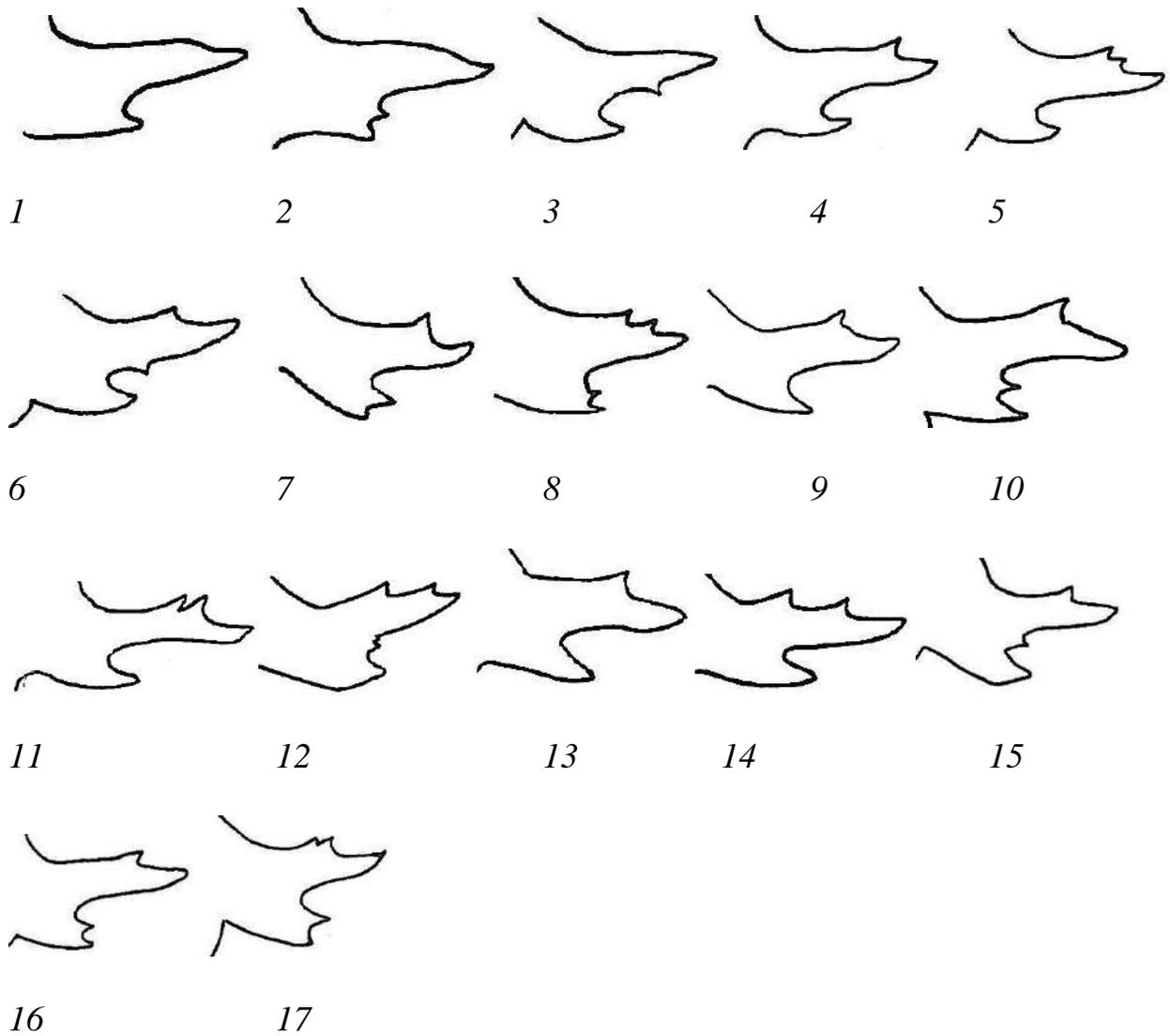
2. *M. caucasogenita* Verity, 1930

Рисунок Б.18. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. caucasogenita* в изученном материале. 1–8 – Армения; 9–12 – Грузия; 13–17 – Теберда.

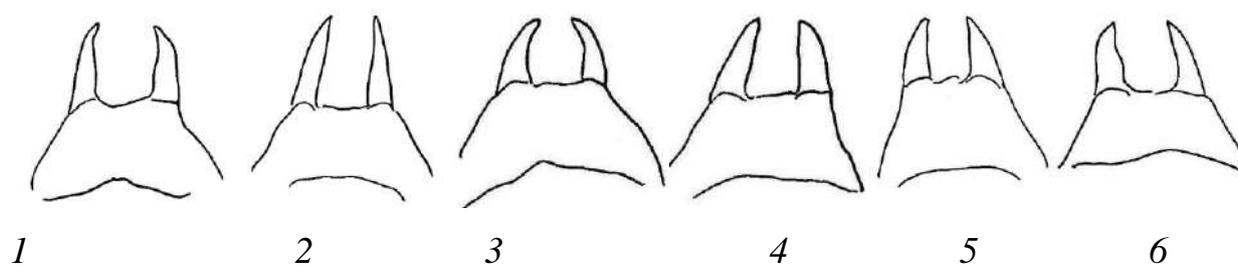


Рисунок Б.19. Изменчивость субгнатуса и тегумена *M. caucasogenita*. 1, 2 – Грузия; 3, 4 – Армения; 5, 6 – Теберда.

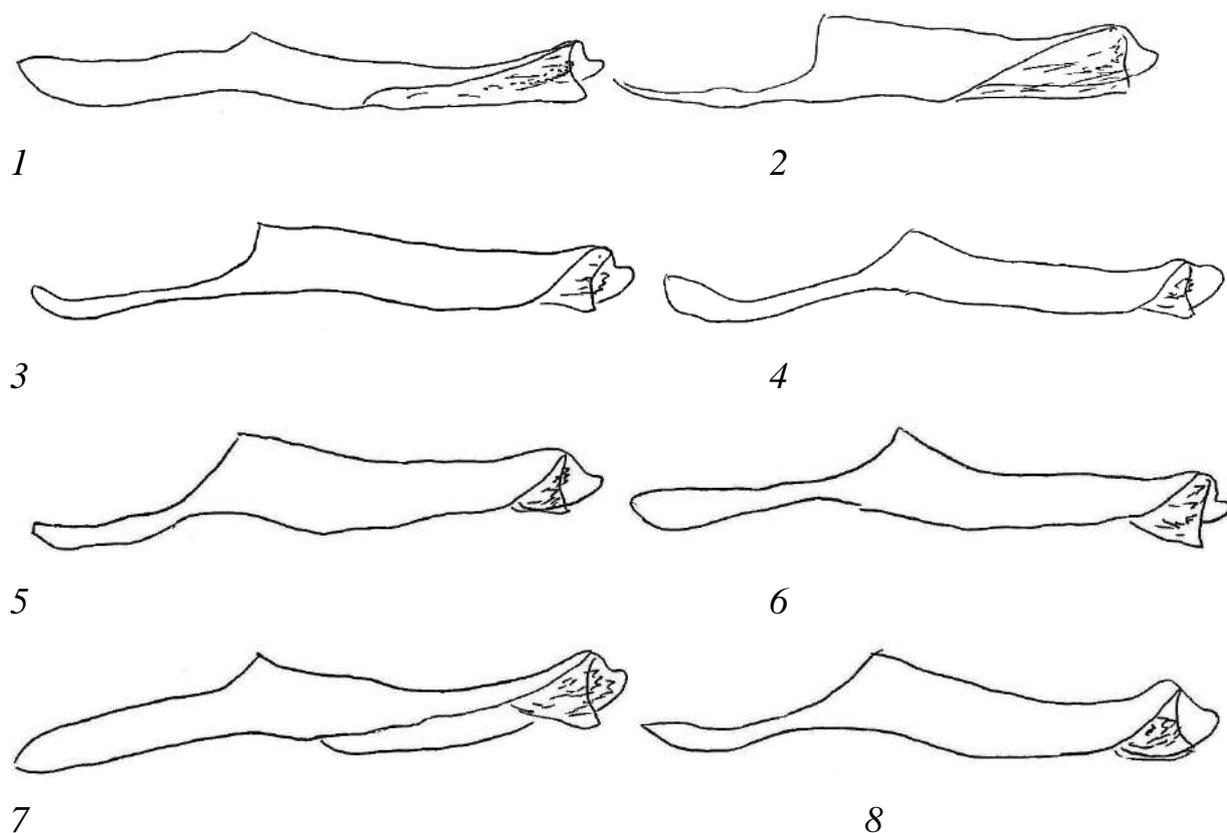


Рисунок Б.20. Изменчивость эдеагуса *M. caucasogenita*. 1–4 – Грузия; 5–8 – Армения.

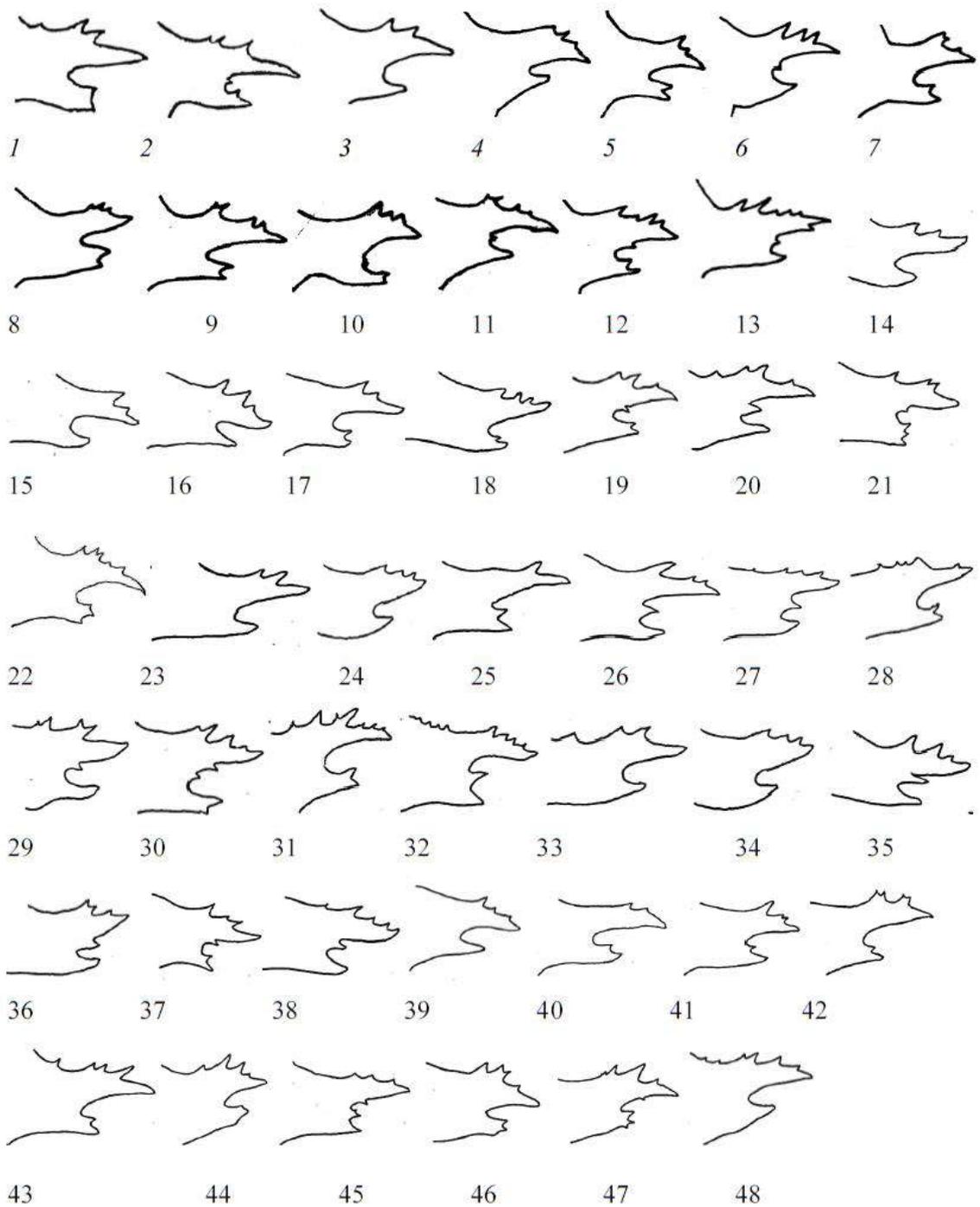
3. *M. ambigua* Ménétriés, 1859

Рисунок Б.21. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. ambigua* в изученном материале. 1 – Николаевск-на-Амуре; 2 – Забайкалье, через Хамар-Дабан к Мондам; 3–13 – Забайкалье, Ингода; 14–22 – Амурская обл., г. Свободный; 23–32 – Приморье; 33–38 – Япония, Нагано; 39–48 – Северо-Восточная Якутия

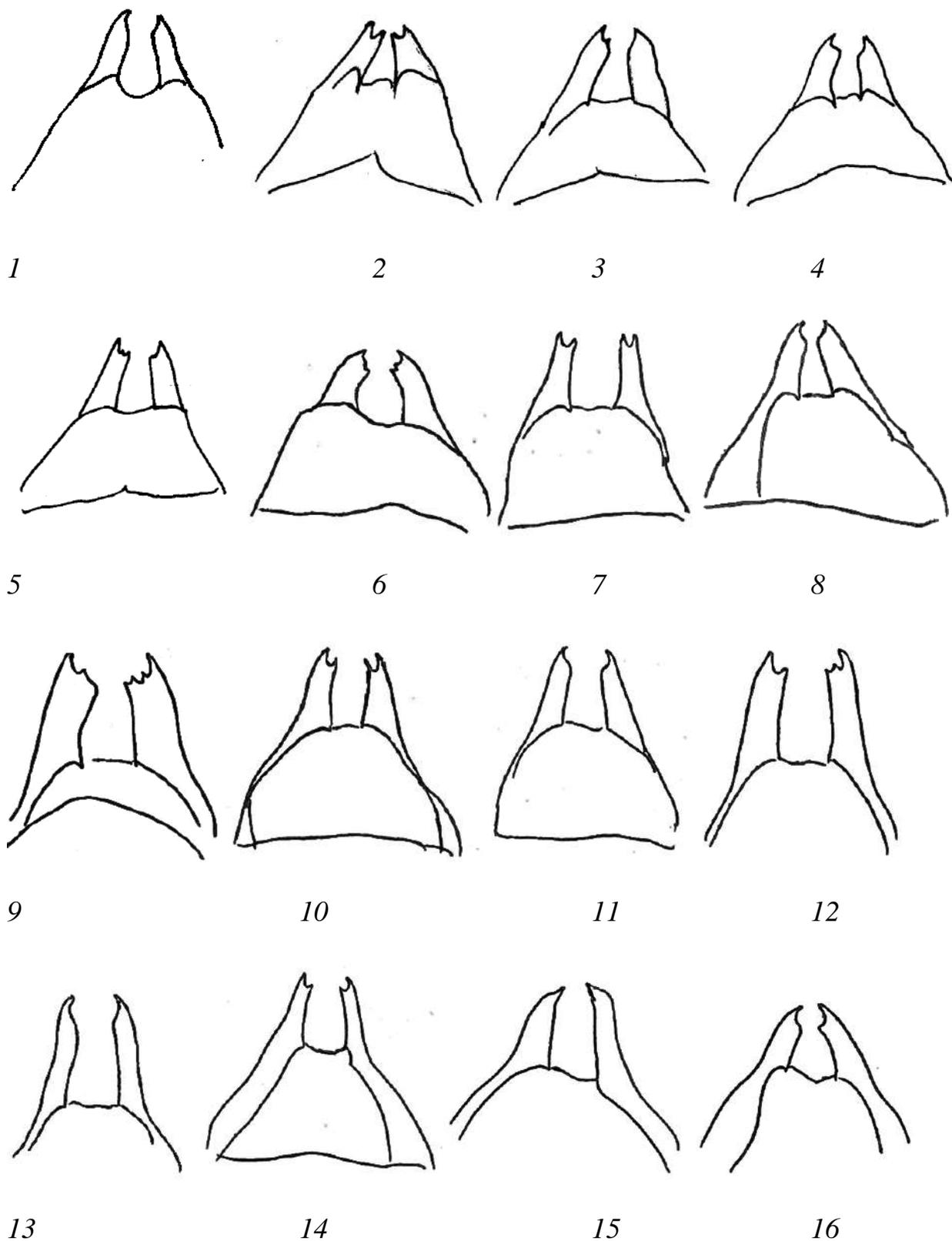


Рисунок Б.22. Внутривидовая изменчивость тегумена и субункуса *M. ambigua*. 1–5 – Забайкалье (р. Ингода); 6–8 – Амурская область, г. Свободный; 9–12 – Приморский край; 13 – Япония; 14–16 – Северная Якутия;

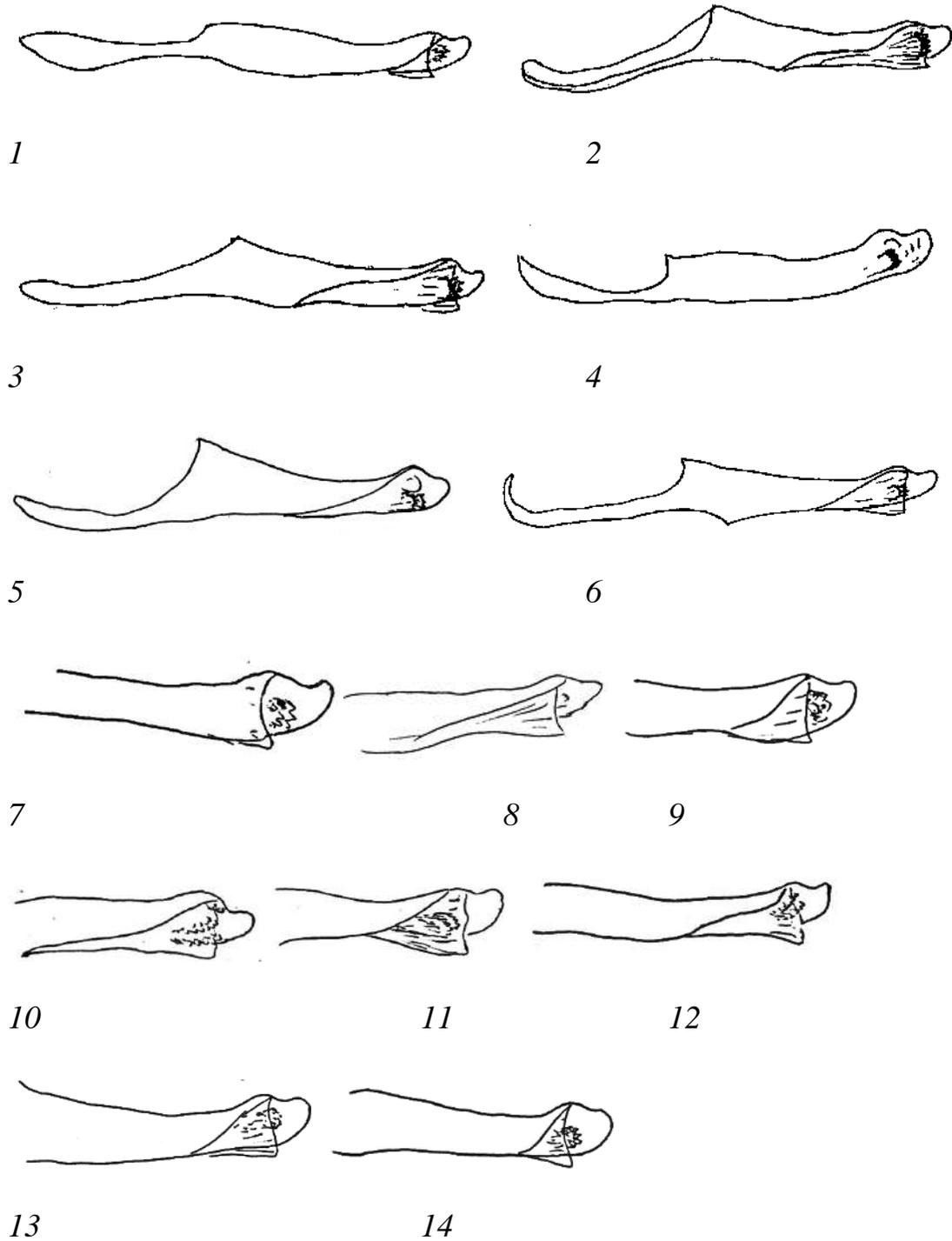


Рисунок Б.23. Внутривидовая изменчивость эдеагуса *M. ambigua* в изученном материале. *1–6* – Забайкалье (р. Ингода); *7* – Япония, *8, 9* – Амурская область, г. Свободный; *10–12* – Приморский край; *13–14* – Северная Якутия;

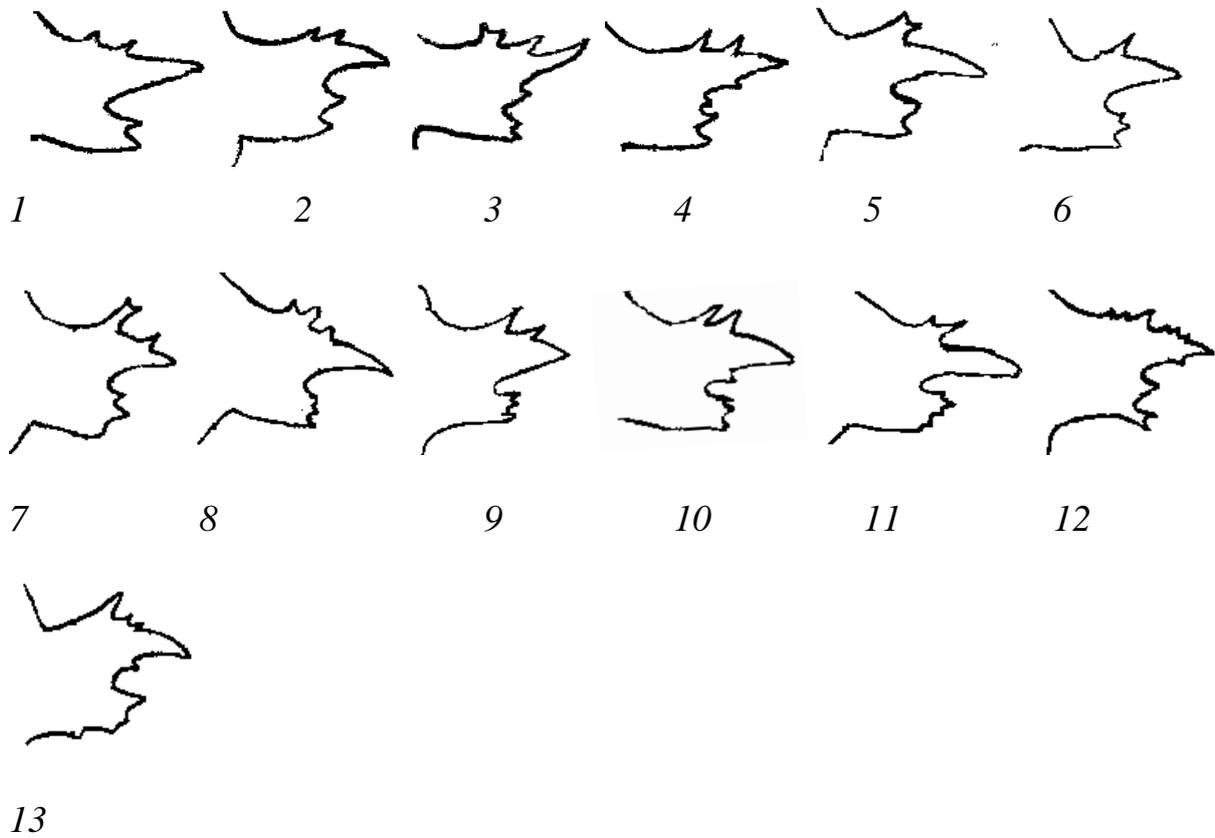
4. *M. britomartis* Assmann, 1847

Рисунок Б.24. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. britomartis* в в популяциях из Волгоградской и Саратовской областей. 1–4 – Волгоградская область, 5–13 – Саратовская область.

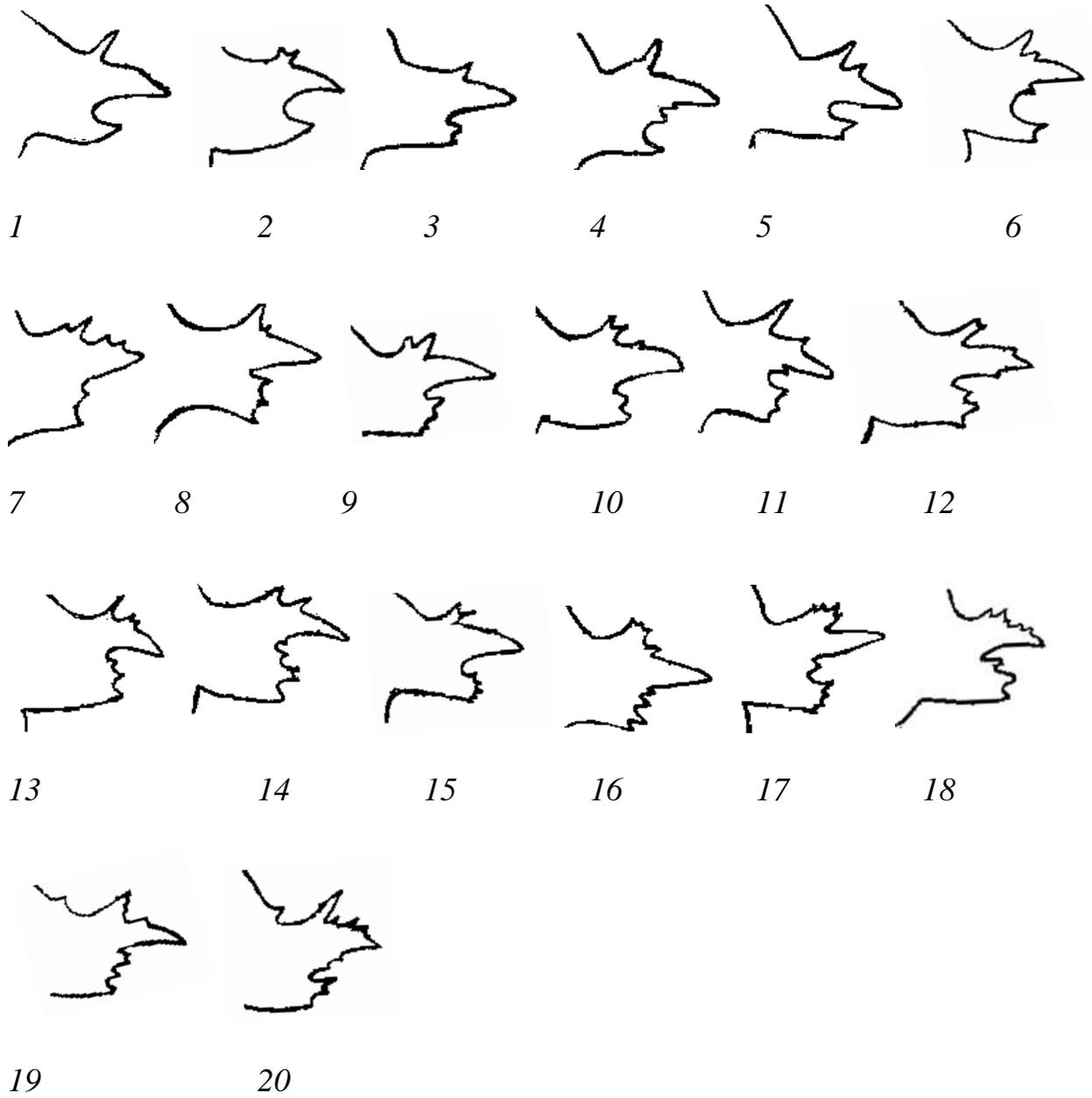


Рисунок Б.25. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. britomartis* в популяции из Самарской области.

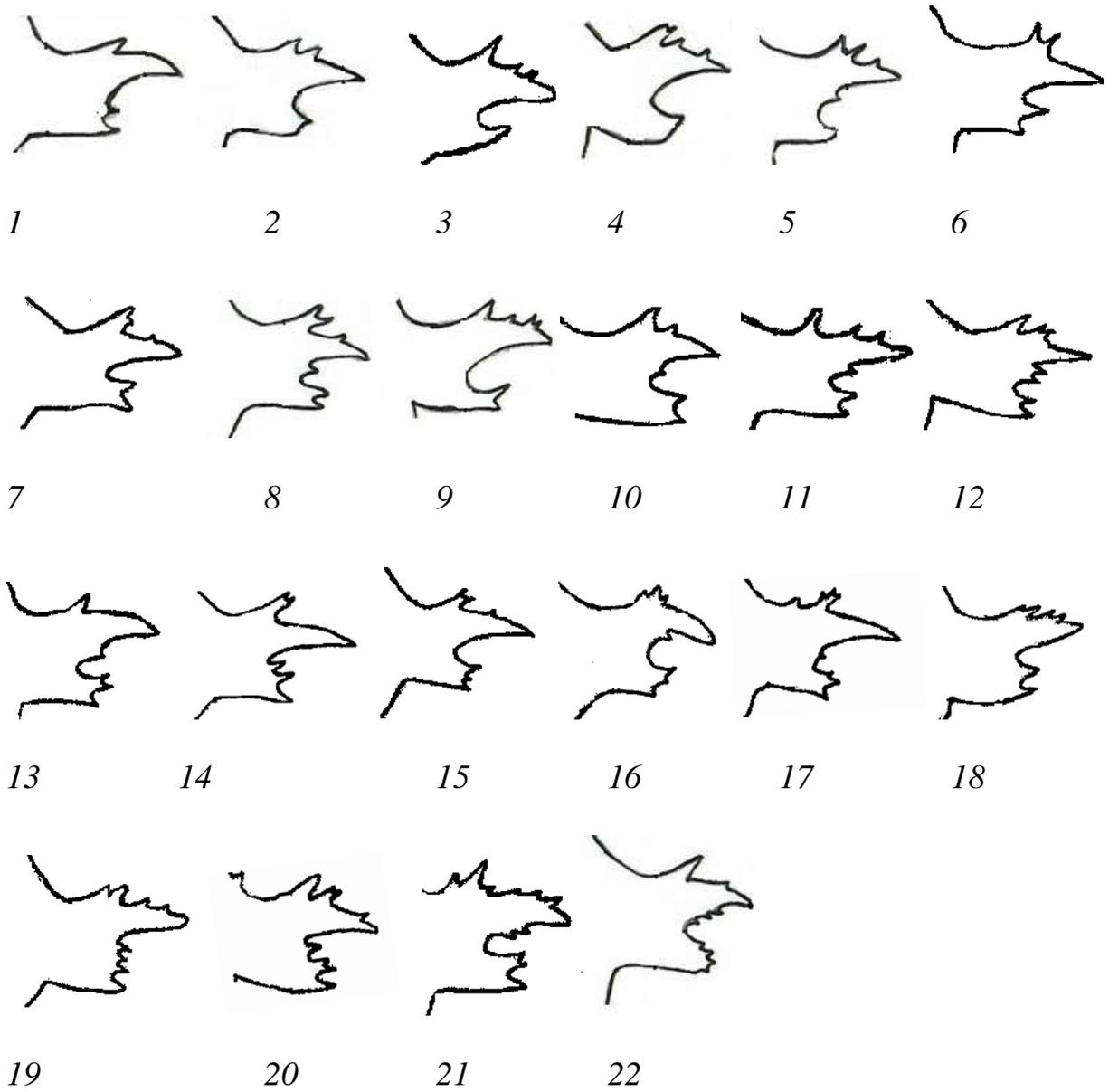


Рисунок Б.26. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. britomartis* в популяции из Челябинской области.

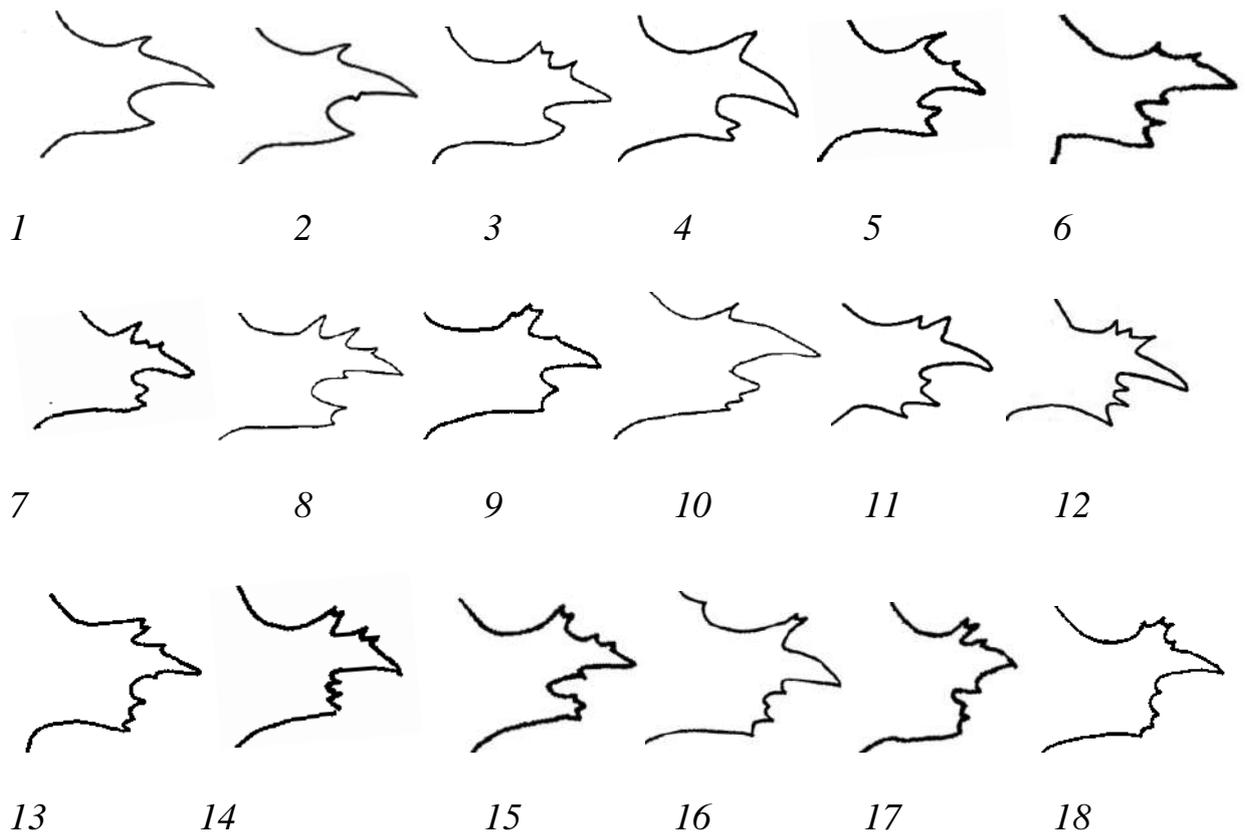


Рисунок Б.27. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. britomartis* в популяции с Алтая (Усть-Кокса).

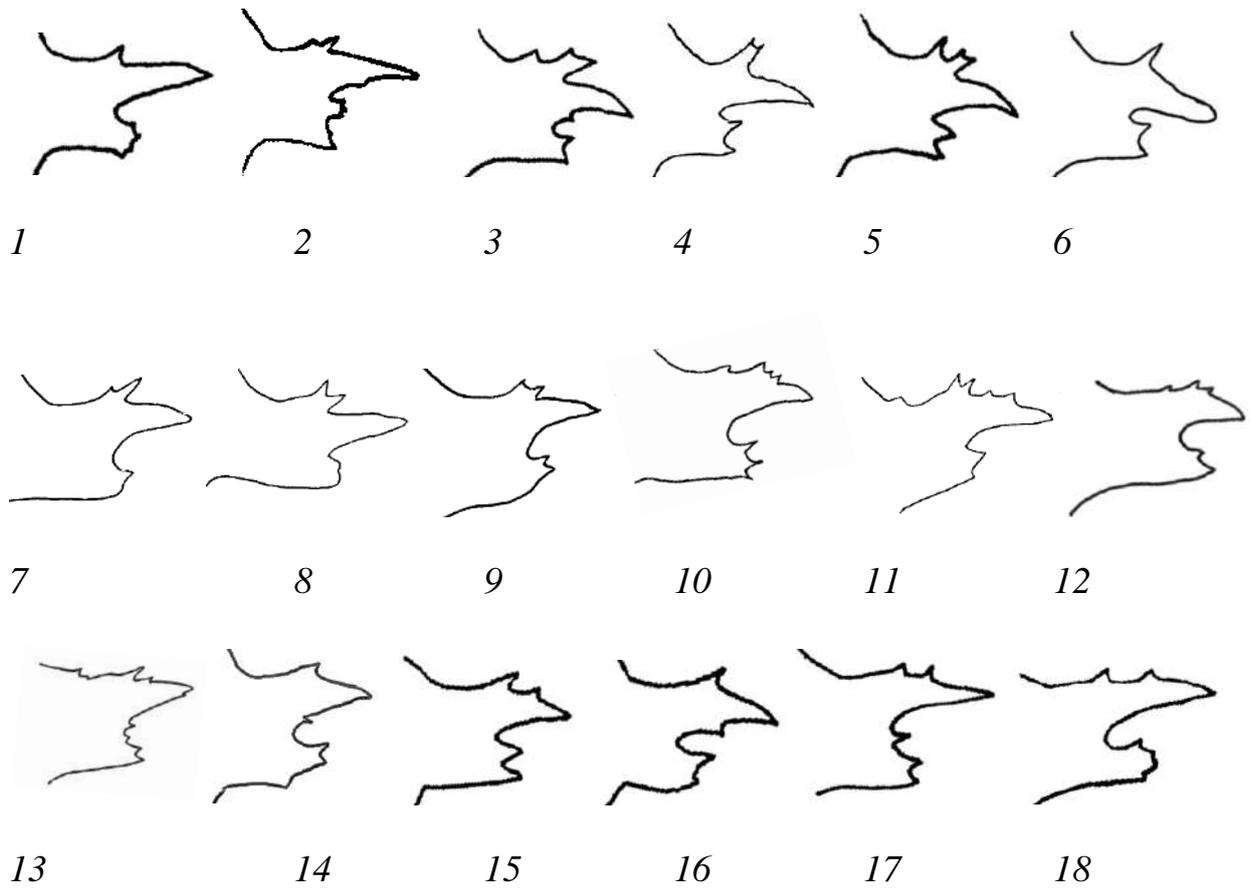


Рисунок Б.28. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. britomartis* с восточных рубежей ареала. 1, 2 – Забайкалье, р. Баргузин; 3, 4 – Хапчеранга; 5–11 – Монды; 12 – Приморье, Шмаковка; 13, 14 – Корейский полуостров; 15–18 – Монгольский Алтай, Аршантын-Нуруу.

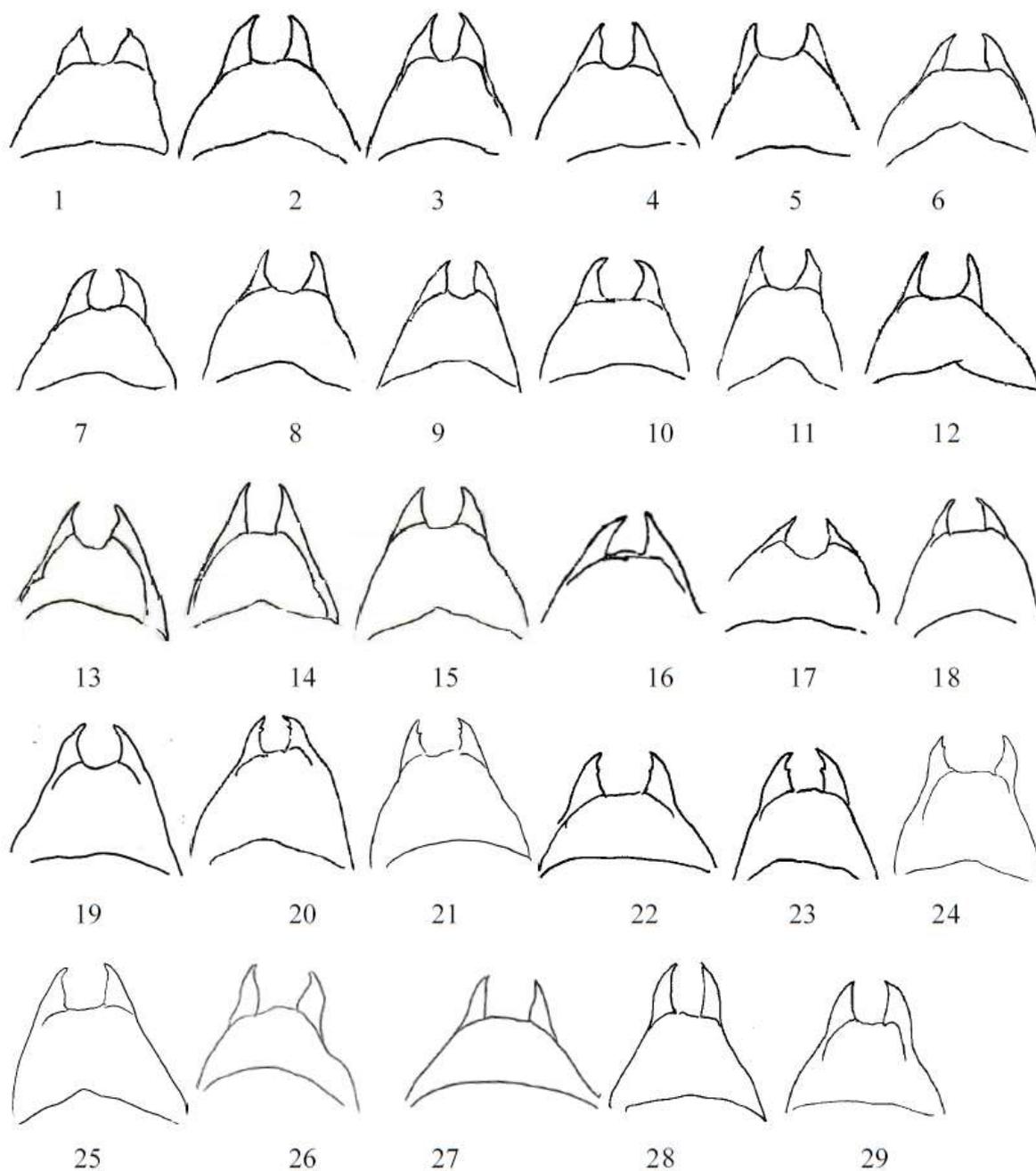


Рисунок Б.29. Изменчивость тегумена и субункуса *M. britomartis* в изученном материале. 1, 2 – Волгоградская область; 3–15 – Челябинская область; 16–20 – Алтай, Усть-Кокса; 21 – Забайкальский край, Хапчеранга; 22 – Бурятия, р. Баргузин; 23–25 – Бурятия, Монды; 26, 27 – Приморье, Шмаковка; 28, 29 – Аршантын-Нуруу.

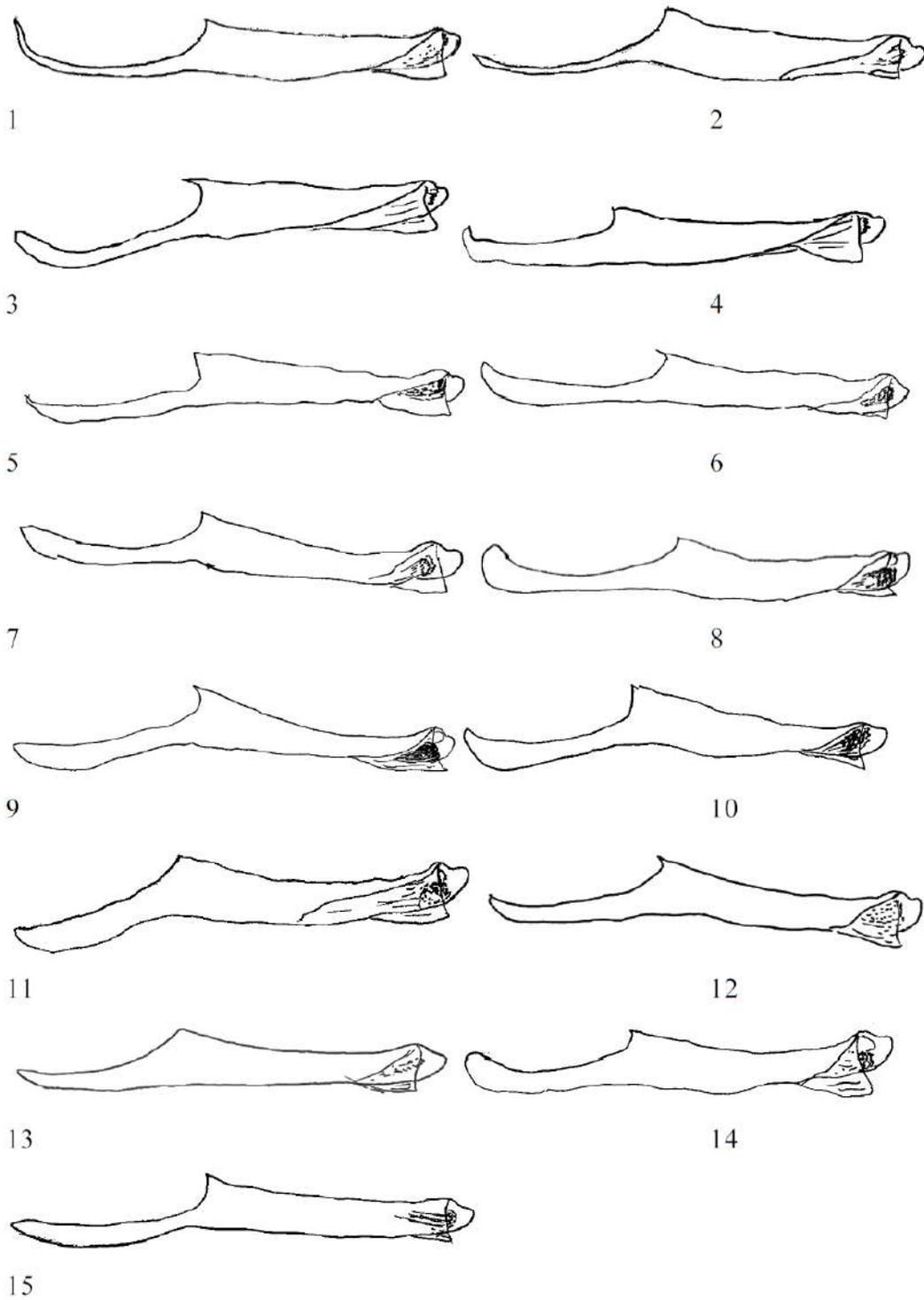


Рисунок Б.30. Изменчивость эдеагуса *M. britomartis* в изученном материале.
 1 – Волгоградская область; 2 – Челябинская область; 3–9 – Алтай, Усть-Кокса; 10 – Бурятия, р. Баргузин; 11 – Бурятия, Монды; 12 – Забайкальский край, Хапчеранга; 13 – Приморье, Шмаковка; 14, 15 – Монголия, Аршантын-Нуруу .

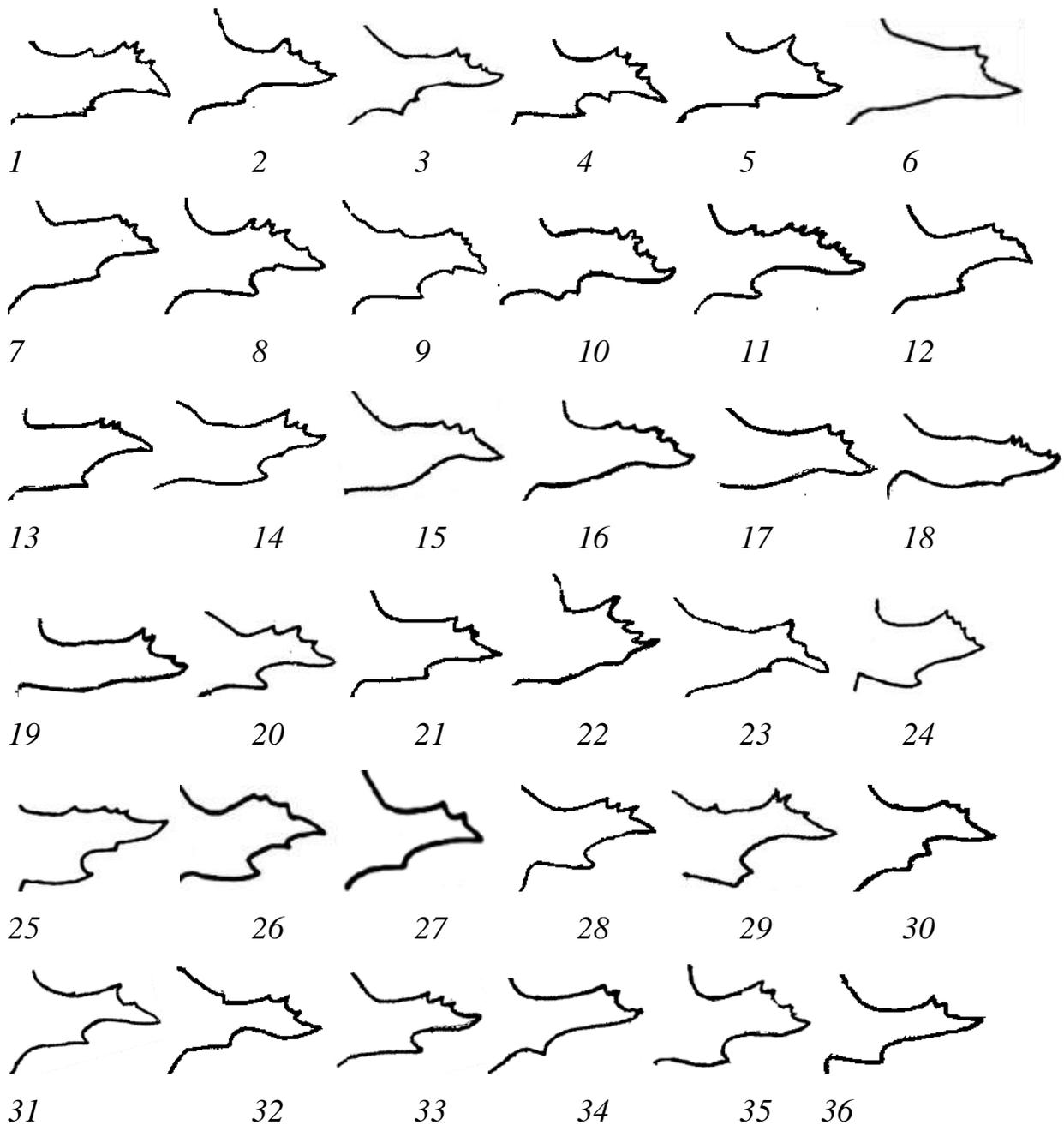
5. *M. plotina* Bremer, 1860

Рисунок Б.31. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. plotina* в изученном материале. 1–5 – Хабаровск; 6–9 – Хабаровский край, ст. Кульдур; 10, 11 – Николаевск; 12, 13 – Козловка; 14–19 – Ussuri; 20, 21 – р. Бикин; 22, 23 – Приморье, Хасанский район; 24, 25 – Приморье, Чернышевка; 26, 27 – Приморье, Барабаш- Левада; 28–32 – Ching [р. Хинган]; 33–36 – Амур.

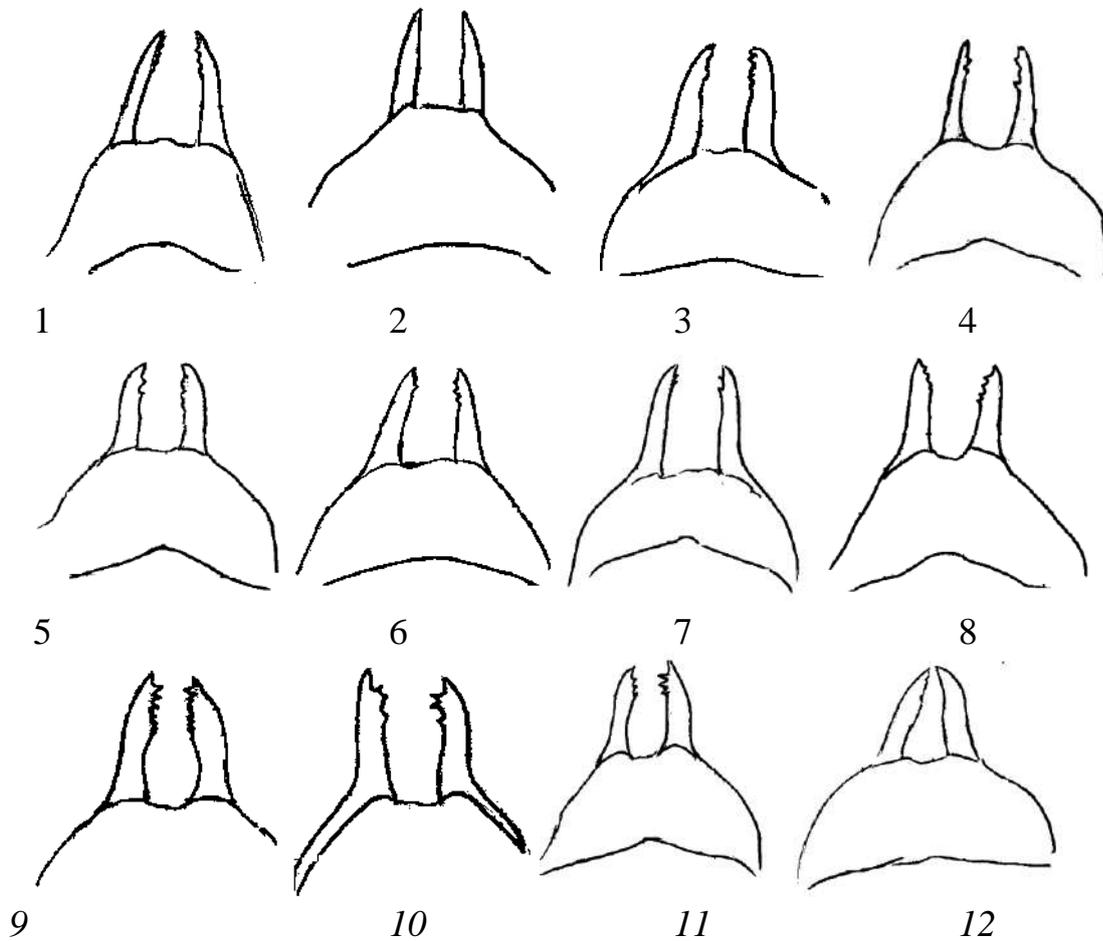


Рисунок Б.32. Внутривидовая изменчивость тегумена и субункуса *M. plotina* в изученном материале. *1* – Новосибирская область; *2–4* – Хабаровск; *5* – Николаевск; *6* – Amur; *7* – Ching (р. Хинган); *8–11* – Ussuri, *12* – Приморский край.

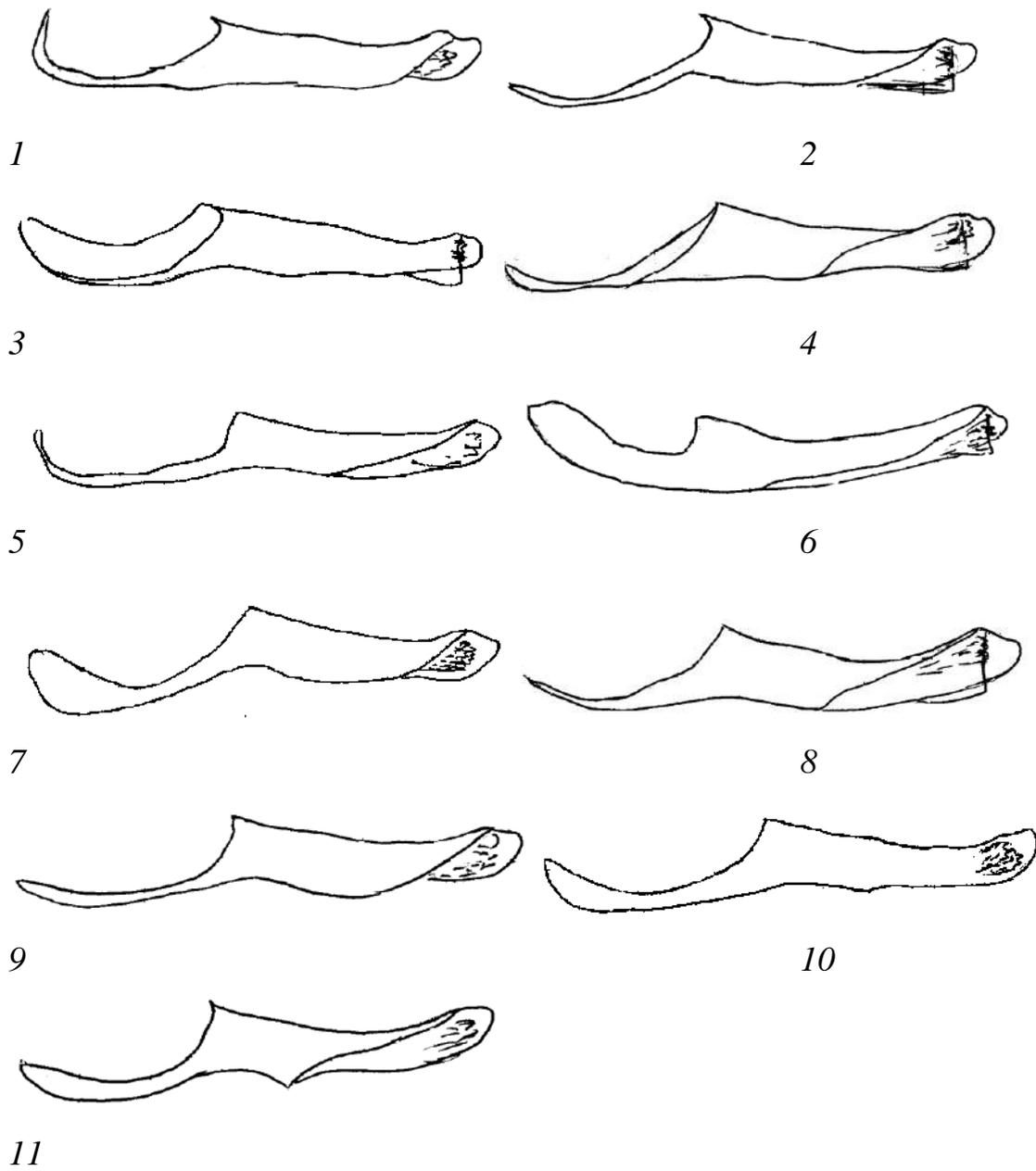


Рисунок Б.33. Изменчивость эдеагуса *M. plotina* в изученном материале. *1* – Новосибирская область; *2* – Ching [р. Хинган]; *3–5* – Ussuri; *6* – Приморский край; *7–9* – Хабаровск; *10* – Николаевск; *11* – Амур.

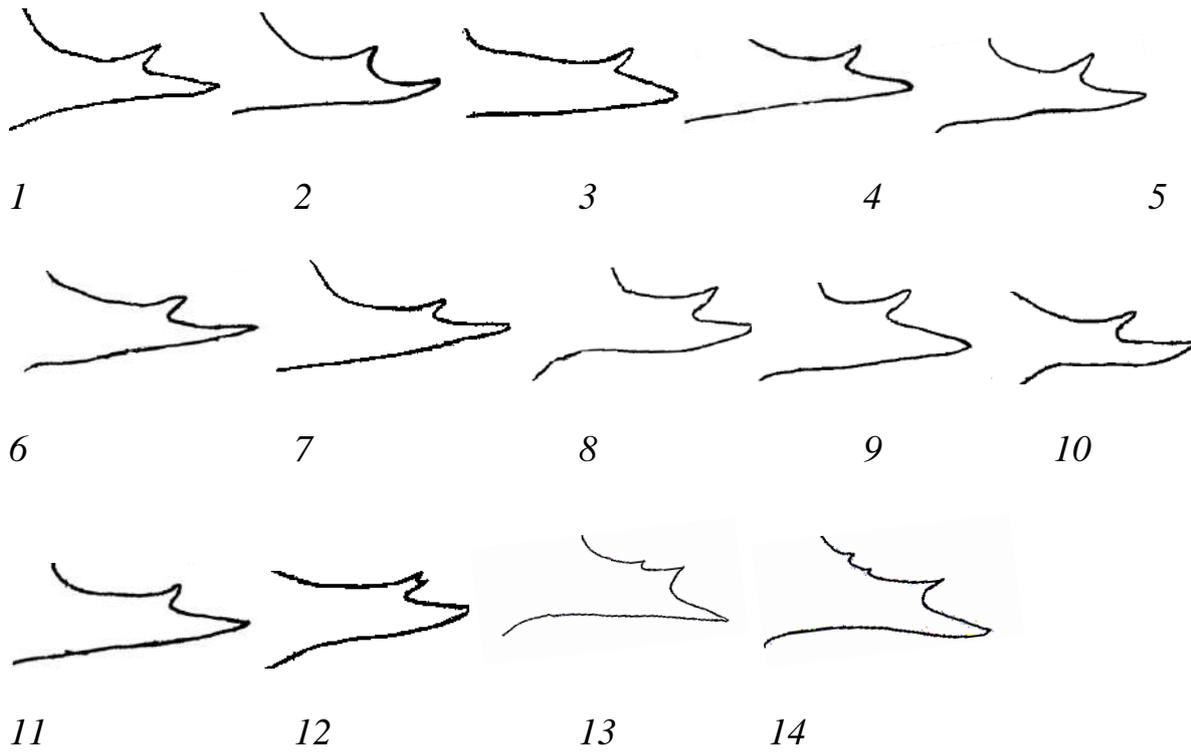
6. *M. celadussa* Fruhstorfer, 1910

Рисунок Б.34. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. celadussa* в изученном материале

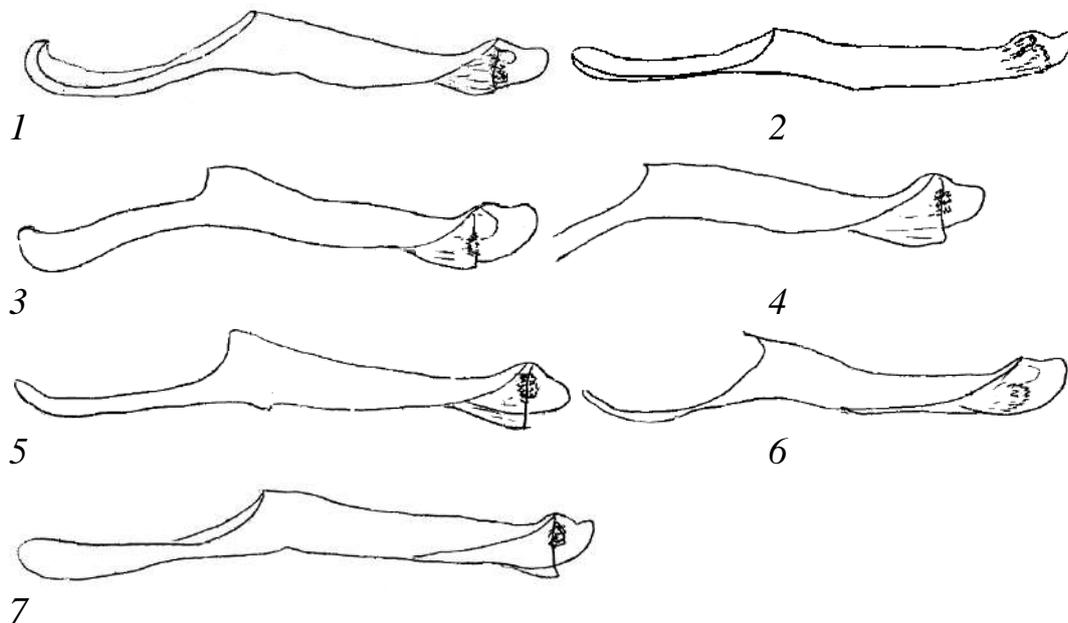


Рисунок Б.35. Внутривидовая изменчивость эдеагуса *M. celadussa* в изученном материале

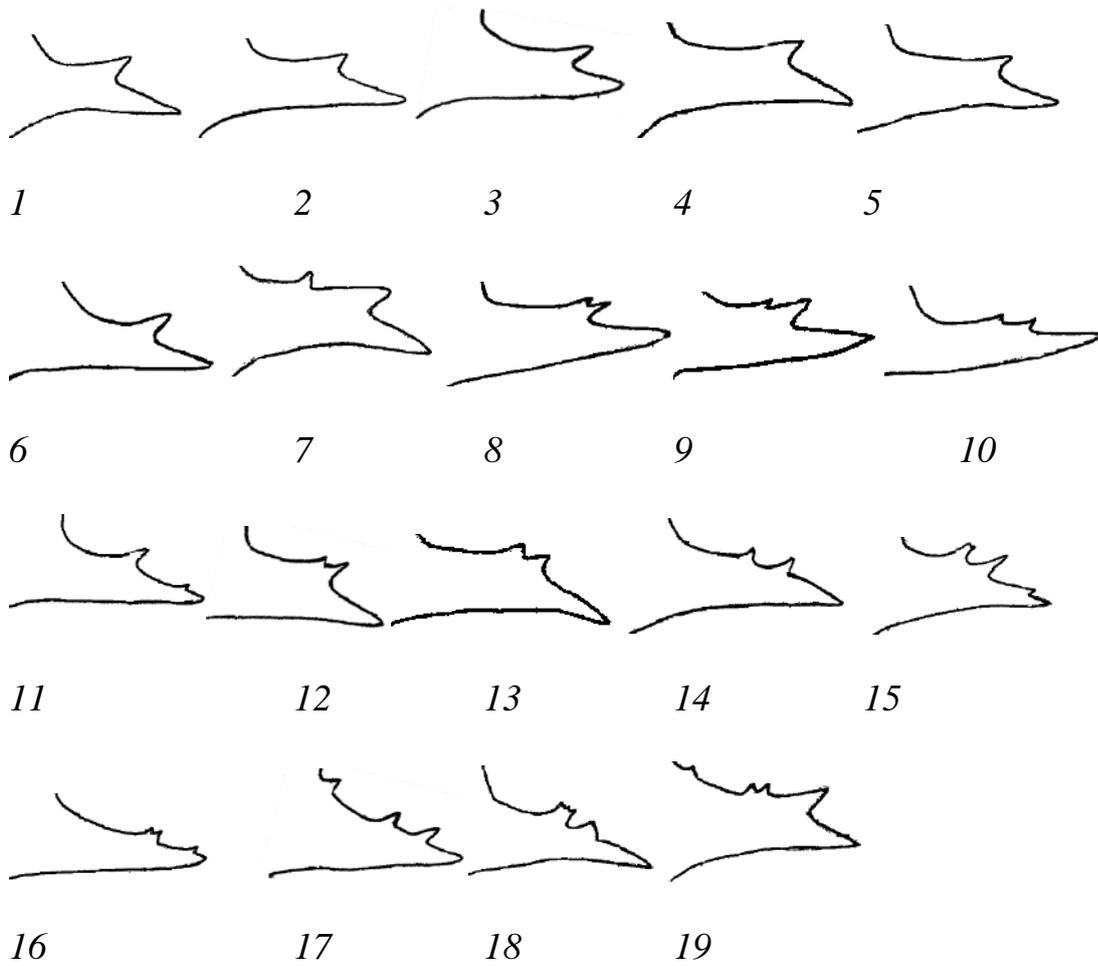
7. *M. deione* (Geyer, 1832)

Рисунок Б.36. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. deione* в изученном материале.

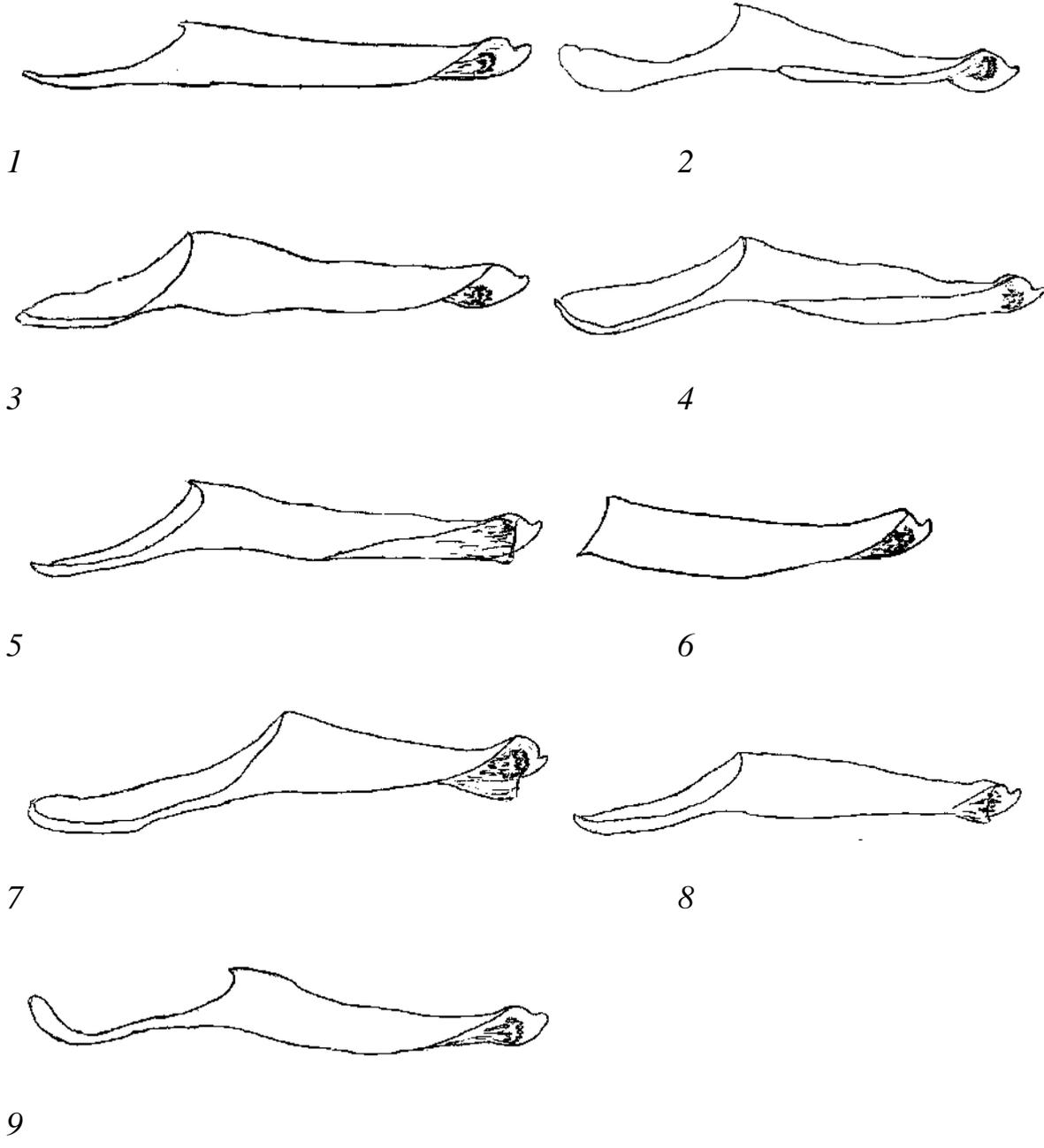


Рисунок Б.37. Внутривидовая изменчивость эдеагуса *M. deione* в изученном материале

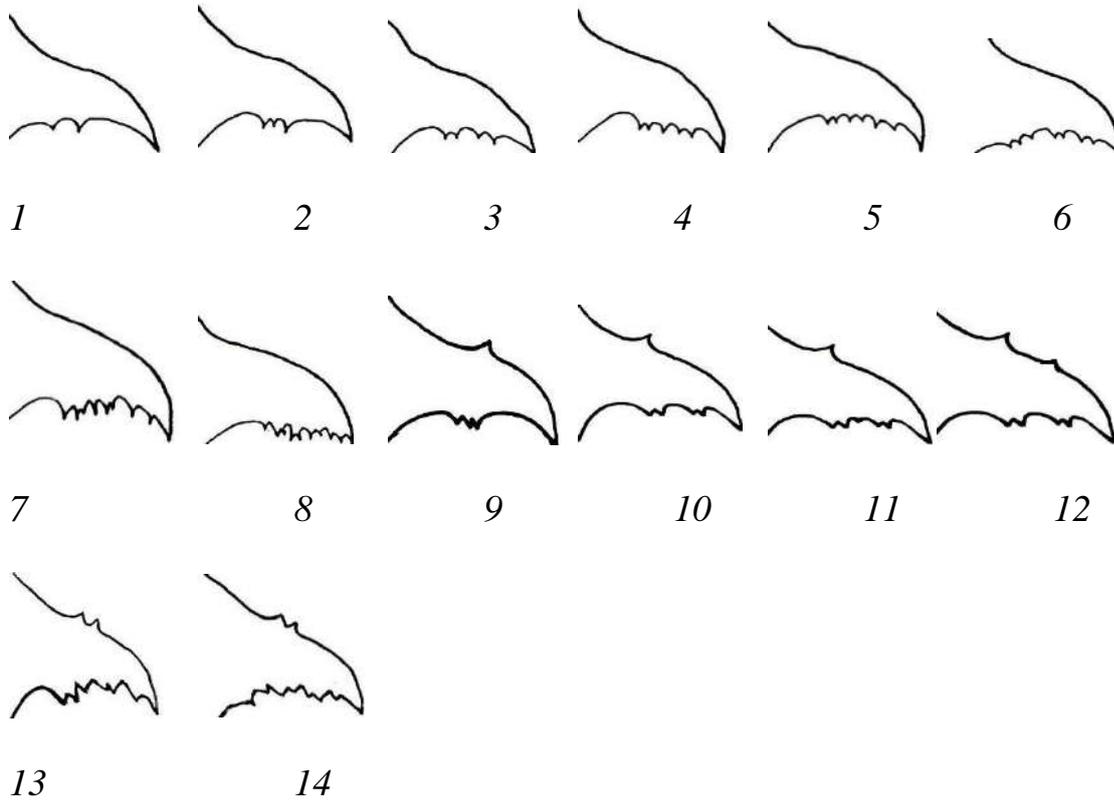
8. *M. parthenoides* Keferstein, 1851

Рисунок Б.38. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. parthenoides* в изученном материале из Испании.

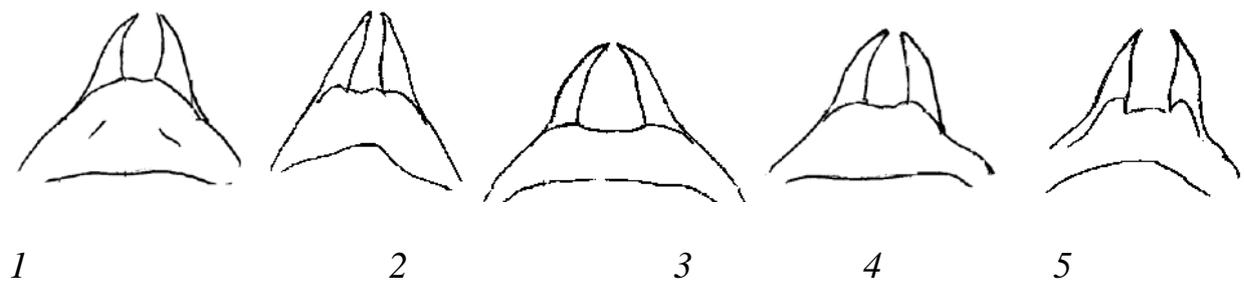


Рисунок Б.39. Внутривидовая изменчивость тегумента и субункуса *M. parthenoides* в изученном материале из Испании.

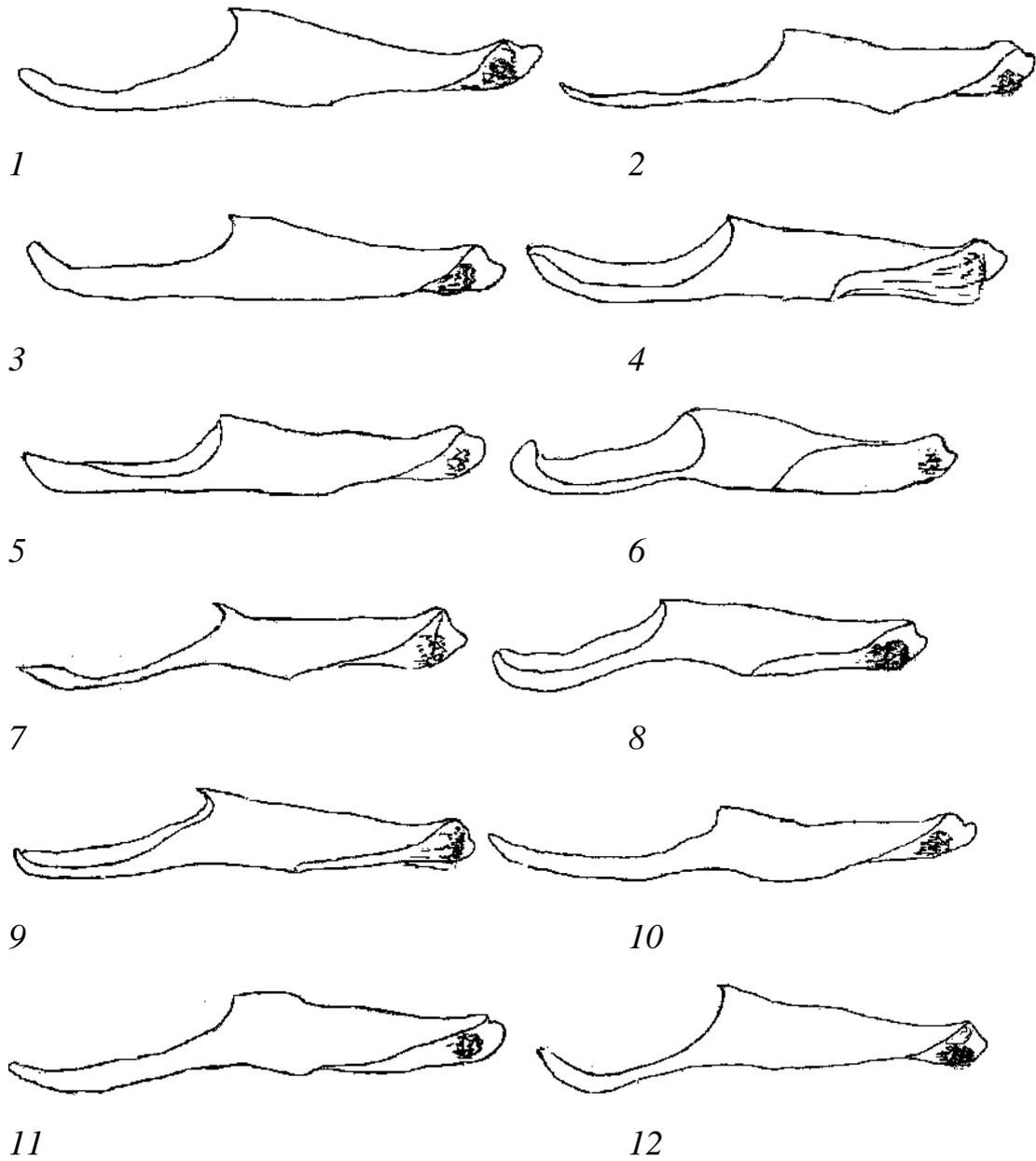


Рисунок Б.40. Внутривидовая изменчивость эдегуса *M. parthenoides* в изученном материале из Испании.

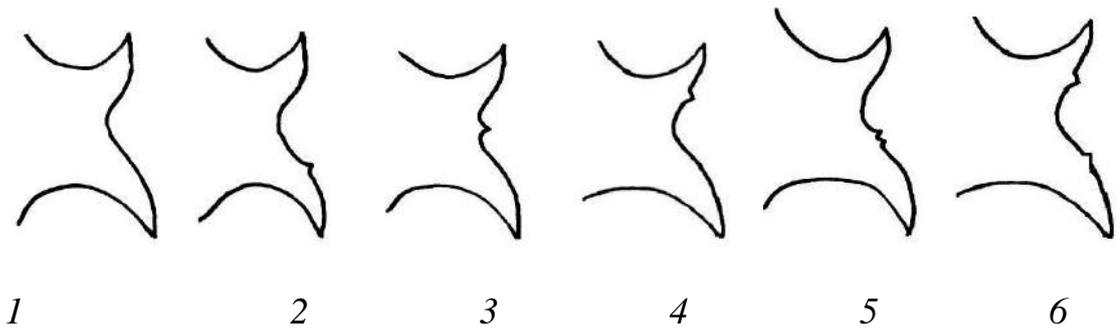
9. *M. varia* Meyer-Dür, 1851

Рисунок Б.41. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. varia* в изученном материале

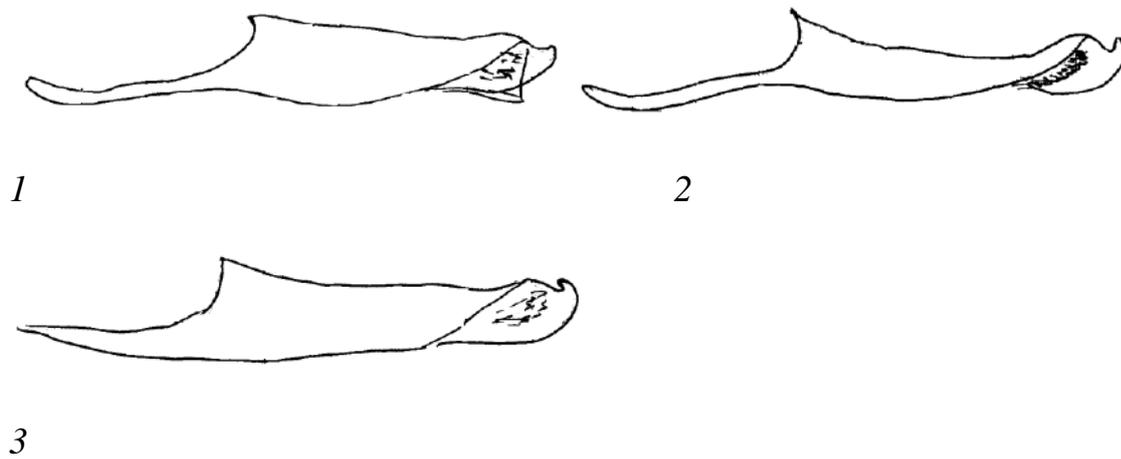


Рисунок Б.42. Изменчивость эдеагуса *M. varia* в изученном материале.

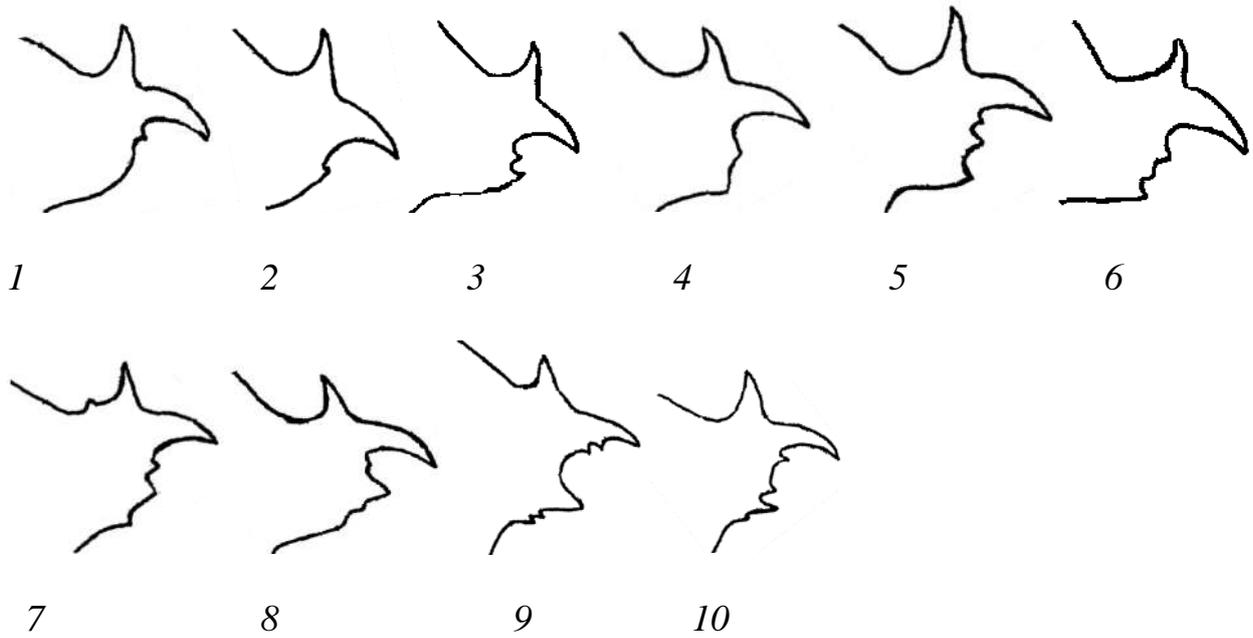
10. *M. alatauica* Staudinger, 1881

Рисунок Б.43. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. alatauica* в изученном материале.

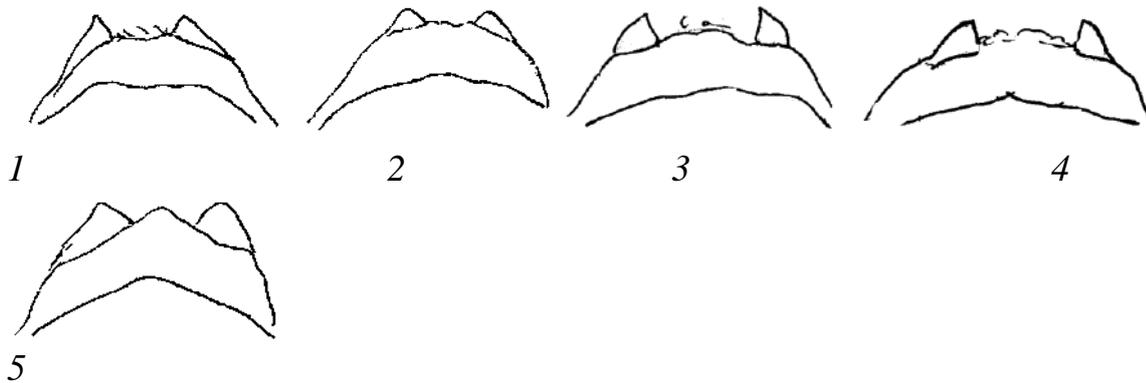
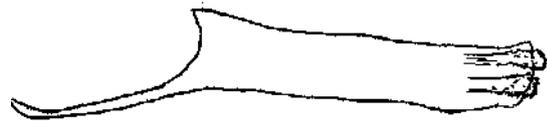


Рисунок Б.44. Изменчивость тегумена и субункуса *M. alatauica* в изученном материале.



1



2



3



4



5

Рисунок Б.45. Изменчивость эдеагуса *M. alatauica* в изученном материале.

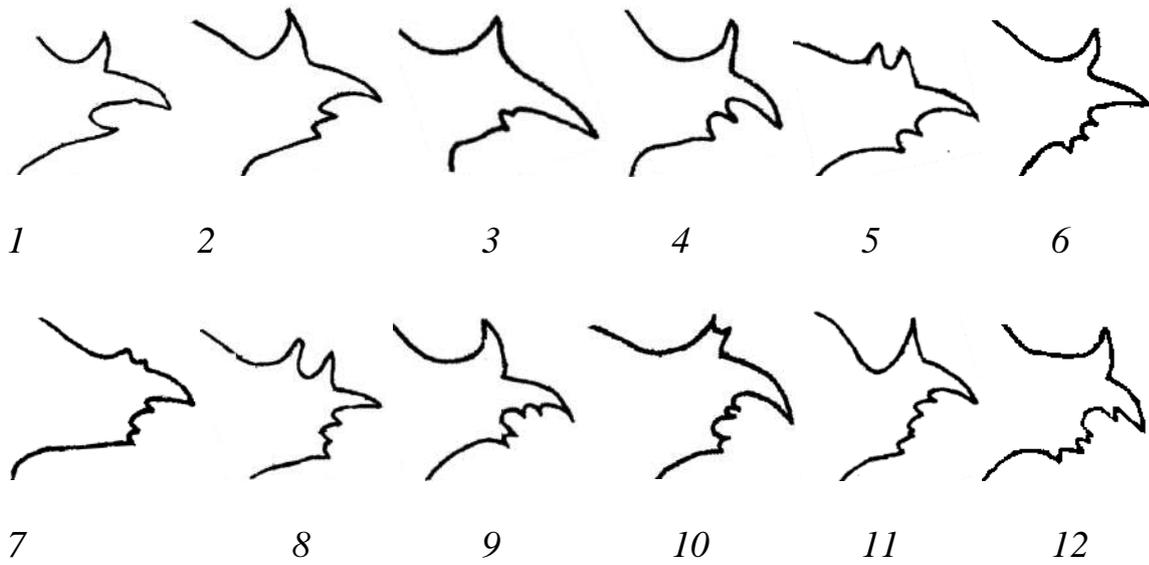
11. *M. asteria* Freyer, 1828

Рисунок Б.46. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. asteria* в изученном материале.

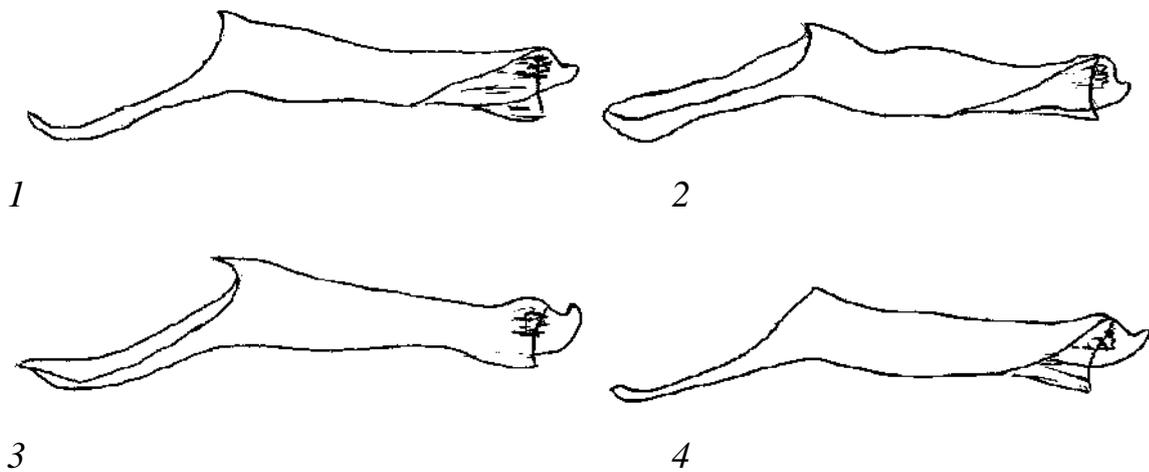


Рисунок Б.47. Внутривидовая изменчивость эдегуса *M. asteria* в изученном материале.

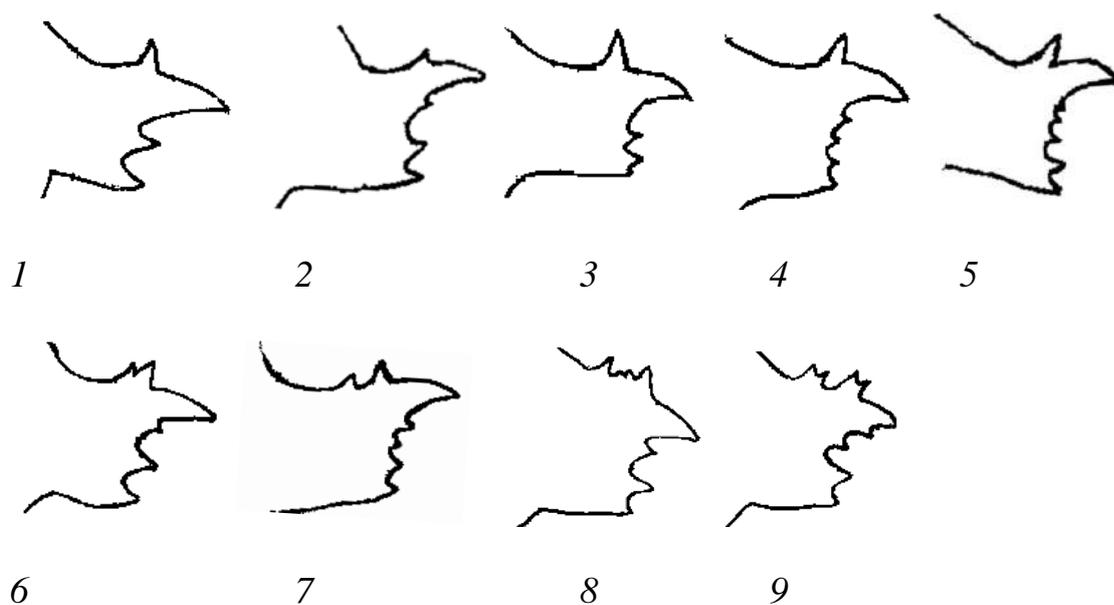
12. *M. aurelia* Nickerl, 1850

Рисунок Б.48. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. aurelia* в популяции из Московской области.

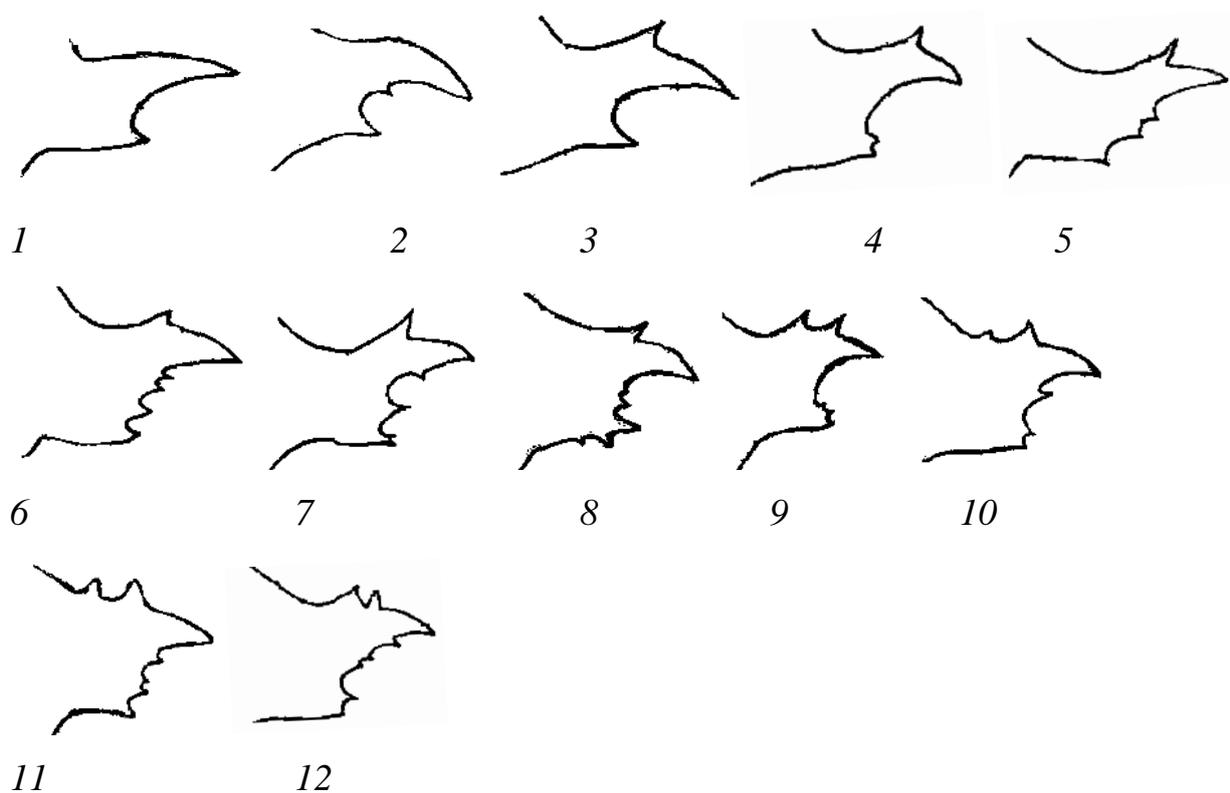


Рисунок Б.49. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. aurelia* в популяции из Волгоградской области.

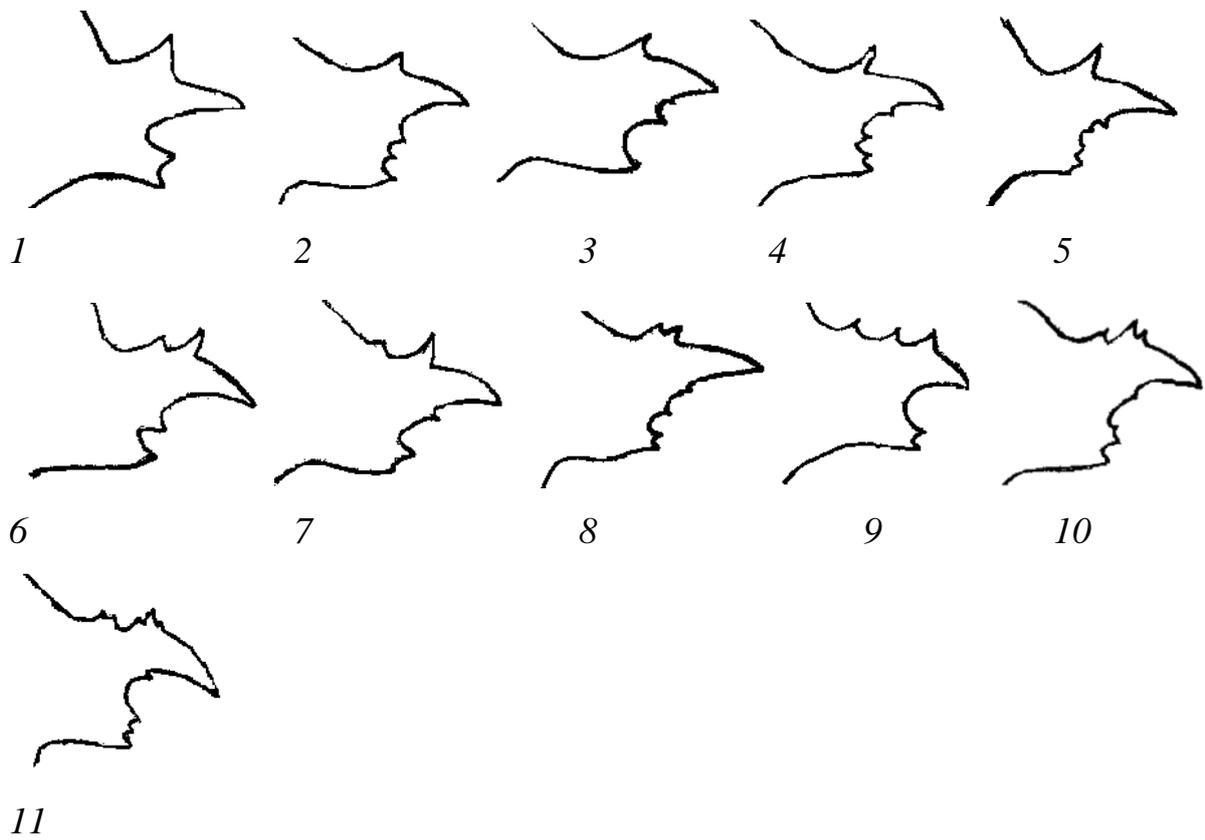


Рисунок Б.50. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. aurelia* в Крыму.

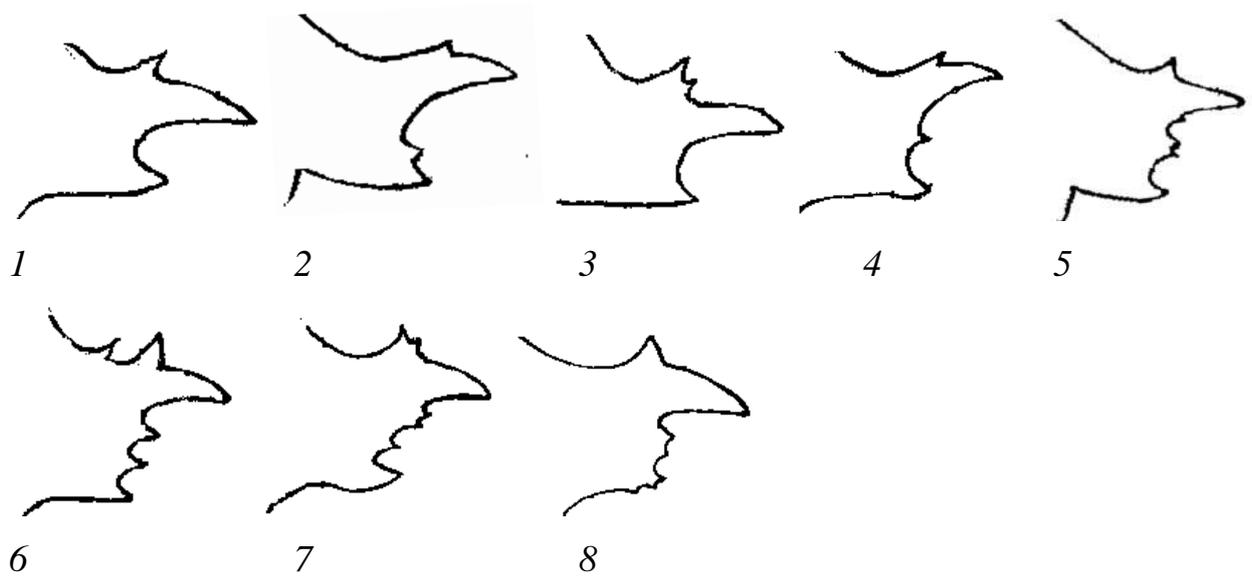


Рисунок Б.51. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. aurelia* в Теберде.

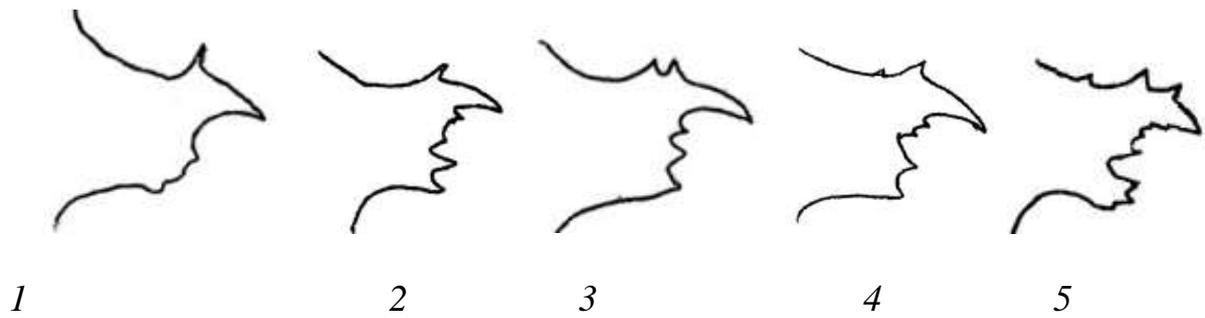


Рисунок Б.52. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. aurelia* в Новосибирской области.

13. *M. menetriesi* Caradja, 1895

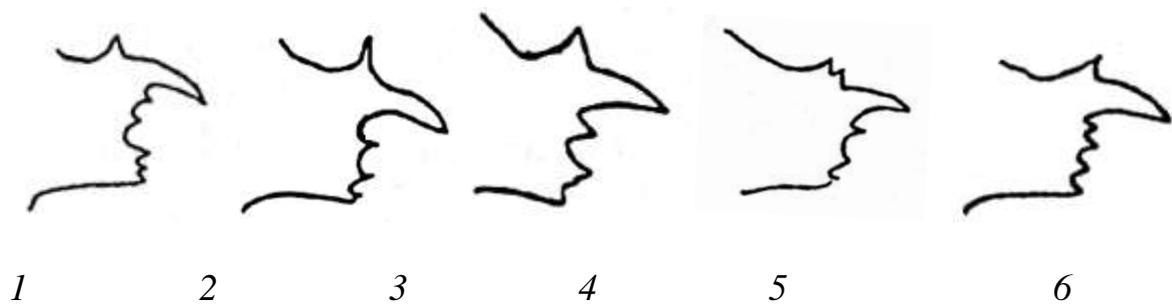


Рисунок Б.53. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. menetriesi westsibirica* в популяции из Новосибирской области.

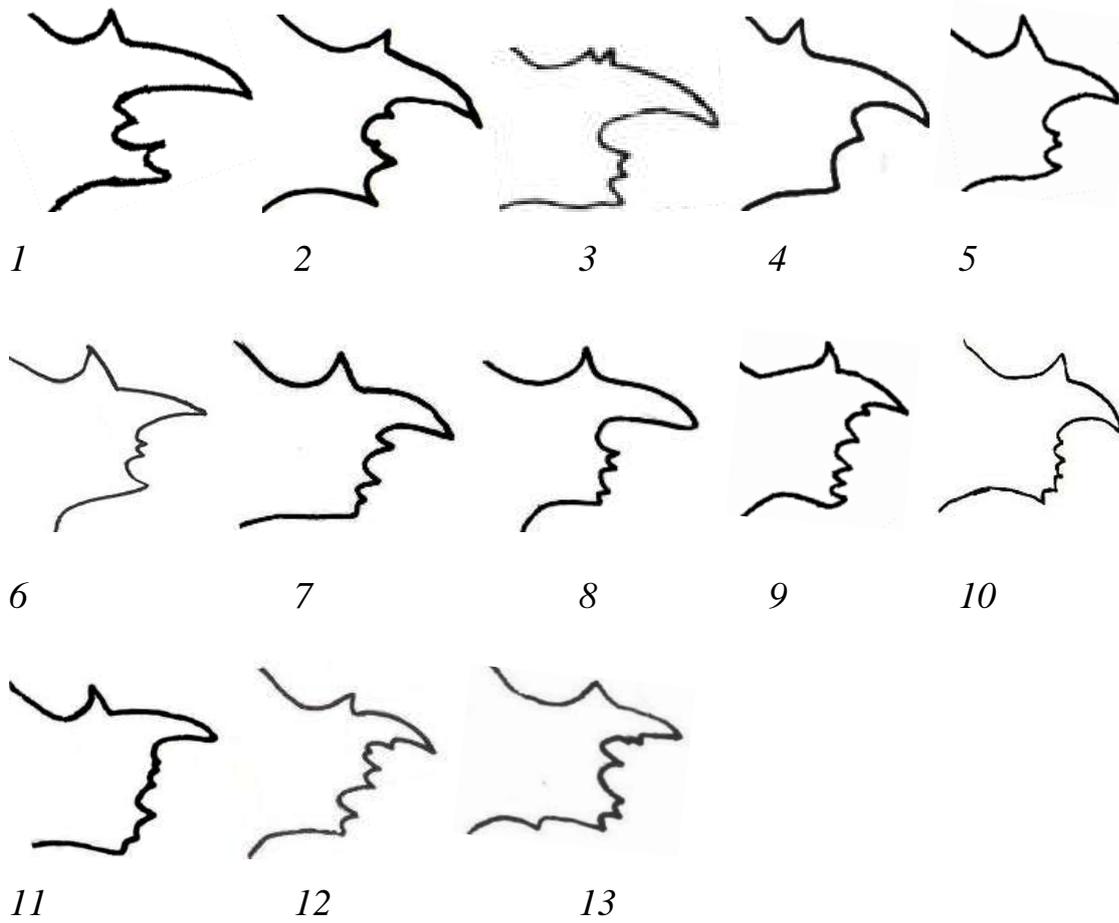


Рисунок Б.54. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. menetriesi* в популяции из окр. с. Усть-Кокса (Алтай).

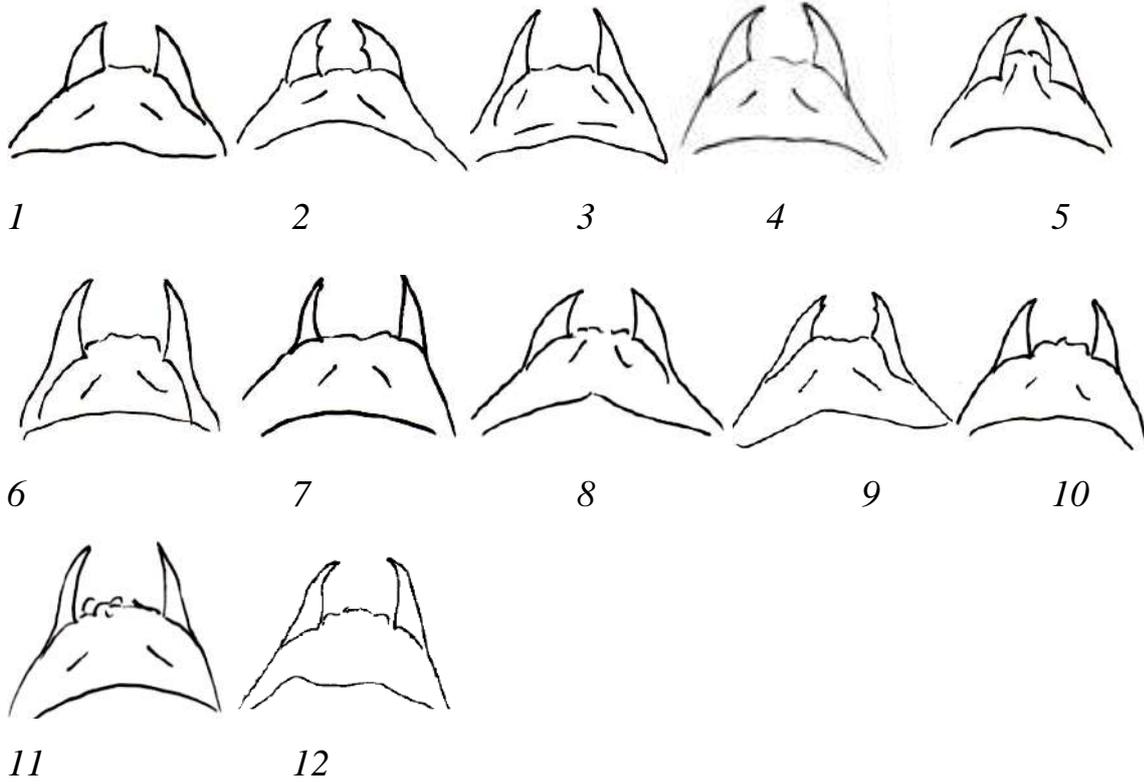


Рисунок Б.55. Изменчивость субгнатокуса *M. menetriesi* в популяции из окр. с. Усть-Кокса (Алтай).

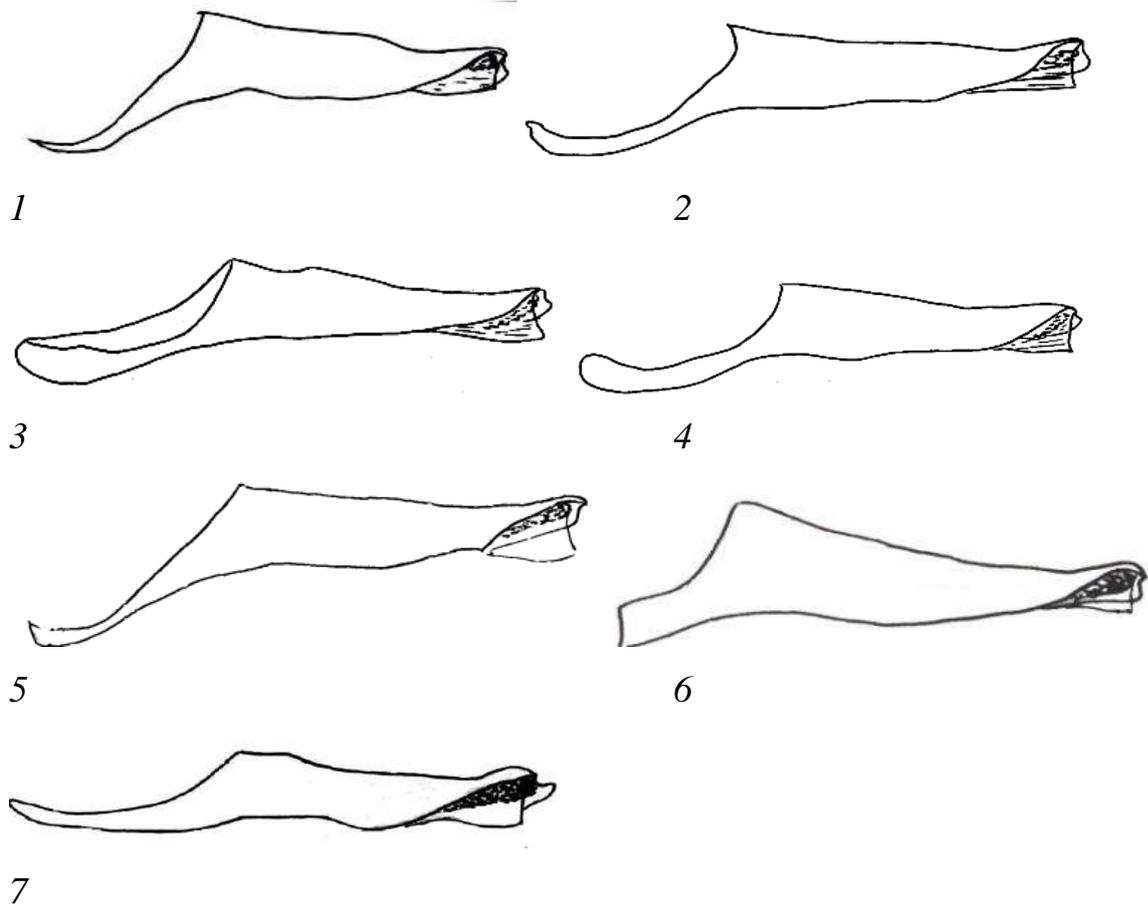


Рисунок Б.56. Изменчивость эдеагуса *M. menetriesi* в популяции из окр. с. Усть-Кокса (Алтай).

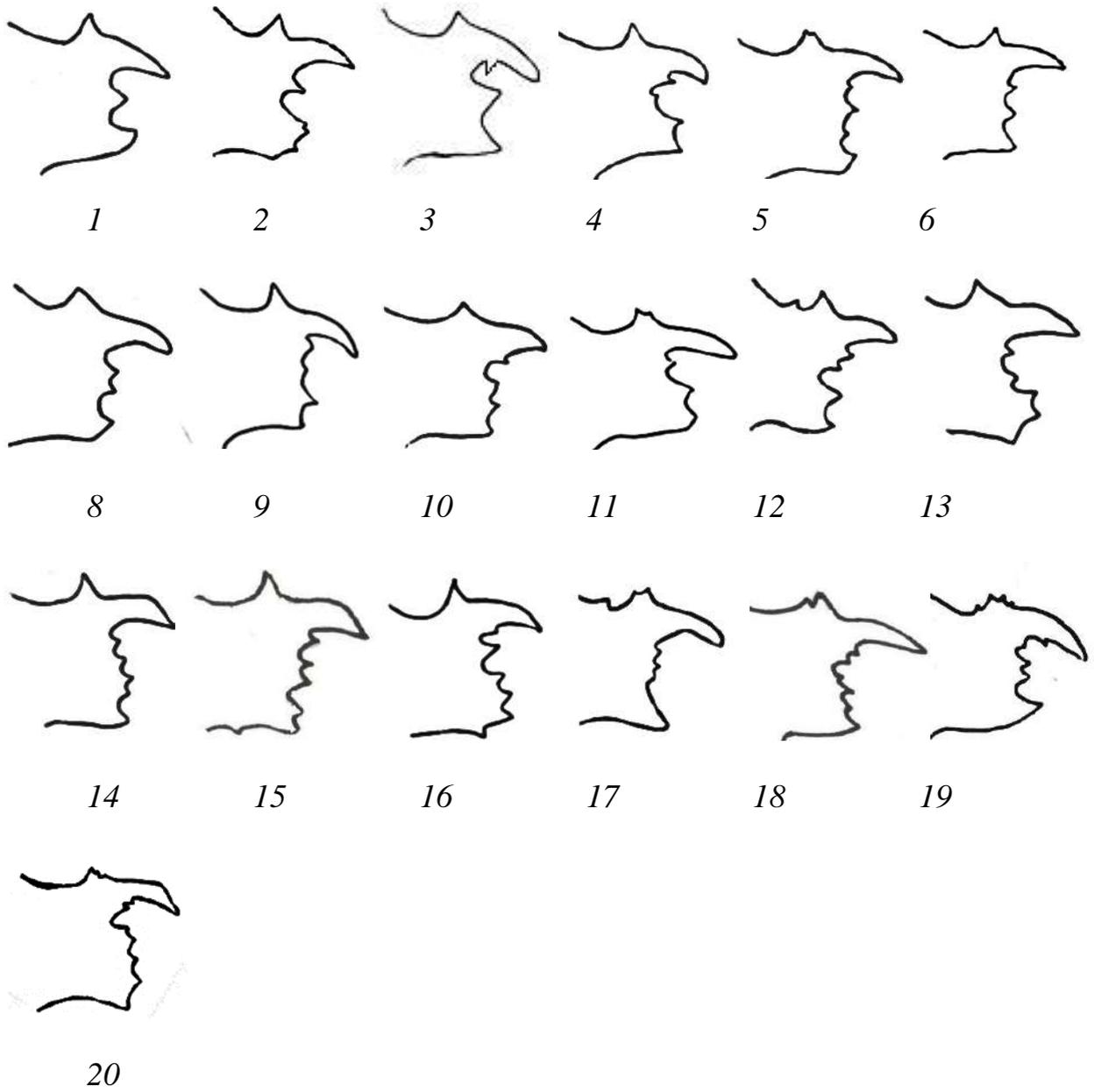


Рисунок Б.57. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. menetriesi* в популяциях с Камчатки.

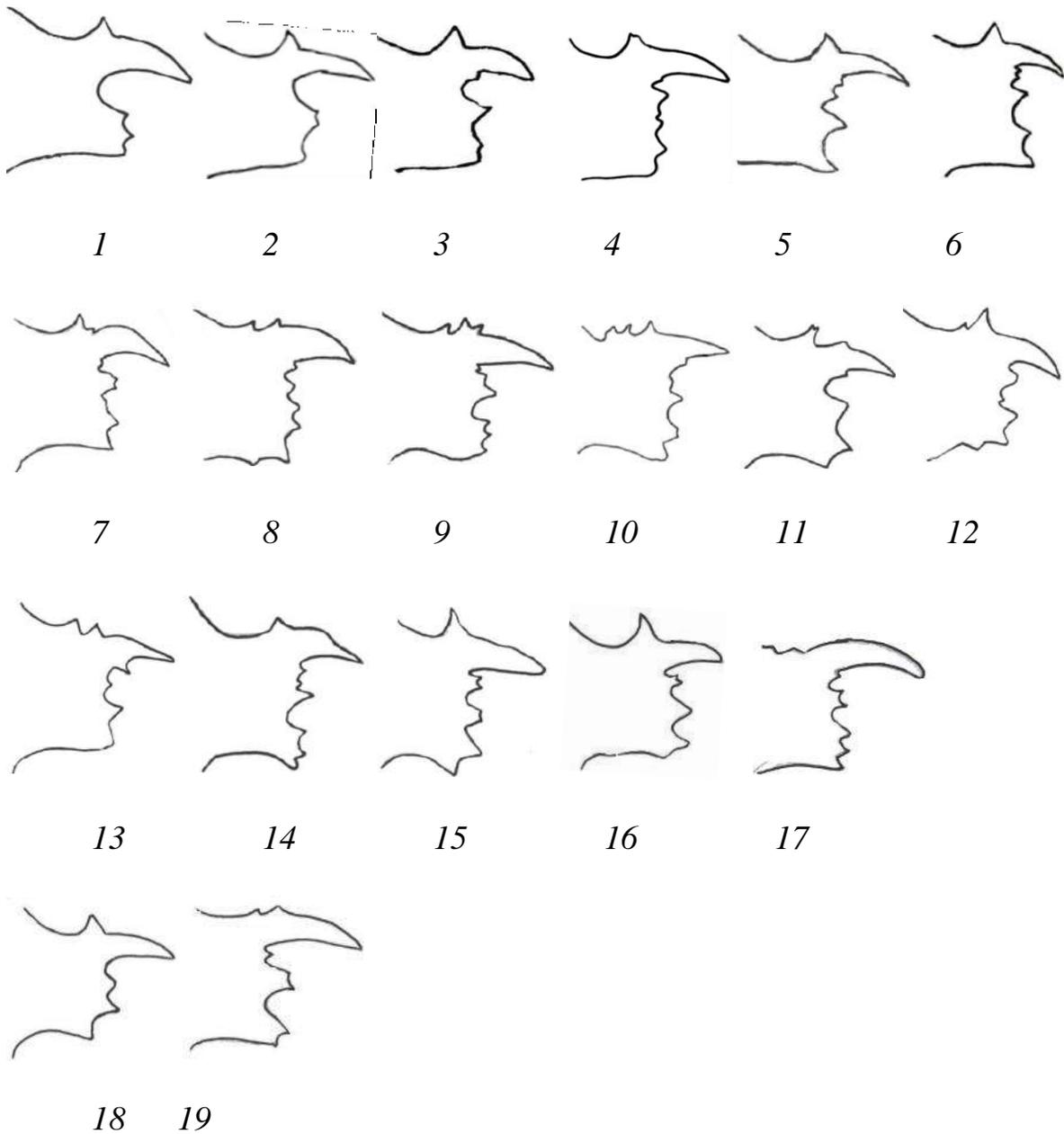


Рисунок Б.58. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. menetriesi* из различных популяций в восточной части ареала. *1–9* – Среднеколымск; *10–13* – Осхордах, р. Яна; *14, 15* – Верхоянск; *16, 17* – Монголия, Улан-Батор; *18, 19* – Забайкалье.

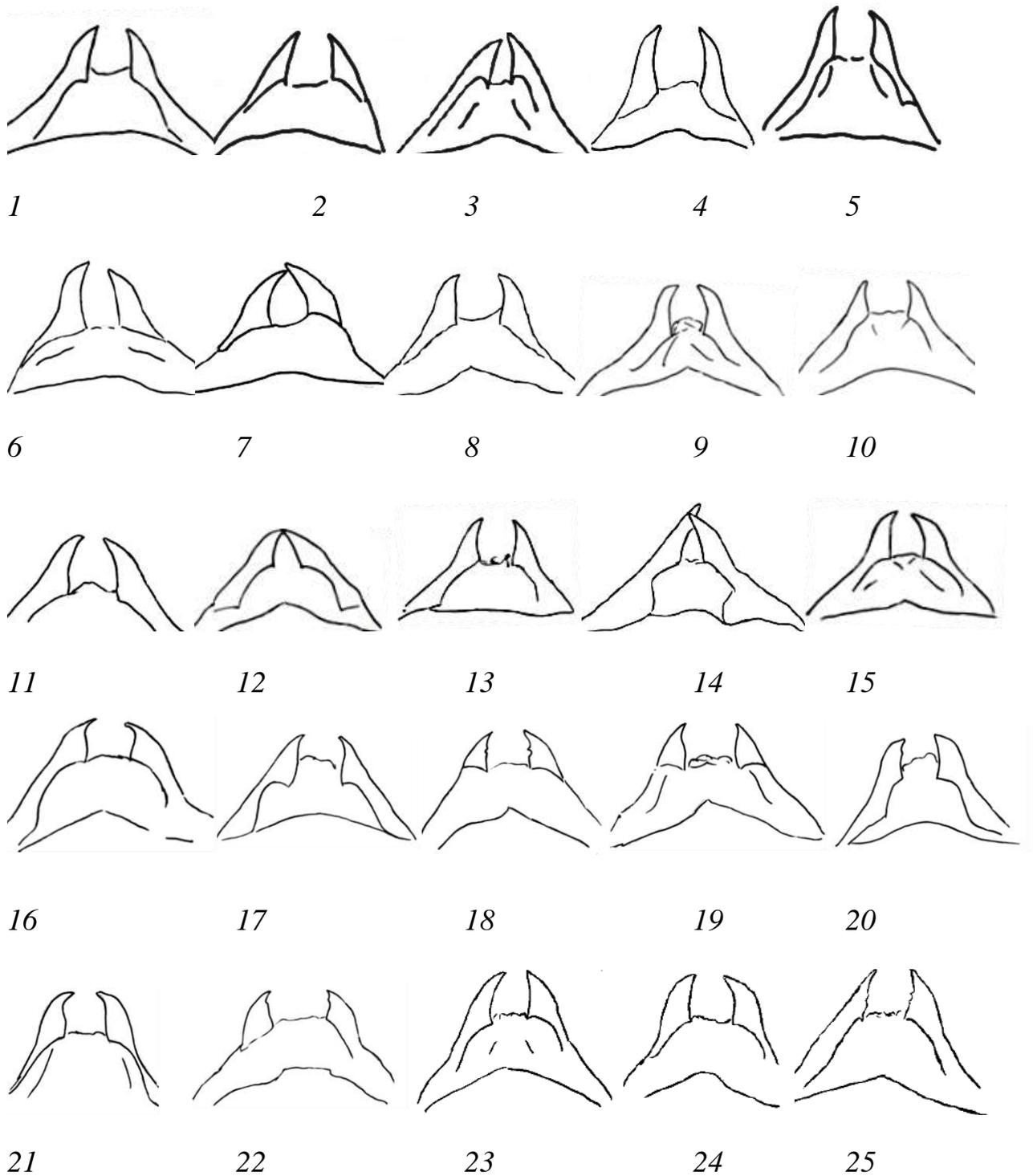


Рисунок Б.59. Изменчивость суббункуса *M. menetriesi* из различных популяций в восточной части ареала. 1-15 – Камчатка; 16-22 – Среднеколымск; 23-25 – Улан-Батор.

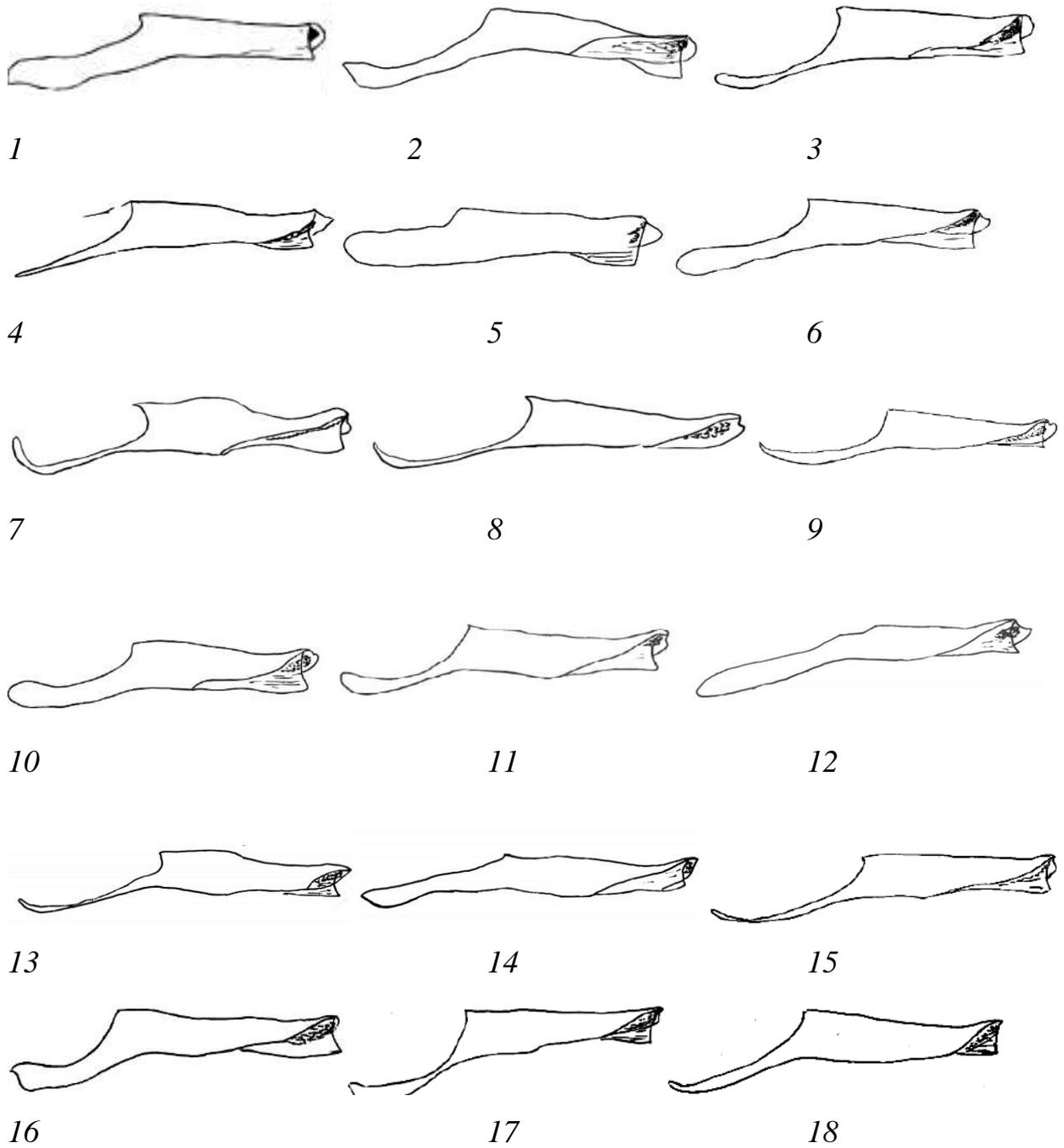


Рисунок Б.60. Изменчивость эдеагуса *M. menetriesi* из различных популяций в восточной части ареала. *1–10* – Камчатка; *1–14* – Среднеколымск; *15–18* – Улан-Батор;

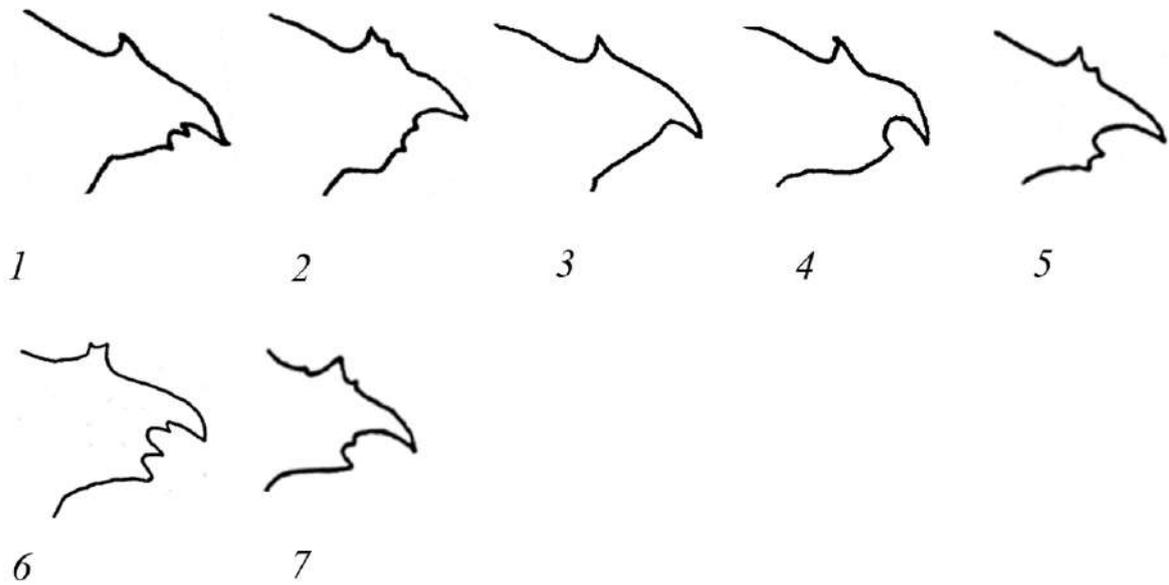
14. *M. rebeli rhea* (Churkin et Devyatkin, 2005)

Рисунок Б.61. Изменчивость каудального отростка вальвы *M. rebeli rhea* в изученном материале с хребта Алагхайрхан.

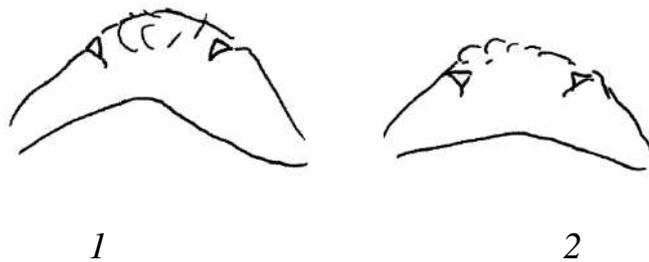


Рисунок Б.62. Строение тегумена и субункуса *M. rebeli rhea* в изученном материале с хребта Алагхайрхан.



Рисунок Б.63. Строение эдеагуса *M. rebeli rhea* в изученном материале с хребта Алагхайрхан.

ПРИЛОЖЕНИЕ В. Определительные ключи шашечниц подрода *Mellicta*

Нами были впервые составлены общие определительные ключи всех представителей *Mellicta* до вида по самцам и самкам. В качестве типа диагностического ключа был выбран скобочный ключ с модификацией Э. Уилльямсона (Williamson, 1922), предложившего в скобках после номера узла приводить номер тезы или антитезы, от которой была сделана отсылка. Ключи, построенные с таким усовершенствованием, в русскоязычной литературе получили название уилльямсоновские (Свиридов, 1994). Подобная модификация полезна в случае ошибочных шагов в ключе, и позволяет быстро сориентироваться и вернуться к тем ступеням, где был совершен неверный переход.

В первом из нижеприведенных ключей идет дифференциация *Mellicta* от остальных палеарктических шашечниц. При составлении ключей нами учитывались признаки всех видовых групп *Melitaea* и палеарктических представителей *Euphydryas*. Затем следуют ключи для определения видов *Mellicta*. В ключах до вида наряду с признаками строения гениталий приводится и рисунок крыла, однако он имеет вспомогательное значение и в подавляющем большинстве случаев сам по себе не является надежным диагностическим признаком, для достоверной идентификации необходимо исследовать гениталии. Ввиду слабо выраженного полового диморфизма и низкого значения рисунка для диагностики изображения бабочек не дифференцированы по половой принадлежности и приведены в разделе, посвященному определению видов по гениталиям самцов.

Скобочный ключ для определения родов палеарктических представителей трибы Melitaeini с дифференциацией подрода *Melitaea*.

1. У основания испода заднего крыла располагаются хорошо выраженные черные точки (рисунок В.1, 1).....подрод *Melitaea* (часть)
 –. У основания испода заднего крыла черные точки отсутствуют (рисунок В.1, 2, 3).....2

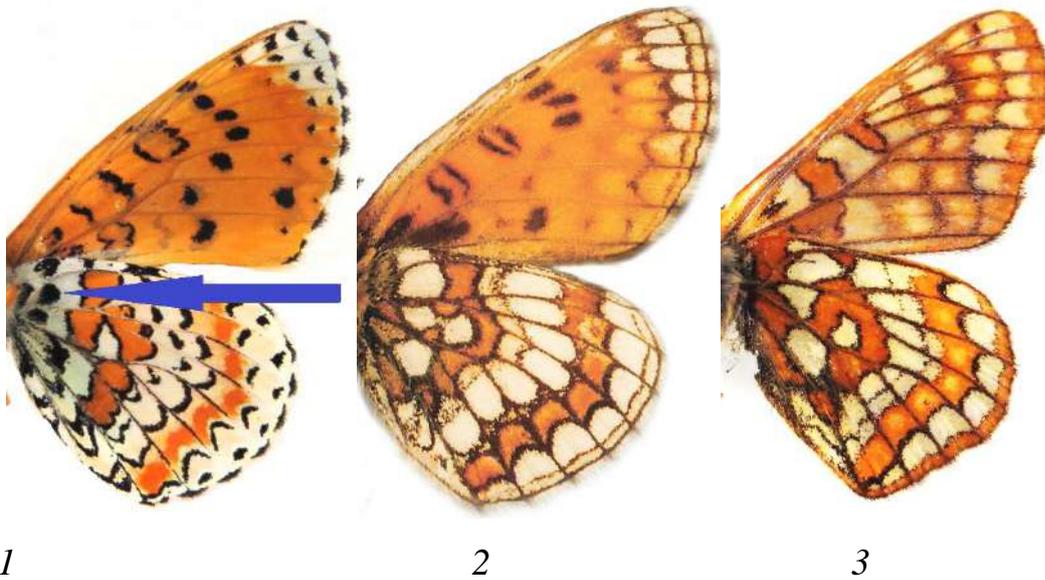


Рисунок В.1. Испод заднего крыла различных Melitaeini. 1 – *Melitaea interrupta*, 2 – *Melitaea alatauica*; 3 – *Euphydryas maturna*. Синей стрелкой показаны черные точки у основания испода.

- 2 (1). В центре заднего крыла с верхней стороны расположено контрастное светлое пятно (рисунок В.2, 1, 2). В гениталиях самцов (рисунок В.2, 3–7) отсутствует саккус, вальва без каудального отростка, эдеагус на конце имеет вид тонкого острия, тегумен с длинными выростами. В гениталиях самок (рисунок В.2, 8) антевагинальная и поствагинальная пластинки сросшиеся, образуют монолитную структуру – стеригму.....род *Euphydryas*



1



2



3



4



5



6

острие эдеагуса



7

стеригма



8

Рисунок В.2. Внешний вид и генитальные структуры *Euphydryas aurinia* (1, 3, 6, 8), *E. intermedia* (2) и *E. matura* (4, 5, 7). 1, 2 – внешний вид; 3, 4 – вальва; 5 – общий вид гениталий самца; 6, 7 – эдеагус; 8 – гениталии самки. Синими стрелками показано контрастное пятно в центре заднего крыла.

–. В центре заднего крыла с верхней стороны контрастное светлое пятно отсутствует или имеется (рисунок В.3). Гениталии самца несут саккус (рисунок В.4, 1, 2), а гениталии самки не образуют монолитную структуру и разделены (рисунок В.4, 3, 4). Антевагинальная пластинка отгибается вниз при помощи препаровальной иглы.....3



1



2



3



4

Рисунок В.3. Внешний вид некоторых видов *Melitaea*. 1 – *M. aurelia*; 2 – *M. rebeli*; 3 – *M. britomartis*; 4 – *M. arcesia*.



1



2

поствагинальная
пластинка



3

поствагинальная пластинка

антевагинальная
пластинка



4

Рисунок В.4. Гениталии самцов (1, 2) и самок (3, 4) некоторых представителей *Melitaea*. 1 – *M. arcesia*; 2, 4 – *M. britomartis*; 3 – *M. diamina*.

3 (2). В гениталиях самки дуктус тонкий, полностью склеротизован на протяжении не менее, чем в 3 раза превышающем ширину дуктуса (рисунок В.5, 1, 2), после чего склеротизация принимает характер вилкообразной¹. Антевагинальная пластика с лопастевидными склеротизованными образованиями. Зубцы субункуса всегда отсутствуют (рисунок В.6, 1.). Каудальный отросток вальвы тонкий, длинный, загнут вниз, без вентральных зубцов (рисунок В.6, 3, 4). Эдеагус без твердого остиум-киля (не путать с выступающей везикулой, которая в отличие от твердого остиум-киля мембранозная и мягкая) (рисунок В.6, 6).
подрод *Melitaea*

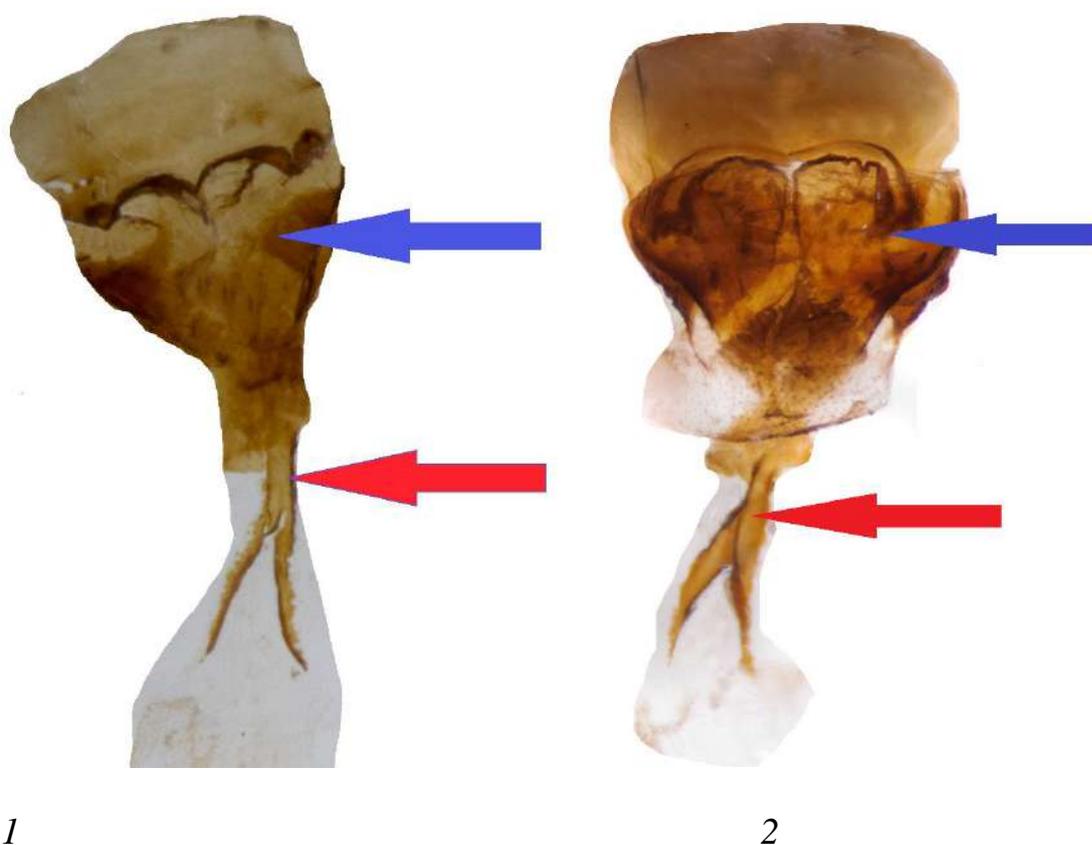


Рисунок В.5. Гениталии самок *M. arcesia* и *M. diamina*. Синей стрелкой показаны боковые лопасти антевагинальной пластинки, красной – сплошная склеротизация дуктуса.

¹ У некоторых представителей подрода *Melitaea* дуктус прозрачный (например, у *M. pallas*), однако эти виды обитают в Средней Азии, где представители подрода *Mellicta* отсутствуют.

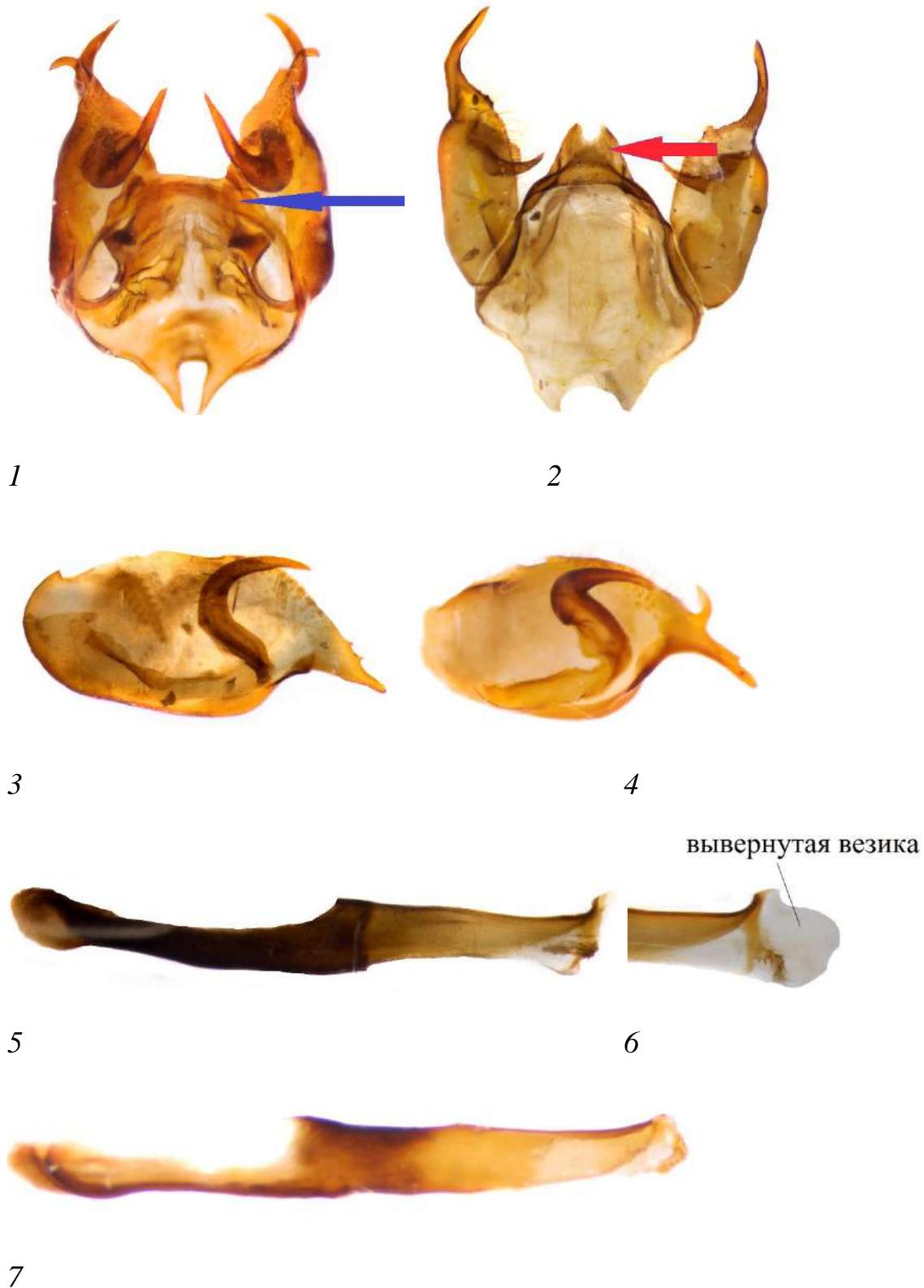


Рисунок В.6. Генитальные структуры *Melitaea diamina* (1, 4, 7), *M. interrupta* (2) и *M. arcesia* (3–6). 1, 2 – общий вид; 3, 4 – вальва; 5, 6, 7 – эдеагус. Синей стрелкой показан тегумен без субункуса, красной стрелкой показаны складки тегумена.

–. Субункус часто несет хорошо развитые зубцы (рисунок В.7, 1) (не путать со складками тегумена! (рисунок В.6, 2)), или же они отсутствуют (рисунок В.7, 2). Эдеагус обычно с хорошо развитым остиум-килем (рисунок В.7, 3), у некоторых видов он редуцирован (рисунок В.7, 4). Кaudальный отросток вальвы несет вентральный зубец (рисунок В.7, 5), который может раздваиваться или делиться на несколько зубцов, иногда он отсутствует, но тогда эдеагус с хорошо развитым остиум-килем. В гениталиях самки вилкообразная склеротизация начинается практически сразу у основания дуктуса (рисунок В.7, 6) или же склеротизация отсутствует. Антевагинальная пластинка без склеротизованных лопастевидных образований, частично или полностью закрывает поствагинальную.....подрод *Mellicta*

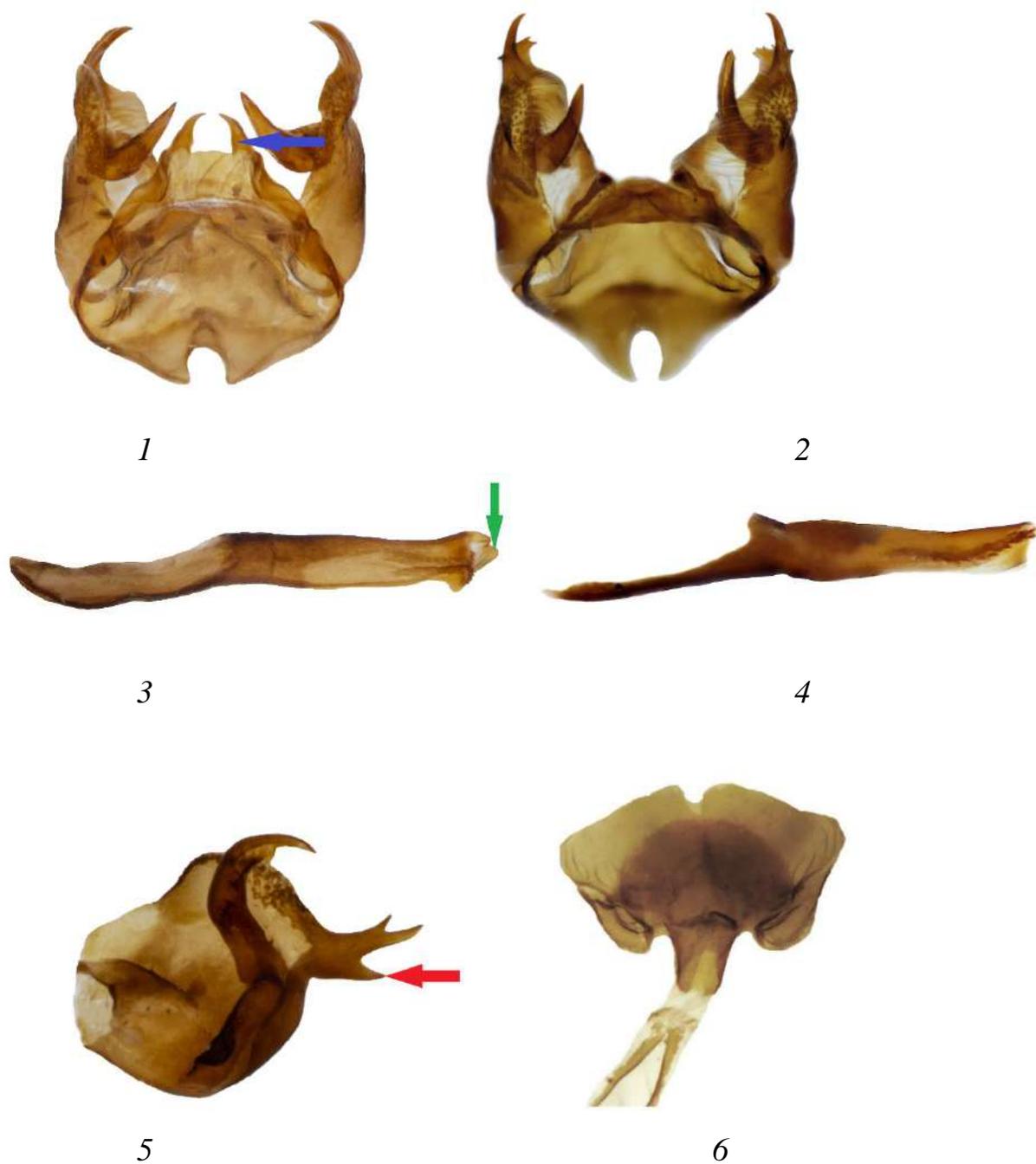


Рисунок В.7. Генитальные структуры различных представителей подрода *Mellicta*. 1, 3 – *M. parthenoides*; 2 – *M. aurelia*; 4 – *M. rebeli*; 5 – *M. athalia*; 6 – *M. varia*. 1, 2 – тегумен с с развитыми (показаны синей стрелкой) и неразвитыми зубцами субункуса, 3, 4 – эдеагус с развитым (показан зеленой стрелкой) и неразвитым остиум-килем; 5 – вальва с каудальным отростком (красной стрелкой показан вентральный зубец), 6 – гениталии самки (без копулятивной сумки, анальных сосочков, передних и задних апофиз).

Скобочный ключ для определения видовой группы шашечниц подрода *Mellicta* по строению гениталий самцов

1. Темные элементы рисунка крыла, как правило, развиты слабо (рисунок В.8²). Кaudальный отросток вальвы серповидный с рядом зубчиков на вентральной стороне (рисунок В.9, 1–6). Субункус и остиум-киль эдеагуса развиты. Западная Европа.....Группа *parthenoides*, включающая единственный вид *M. parthenoides*

–. Признаки иные.....2

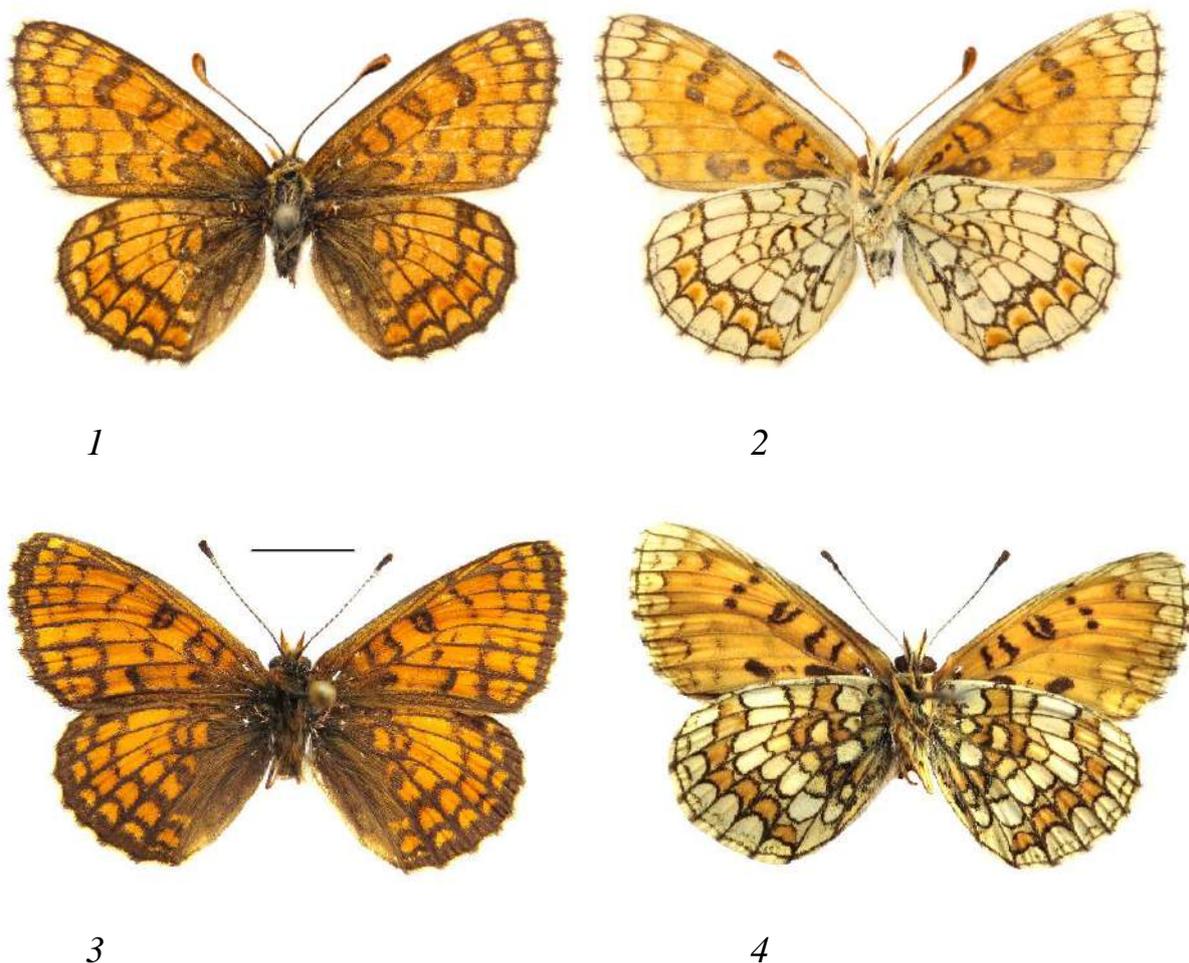


Рисунок В.8. Внешний вид *M. parthenoides*. 1, 2 – Испания, Куэнка; 3, 4 – Франция, Мен и Луара).

² Размерная шкала в этом и последующих изображениях внешнего вида бабочек составляет 1 см.

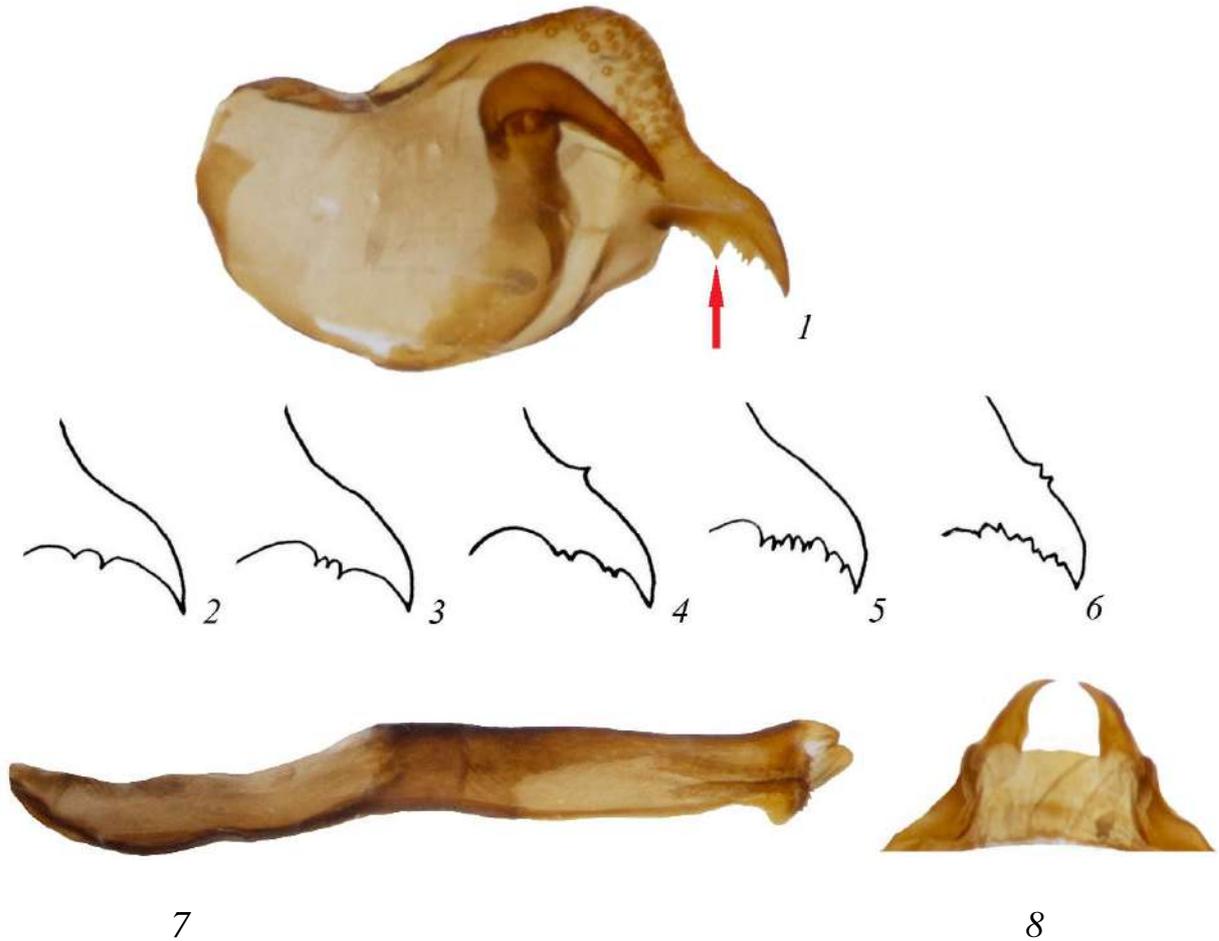


Рисунок В.9. Гениталии самца *M. parthenoides*. 1 – вальва; 2–6 – примеры изменчивости каудального отростка вальвы; 7 – эдеагус; 8 – суббункус. Стрелкой показаны зубы на вентральной стороне каудального отростка.

2 (1) Остиум-киль эдеагуса всегда хорошо развит. Каудальный отросток вальвы узкий, загнут вверх, немного вниз или же не загнут вовсе (рисунок В.10, 1–6). Если широкий, то прямой, в редких случаях едва загнут вниз, часто с большим числом вторичных зубцов (рисунок В.10, 5). Зубцы суббункуса хорошо развиты, если редуцированы, то виды обитают в Западной Палеарктике и их каудальный отросток вальвы без вентрального зубца (рисунок В.10, 1, 2).....Виды группы *athalia*

–. Каудальный отросток вальвы широкий, мощный, резко загнут вниз и в проксимальном направлении (рисунок В.10, 7–12).....Виды группы *aurelia*

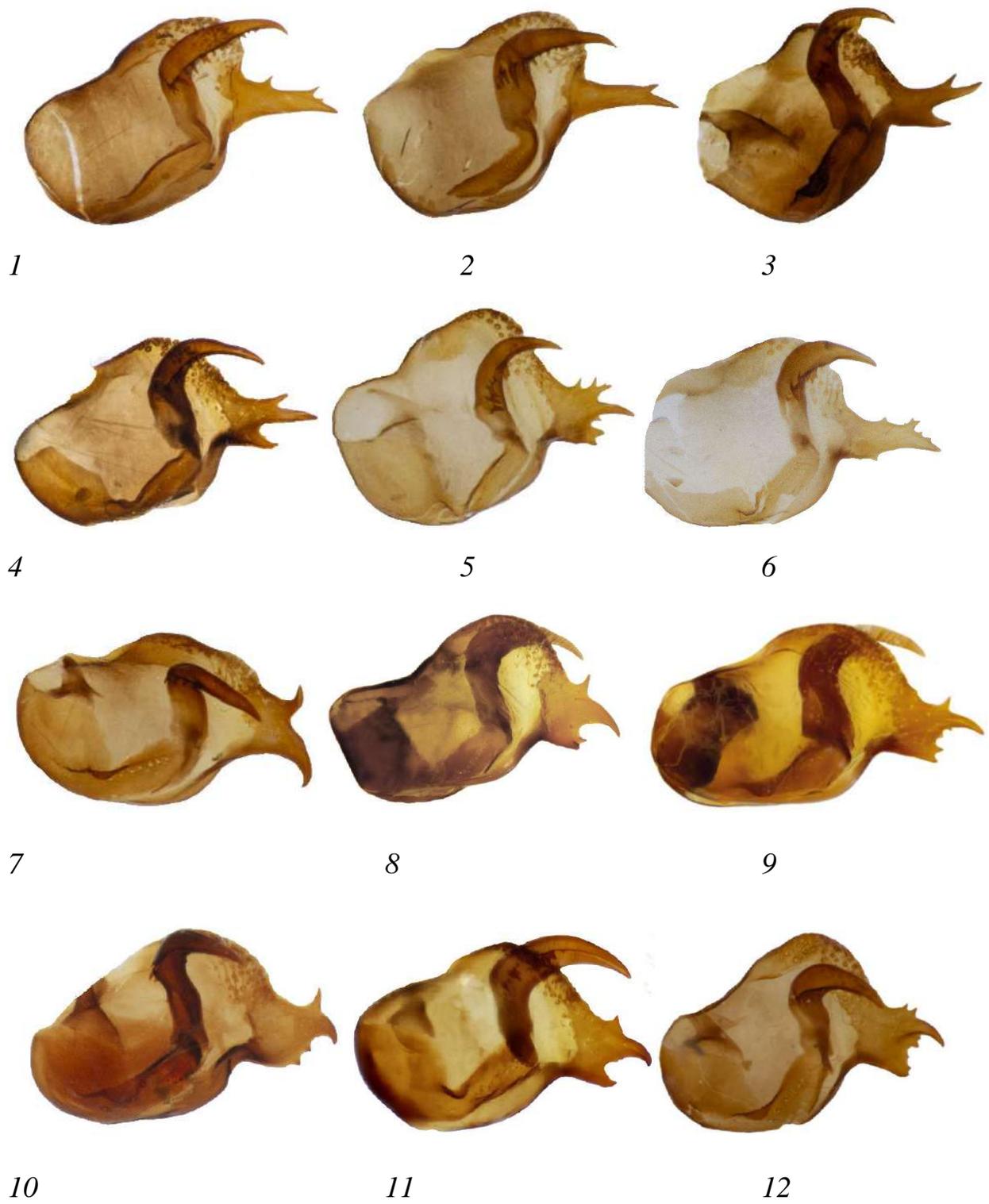


Рисунок В.10. Вальвы различных представителей группы *athalia* (1–6) и *aurelia* (7–12).

Скобочный ключ для определения видов группы *athalia* по признакам строения гениталий самцов

1. Зубцы суббункуса хорошо развиты3
 –. Зубцы суббункуса редуцированы. Каудальный отросток вальвы без вентрального зубца. Виды, обитающие в Западной Европе или Северной Африке.....2
- 2 (1). Каудальный отросток вальвы несет, как правило, один зубец на дорсальной стороне (рисунок В.11, 1), иногда могут быть развиты дополнительные вторичные зубцы. Остиум-киль эдеагуса широкий, мощный (рисунок В.11, 3). Западная Европа.....*M. celadussa*
 –. Каудальный отросток вальвы на дорсальной стороне несет один зубец или более (рисунок В.12, 1). Остиум-киль эдеагуса с характерным маленьким «носиком» (рисунок В.12, 3). Верхняя сторона со значительной редуцией темных элементов рисунка, часто с красноватыми оттенками. Западная Европа и Северная Африка*M. deione*
- 3 (1). Каудальный отросток вальвы довольно широкий (его длина приблизительно равна ширине или чуть превышает ее) часто с ветвящимися зубцами на дорсальной его стороне (рисунок В.13, 1–4). От Западной Европы до Корейского полуострова.....*M. britomartis* (рисунок В.14)
 –. Каудальный отросток вальвы узкий (его длина заметно превышает ширину)4
- 4 (3). Суббункус тонкий, несет на внутренней стороне ряд мелких зубцов. (рисунок В.15, 3) Каудальный отросток вальвы прямой или немного изогнутый. Вентральный зубец развит в различной степени (рисунок В.15, 1-3), часто развит слабо, иногда отсутствует. Испод затемнен, пятна срединной перевязи сужены и вытянуты (рисунок В.16). От Западной Сибири до Приморья.....*M. plotina*

–. Субункус на внутренней стороне без зубцов. Если наблюдаются зубцы, то субункус широкий (рисунок В.17, 3). Испод как правило не затемнен, рыжих оттенков.....5



Рисунок В.11. Генитальные структуры самца и внешний вид *M. celadussa* (Италия, Молизе); 1 – вальва; 2 – тегумен; 3 – эдеагус; 4, 5 – вид сверху и снизу.

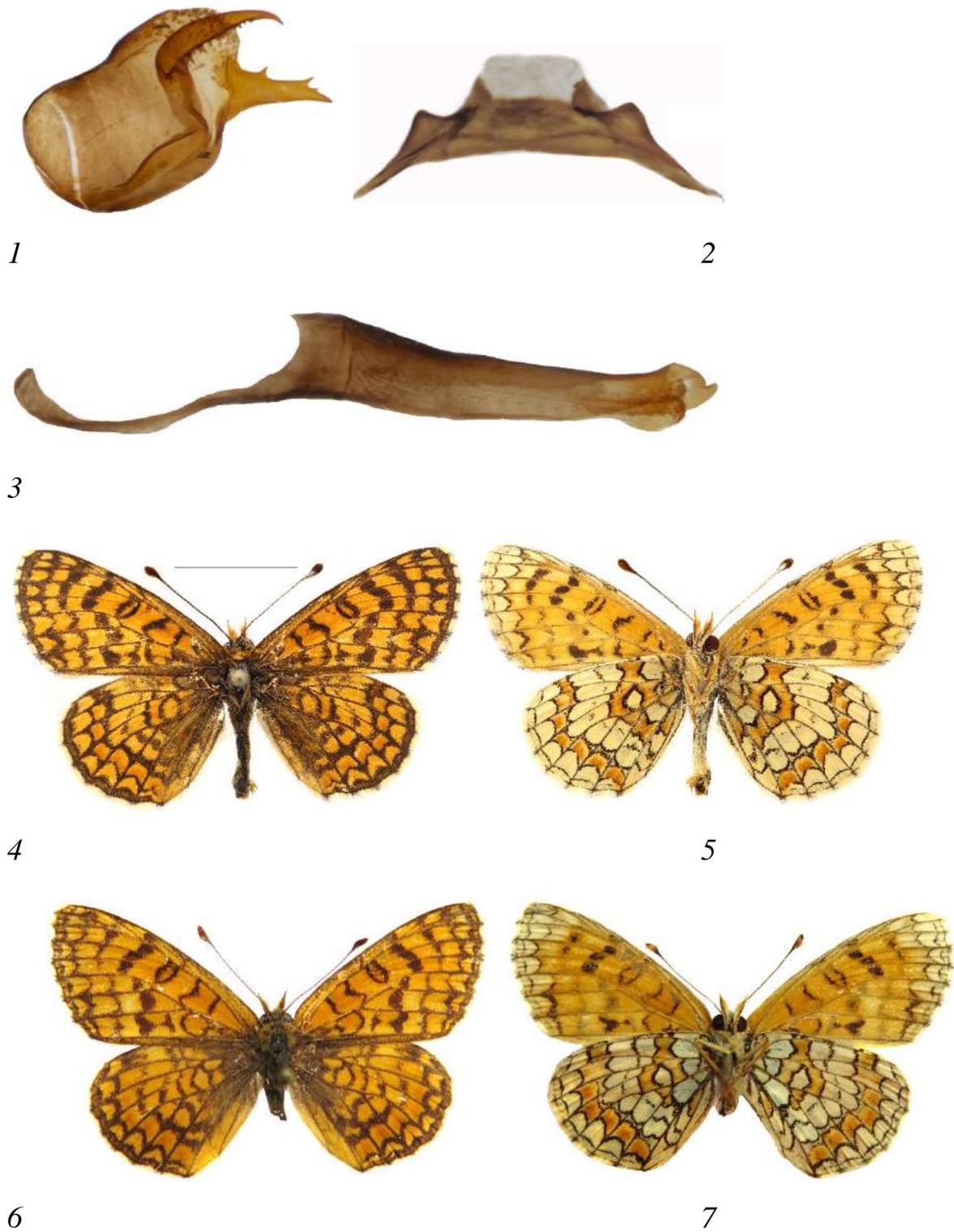


Рисунок В.12. Генитальные структуры самца и внешний вид *M. deione*; 1 – вальва; 2 – тегумен; 3 – эдеагус; 4–7 – внешний вид. 1–3, 6, 7 – Испания, Сьерра-де-лас-Ньевес; 4, 5 – Алжир, Тлемсен.

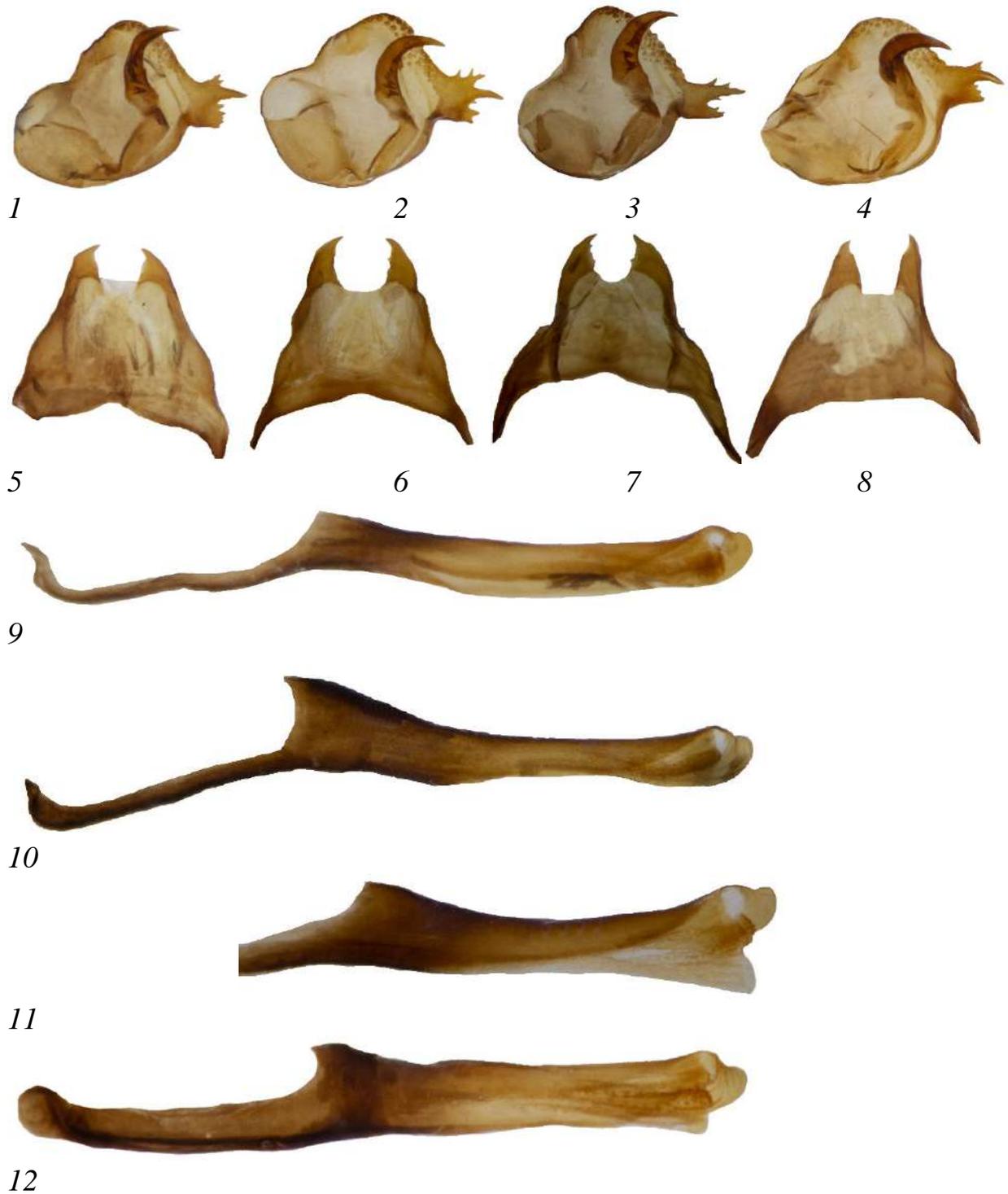


Рисунок В.13. Генитальные структуры самцов *M. britomartis* из разных локалитетов. 1–4 – вальва; 5–8 – тегумен; 9 – эдеагус. 1, 5, 9 – Белгородская обл.; 2, 6, 10, – Бурятия; 3, 7, 11 – Монголия, Аршантын-Нуруу; 4, 8, 12 – КНДР, Расон.

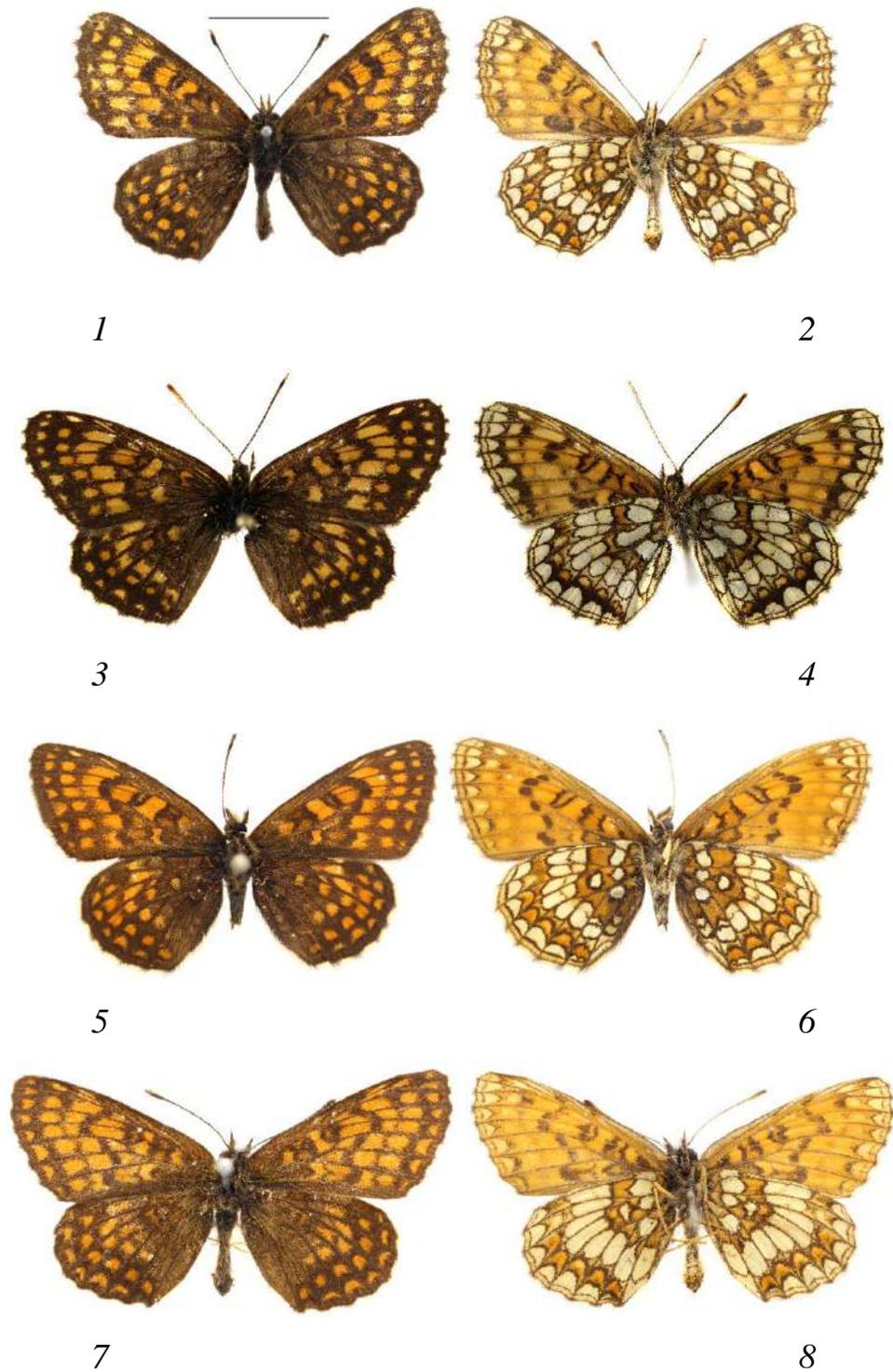


Рисунок В.14. Внешний вид *M. britomatis*. 1, 2 – Белгородская область; 3, 4 – Монгольский Алтай, Аршантын-Нуруу (голотип *M. elenae* Yakovlev, 2007); 5, 6 – Забайкальский край, Хапчеранга 7, 8 – КНДР, Расон.



1

2



3

4



5

Рисунок В.15. Генитальные структуры самца *M. plotina* (Приморский край).
1–3 – вальва; *4* – тегумен; *5* – эдеагус.

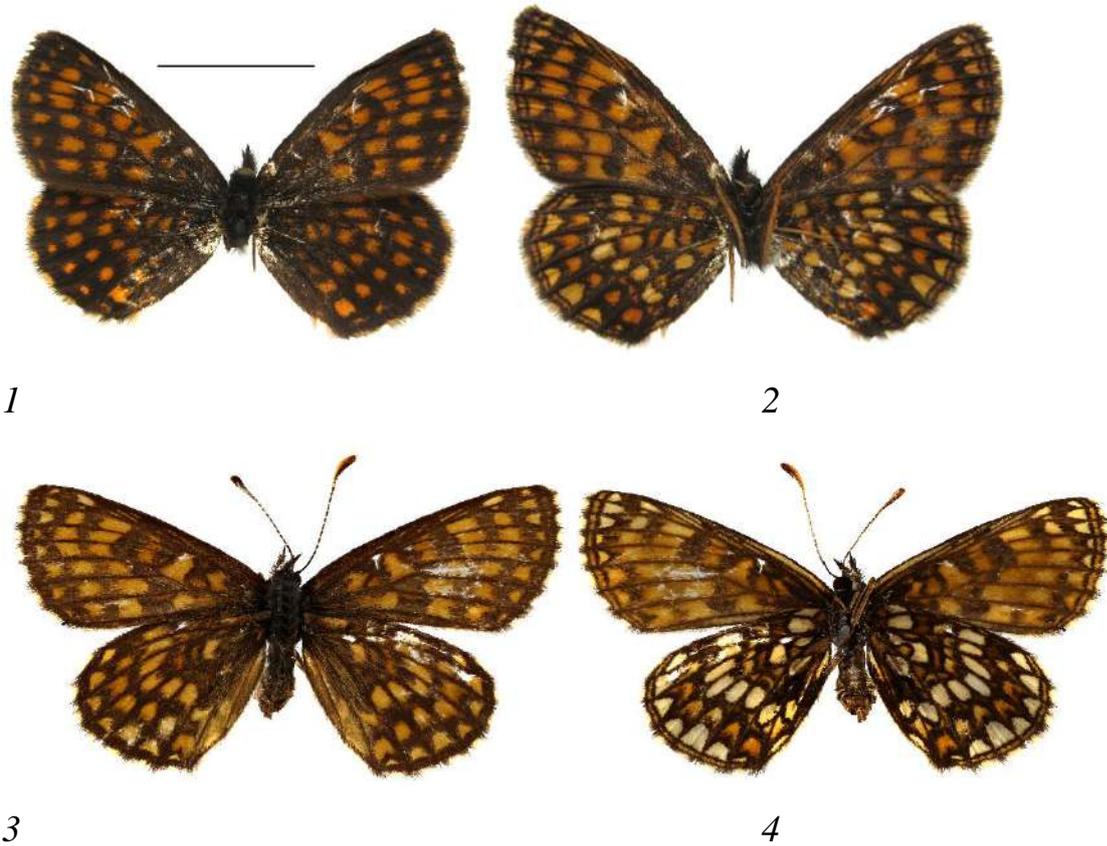


Рисунок В.16. *M. plotina* с западных и восточных рубежей ареала. 1, 2 – Новосибирск, долина р. Шадриха, голотип *M. plotina standeli* Dubatolov, 1997; 3, 4 – Вургуя, лектотип *M. plotina* Bremer, 1861.

5 (4). Субункус раздвоен на вершине (рисунок В.17, 3), также вершина может разделяться на большее число частей (рисунок В.17, 5) или же образовывать резкое сужение (рисунок В.17, 4), каудальный отросток вальвы прямой или чуть загнутый (рисунок 17, 1, 2). От Прибайкалья до Японии....*M. ambigua* (рисунок В.18, В.19).

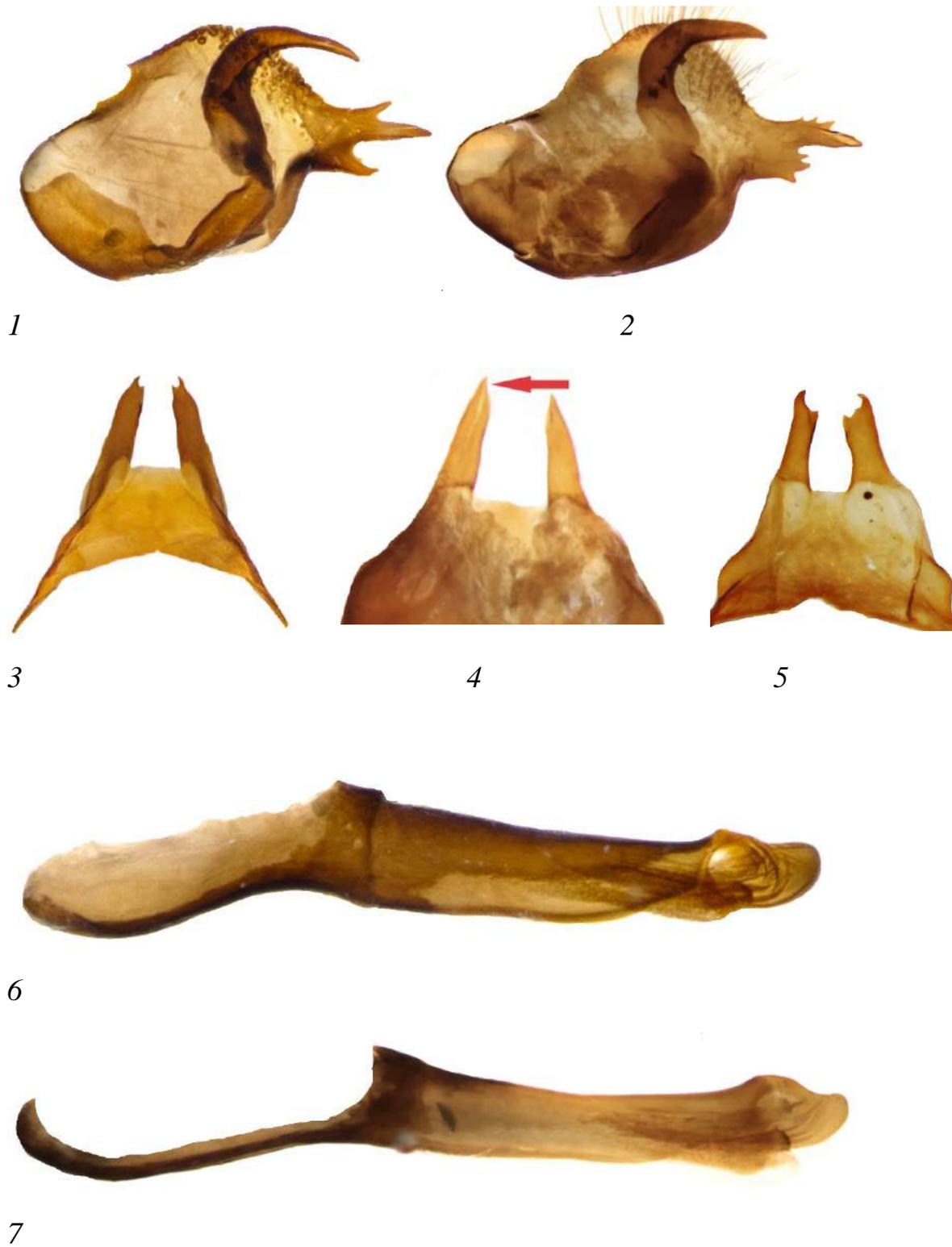


Рисунок В.17. Генитальные структуры самцов *M. ambigua*. 1, 2 – вальва; 3, 4, 5 – тегумен; 6, 7 – эдеагус. 1, 3, 6 – Бурятия, Монды, 2, 4, 7 – Япония, 5 – Читинская область, Ингода.

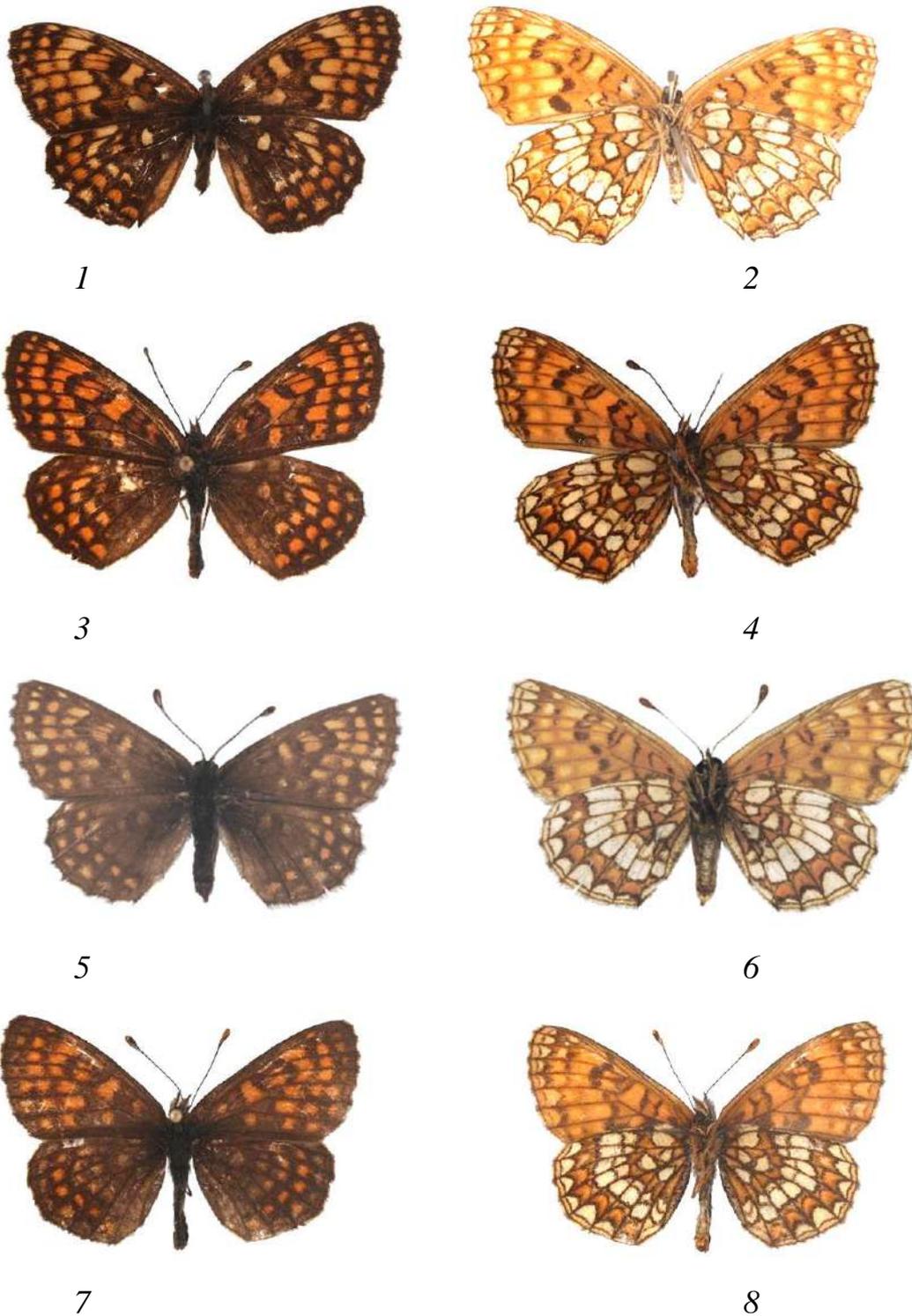


Рисунок В.18. Внешний вид *M. ambigua* из разных локалитетов. 1, 2 – Хабаровский край, Ульчский район, лектотип *M. ambigua* Ménétriés, 1859; 3, 4 – Читинская обл., Ингода; 5, 6 – Монды, голотип *M. ambigua sayanskalpina*, Verity 1940; 7, 8 – Республика Якутия, район с. Батагай, восточная терраса р. Яна, голотип *M. ambigua kurmaevi* (Kolesnichenko et Bush, 2015).

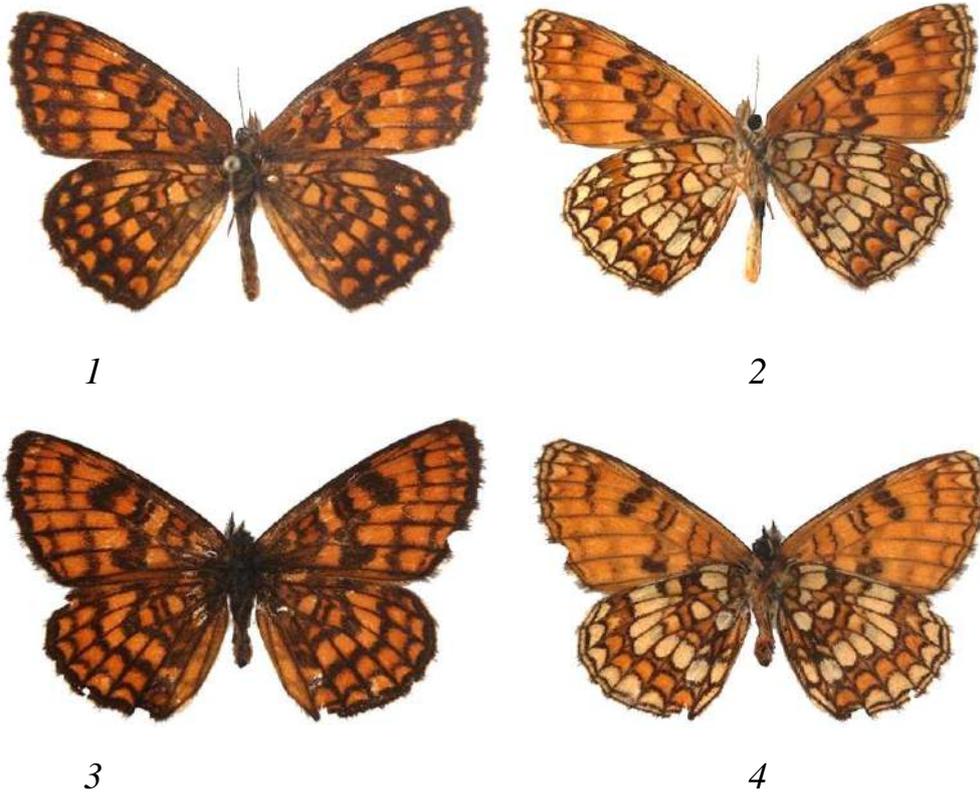


Рисунок В.19. *M. ambigua* из разных локалитетов. 1, 2 – Корейский полуостров; 3, 4 – Япония, префектура Нагано.

–. Субункус постепенно сужается к вершине, без резкого сужения.....6

6 (5). Кaudальный отросток направлен вверх или прямой. Обычно с тремя основными зубцами (рисунок В.20, 1), но могут присутствовать и вторичные зубцы (рисунок В.20, 2), различные по числу и расположению. Окраска крыла от светлой до темной (рисунок В.21), но в местах обитания с *M. caucasogenita* (Турция, Кавказ и Закавказье) крылья не затемнены. От Западной Европы до Камчатки.....*M. athalia*

–. Кaudальный отросток вальвы прямой или слегка изогнутый (рисунок В.22, 1), в целом сходен с *M. athalia*, но в меньшей степени направлен вверх. Бабочки сверху темные, задние крылья затемнены практически полностью (рисунок В.22, 4, 5). Турция, Кавказ и Закавказье.....*M. caucasogenita*

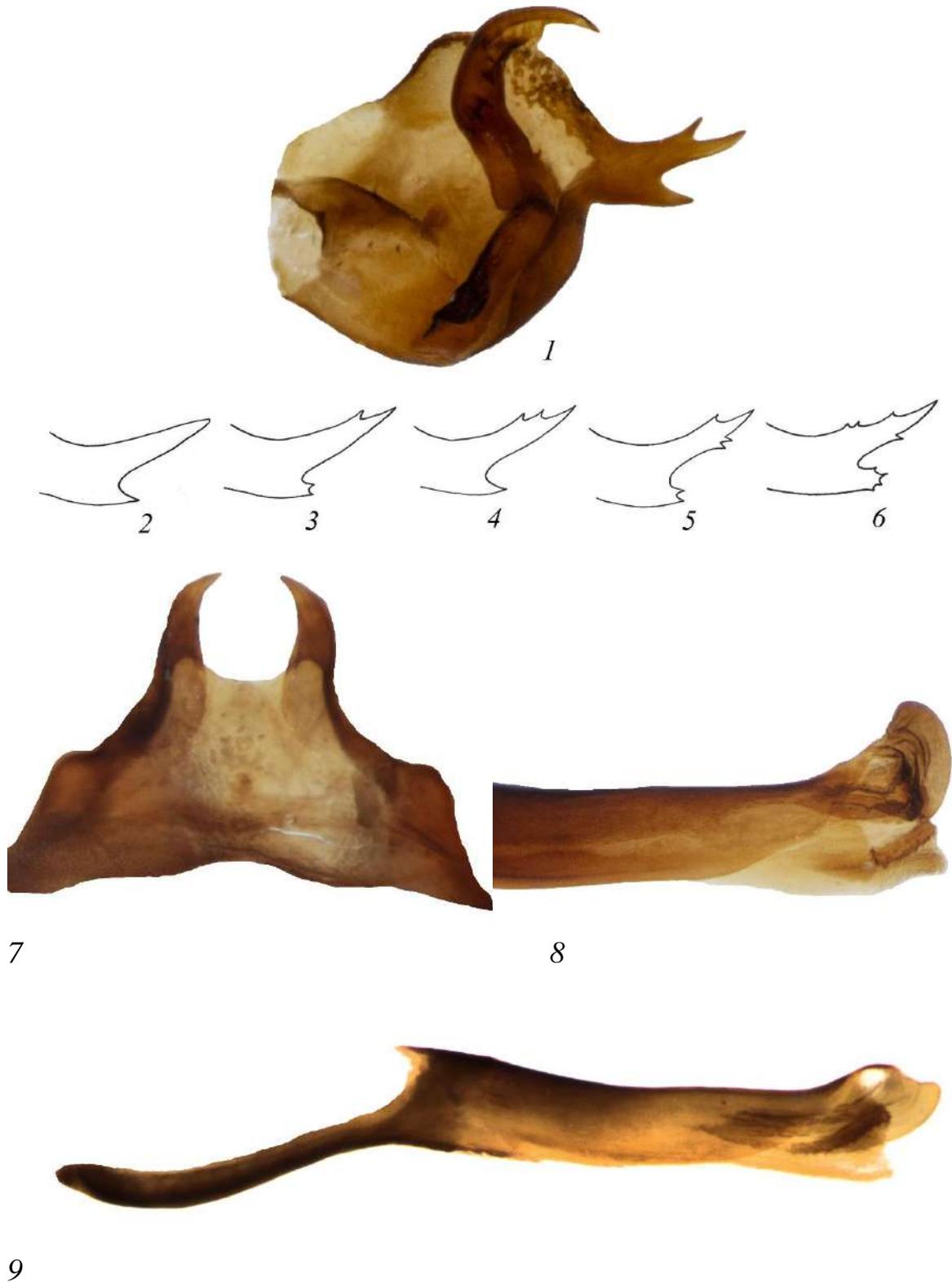


Рисунок В.20. Генитальные структуры самцов *M. athalia*. *1–6* – вальва и примеры изменчивости каудального отростка; *3* – тегумен; *4* – эдеагус с вывернутой везикой; *5* – эдеагус в состоянии покоя.



Рисунок В.21. Внешний вид *M. athalia* из различных регионов. 1, 2 – Эстония; 2, 3 – Грузия, Бакуриани; 5, 6 – Башкирский з-к; 7, 8 – Магаданская область, Кулу.

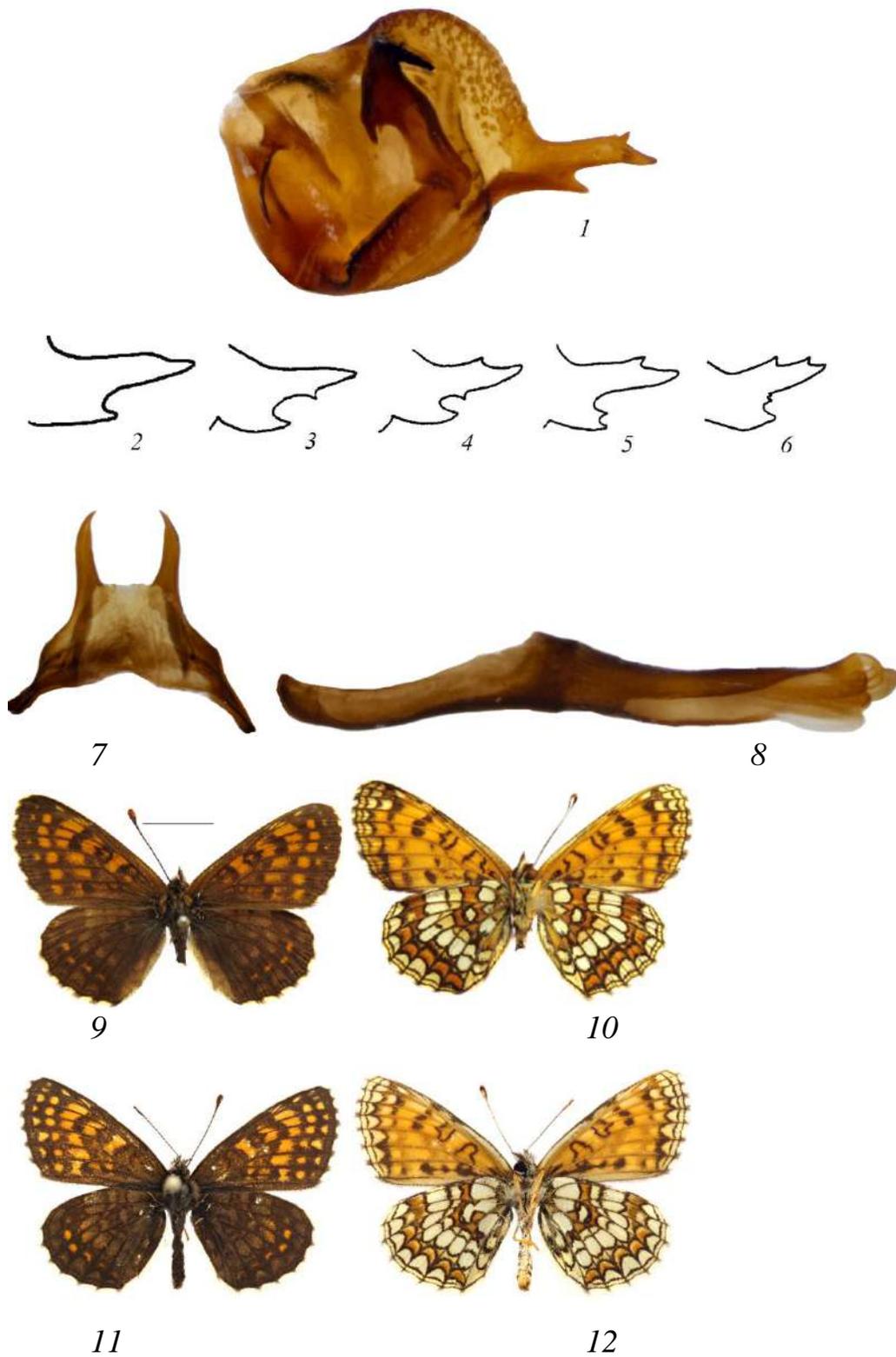


Рисунок В.22. Генитальные структуры самца и внешний вид *M. caucasogenita*. **1–6** – вальва и примеры изменчивости каудального отростка; **7** – тегумен; **8** – эдеагус; **9–12** – внешний вид; **1, 7, 8** – Грузия, Самцхе-Джавахеги; **9, 10** – Грузия, Бакуриани; **11, 12** – Армения, Цахкадзор.

Скобочный ключ для определения видов группы *aurelia* по признакам строения гениталий самцов

1. Виды, распространенные от Западной Европы до Урала.....2
 –. Виды, распространенные восточнее Уральского хребта4
- 2(1). Каудальный отросток вальвы несет 2 крупных зубца изогнутых в разные стороны. Альпы и Центральные Апеннины*M. varia* (рисунок В.23)
 –. Строение каудального отростка вальвы иное.....3
- 3 (2). На маргинальном крае испода заднего крыла имеется одна темная полоса (рисунок В.24, 5) Зубец, расположенный на дорсальной стороне каудального отростка вальвы длинный, составляет, как правило, около половины длины главного зубца (рисунок В.24, 1). Вид распространен очень локально в Западной Швейцарии, Северо-Восточной Италии и Западной Австрии. 2000–3000 м.....*M. asteria*
 –. На маргинальном крае испода заднего крыла имеется две темные полосы, образующие двойное окаймление (рисунок В.25, 7) Зубец, расположенный на дорсальной стороне каудального отростка вальвы короткий (рисунок В.25, 1).....*M. aurelia* (часть) (рисунок В.26)
- 4 (1). Остиум-киль эдеагуса редуцирован полностью или представлен в виде маленького прозрачного «носика», хорошо заметного при окрашивании (рисунок В.27).....5
 –. Эдеагус с хорошо развитым хитинизированным остиум-килем.....7
- 5 (4). Зубец, расположенный на дорсальной стороне каудального отростка – длинный, составляет, как правило, около половины длины главного зубца. Каудальный отросток вальвы широкий: его ширина (расстояние от вершины дорсального зубца до вентральной стороны отростка) составляет порядка длины (В.28, 2). Эдеагус широкий и достаточно короткий (рисунок В.28, 4). Темные элементы рисунка выражены слабо. Джунгарский Алатау.....*M. alatauica* (рисунок В.29)
 –. Географическое распространение и признаки иные.....6

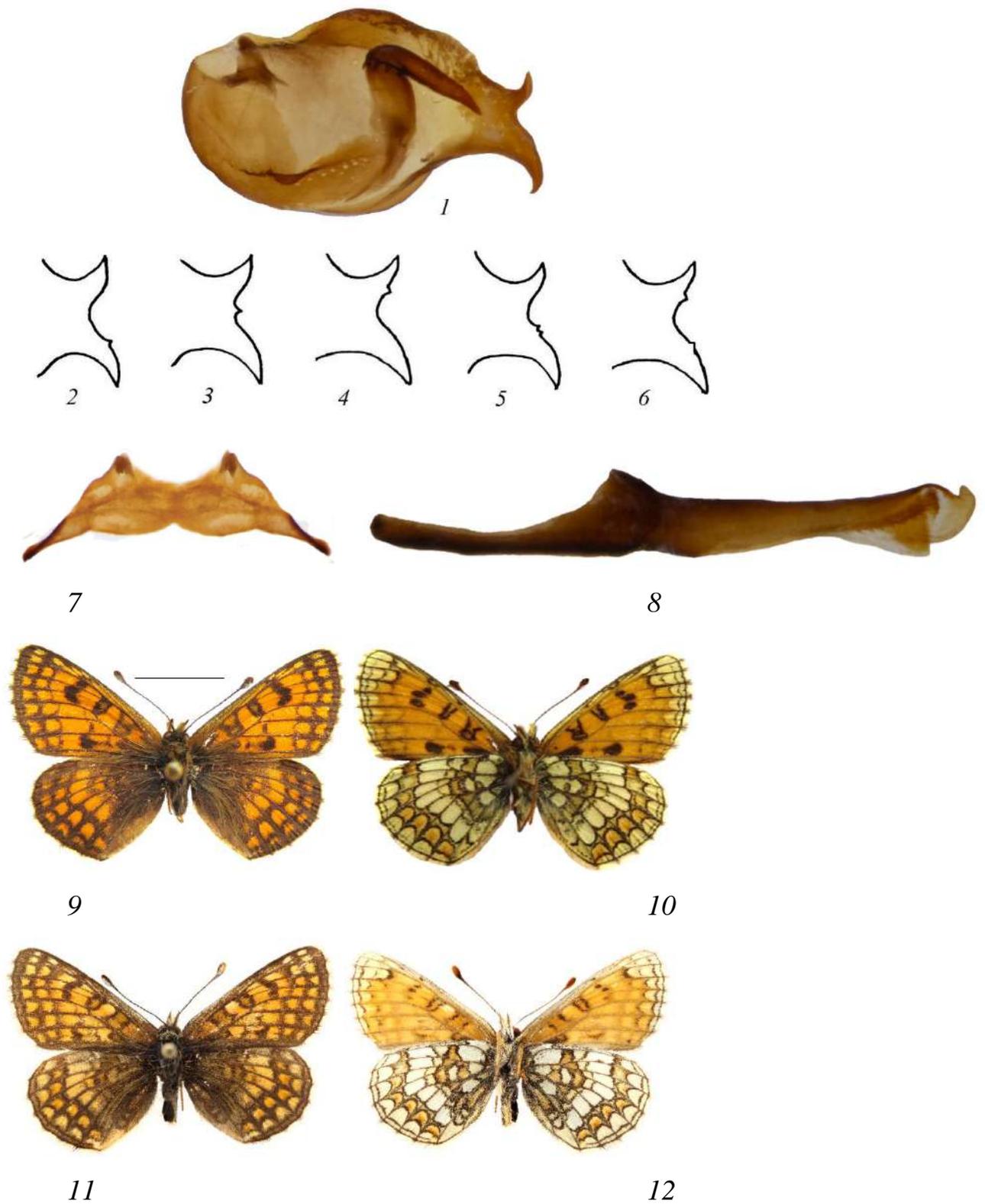


Рисунок В.23. Генитальные структуры самца и внешний вид *M. varia*. **1–6** – вальва и примеры изменчивости каудального отростка; **7** – тегумен; **8** – эдеагус; **9–12** – внешний вид. Италия, Кунео.

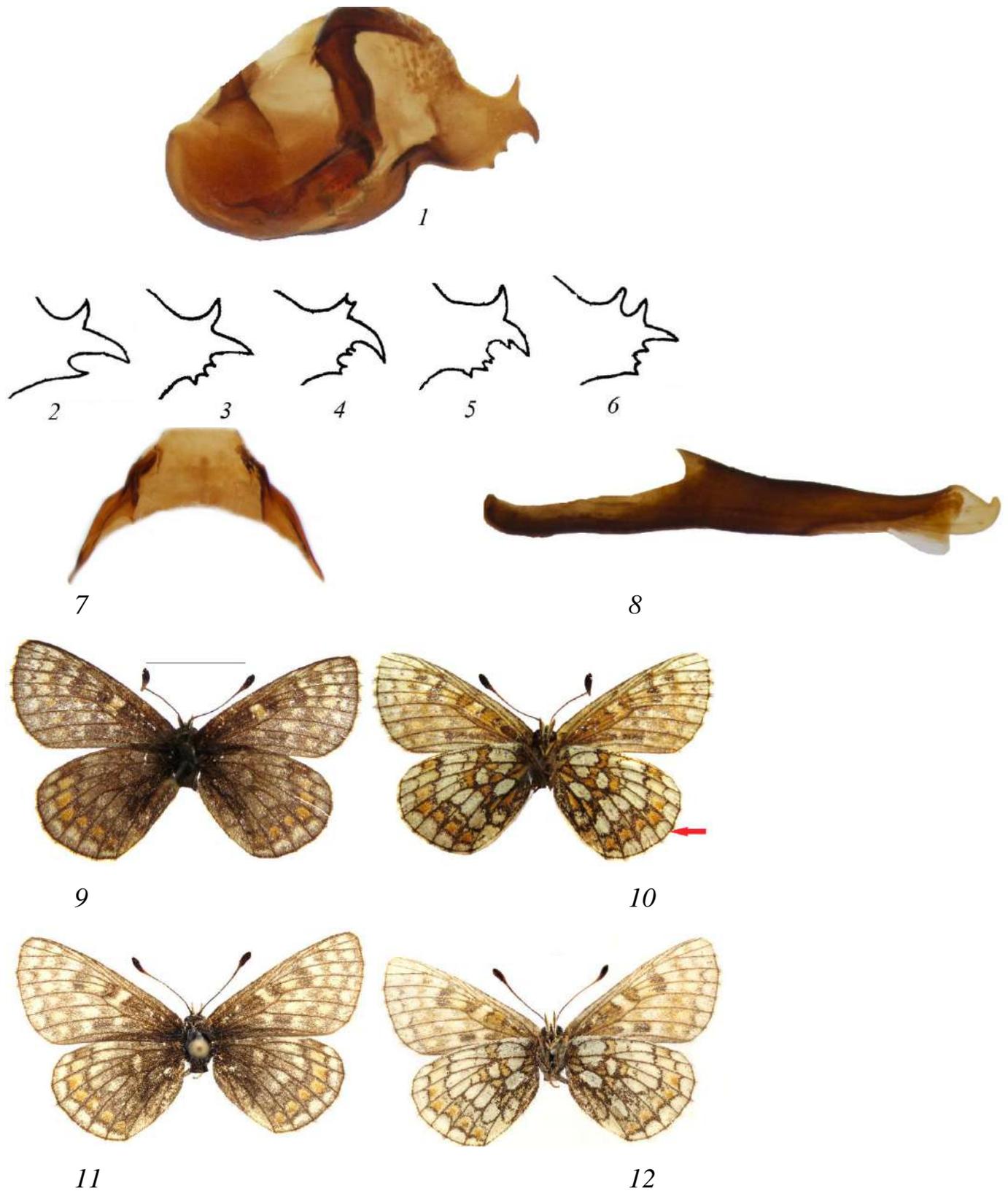


Рисунок В.24. Генитальные структуры самца и внешний вид *M. asteria* (Швейцария, перевал Альбула). 1–6 – вальва и примеры изменчивости каудального отростка; 7 – тегумен; 8 – эдеагус; 9–12 – внешний вид. Красной стрелкой показана линия, окаймляющая маргинальный край испода.

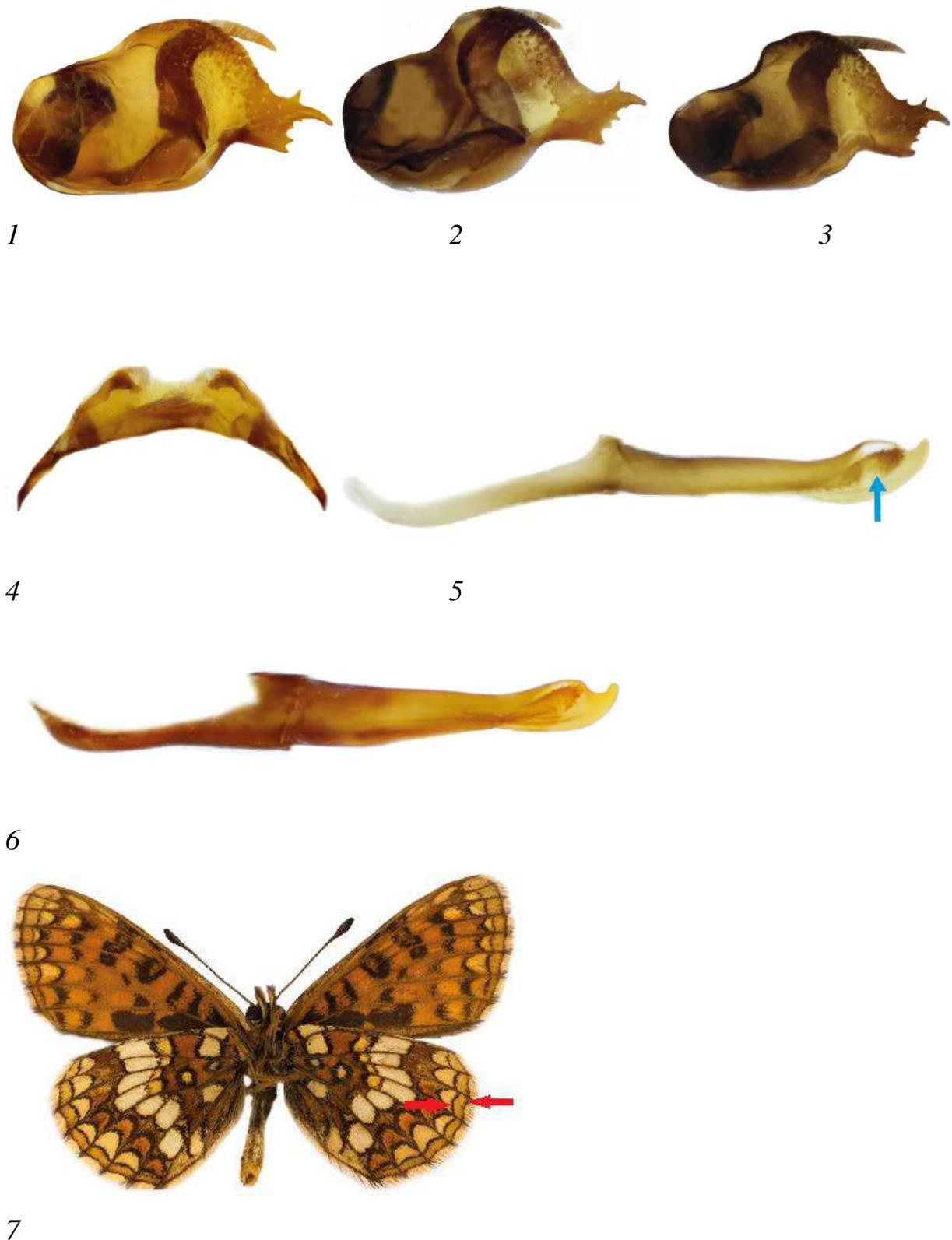


Рисунок В.25. Генитальные структуры самца *M. aurelia* и испод. **1–3** – вальва; **4** – тегумен; **5, 6** – эдеагус; **7** – испод. Синей стрелкой показана прямая везика, красными стрелками показаны две темные полосы, окаймляющие маргинальный край.

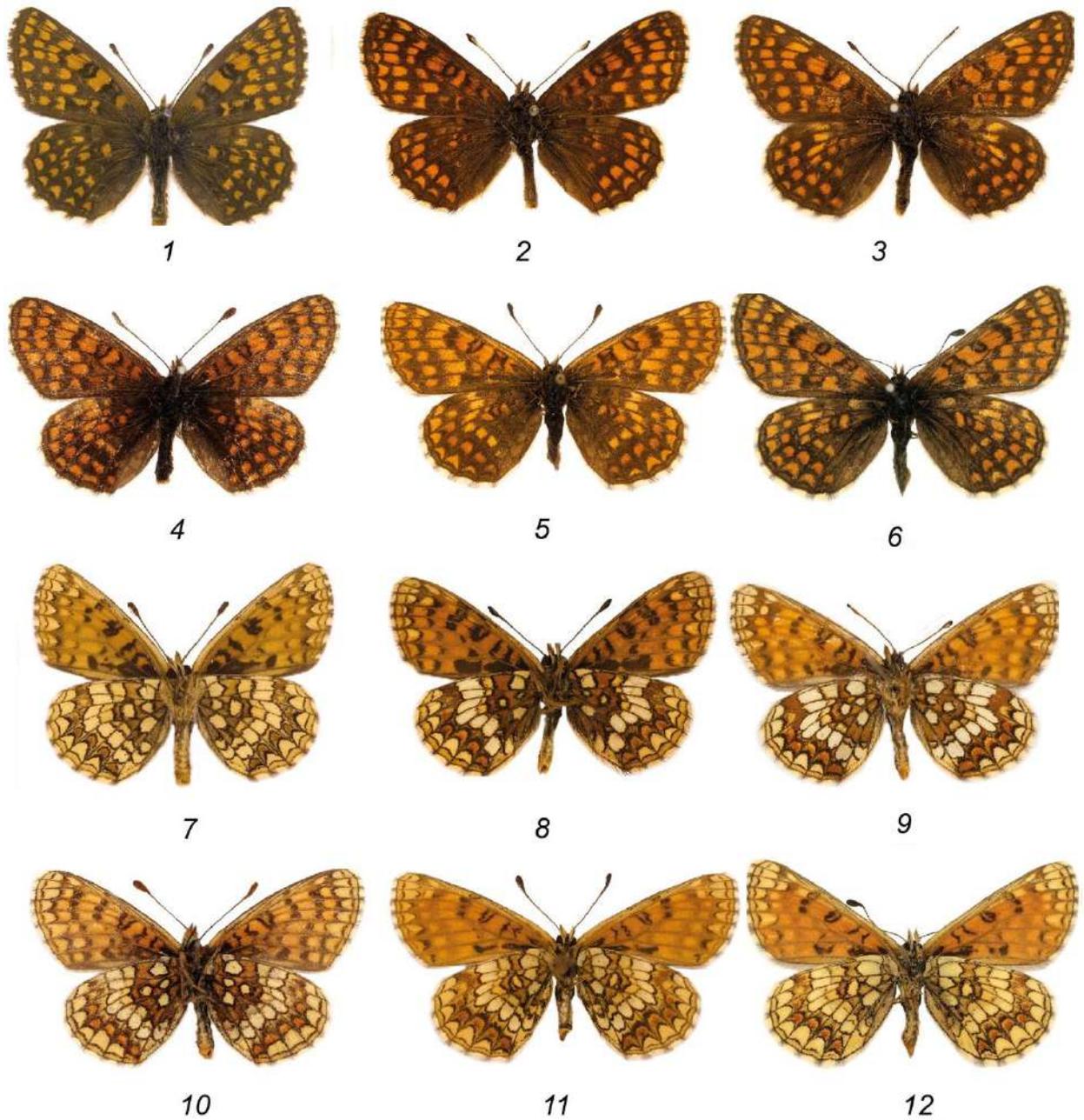


Рисунок В. 26. Внешний вид *M. aurelia* из различных локалитетов. *1, 7* – Крым; *2, 8* – Московская обл.; *3, 9* – Башкортостан; *4, 10* – Новосибирская обл.; *5, 11* – Оренбургская обл.; *6, 12* – Челябинская обл.



Рисунок В. 27. Эдеагус *M. menetriesi* (Иркутская область) с вывернутой везикой, окрашенный фукорцином. Стрелкой показан прозрачный остиум-киль.

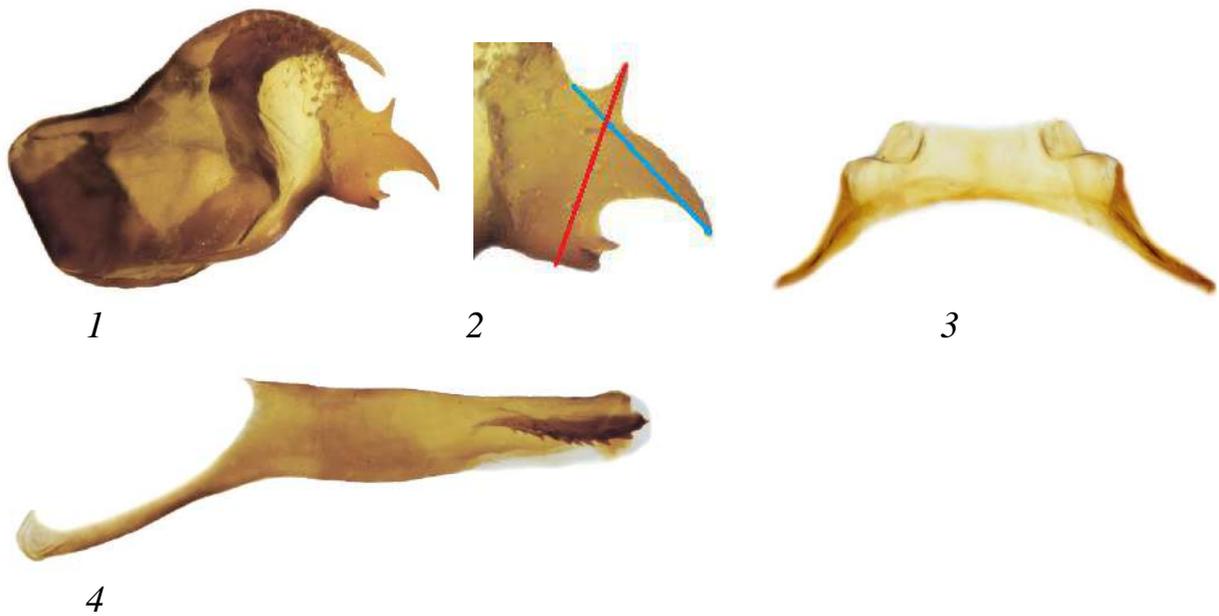


Рисунок В.28. Генитальные структуры самца *M. alatauica*. **1** – вальва; **2** – каудальный отросток вальвы; **3** – тегумен; **4** – эдеагус; Красным отмечена ширина отростка, голубым – длина.

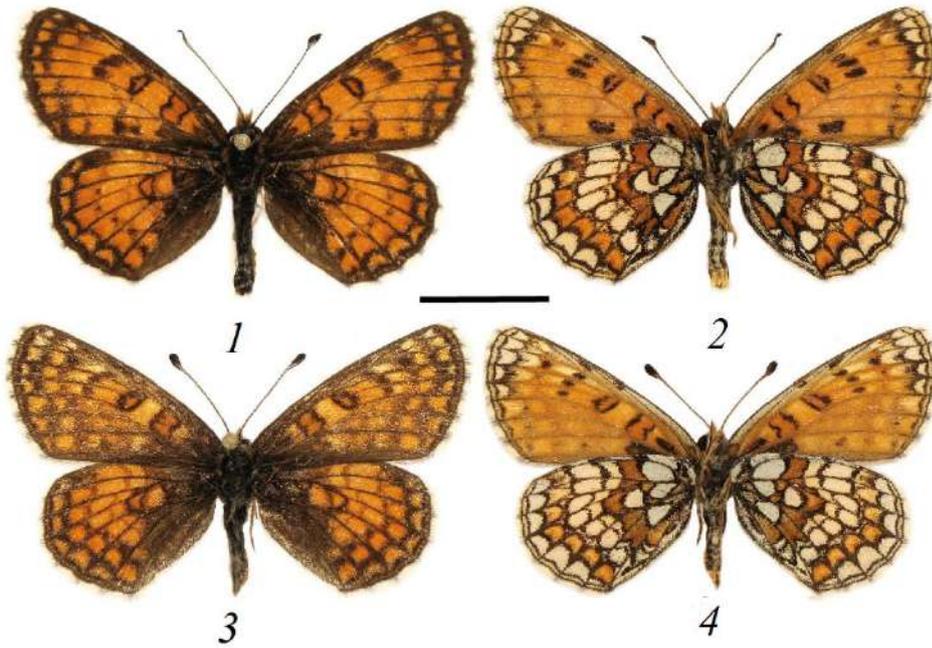


Рисунок В.29. Внешний вид *M. alatauica* (Джунгарский Алатау).

6 (5). Длина зубцов суббункуса составляет более половины длины тегумена (рисунок В.30). Ряд вентральных зубцов образует косой угол (рисунок В.32, 3) по отношению к главному зубцу) или прямой (рисунок В.32, 4, 5). Окраска нередко контрастна. От Алтая до Камчатки *M. menetriesi* (часть) (рисунки В.34 – В.35).

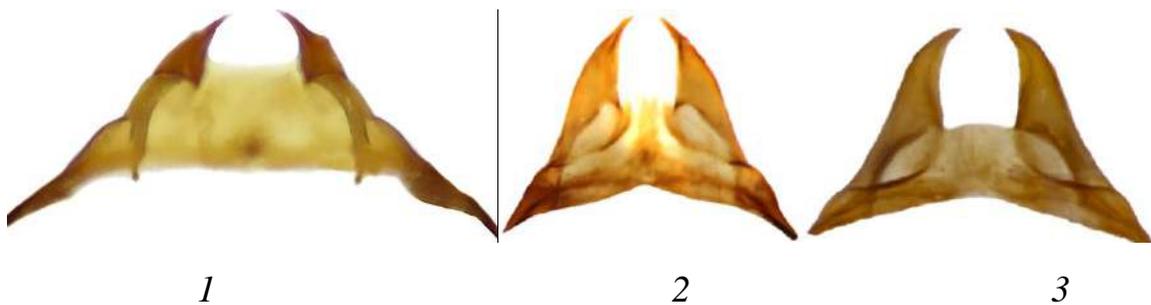


Рисунок В.30. Тегумены *M. menetriesi*. 1 – Казахстан, Хребет Манрак; 2 – Бурятия, Гусиное; 3 – Камчатка.

–. Длина зубцов суббункуса явно меньше половины длины тегумена (рисунок В.31), испод желтоватых тонов. Каудальный отросток вальвы с обособленным вентральным зубцом, не лопатообразный (рисунок В.32, 1, 2), иногда вентральный

зубец редуцирован (рисунок В.32, 6). Эдеагус без остиум-киля (рисунок В.33).
 Высокогорья Алтайской горной системы России, Казахстана и Монголии, обычно
 не ниже 2000 м.....*M. rebeli* (рисунок В.36–В.37)

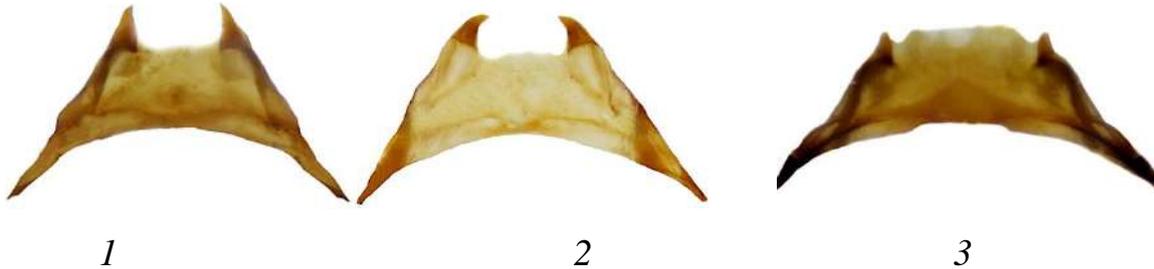


Рисунок В.31. Тегумен *M. rebeli* из разных локалитетов. **1** – Алтай, Чуя, топотип; **2** – Казахстан, оз. Маркаколь; **3** – Монголия, Булган сомон.

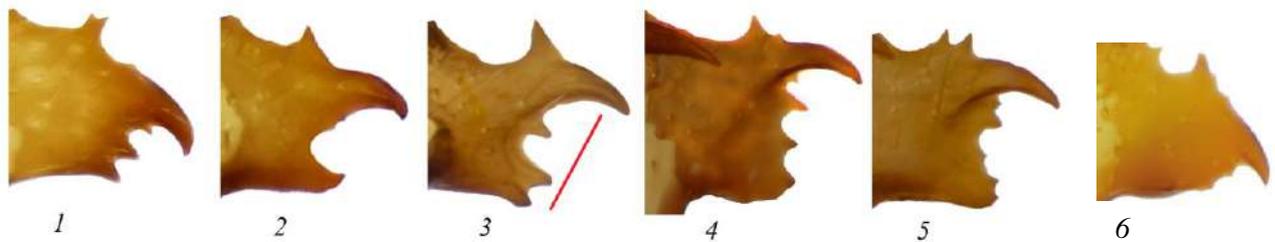


Рисунок В.32. Каудальный отросток вальвы азиатских представителей группы *aurelia*. **1, 6** – *M. rebeli rhea*, Монголия, Алагхайрхан паратип; **2** – *M. rebeli*, Республика Алтай, Чуя, топотип; **3** – *M. menetriesi*, Тува; **4** – *M. menetriesi*, Бурятия, Гусиное; **5** – *M. menetriesi*, Камчатка.



Рисунок В.33. Эдеагус *M. rebeli*. **1** – Монголия, Алагхайрхан; **2** – Алтай, Чуя, топотип;

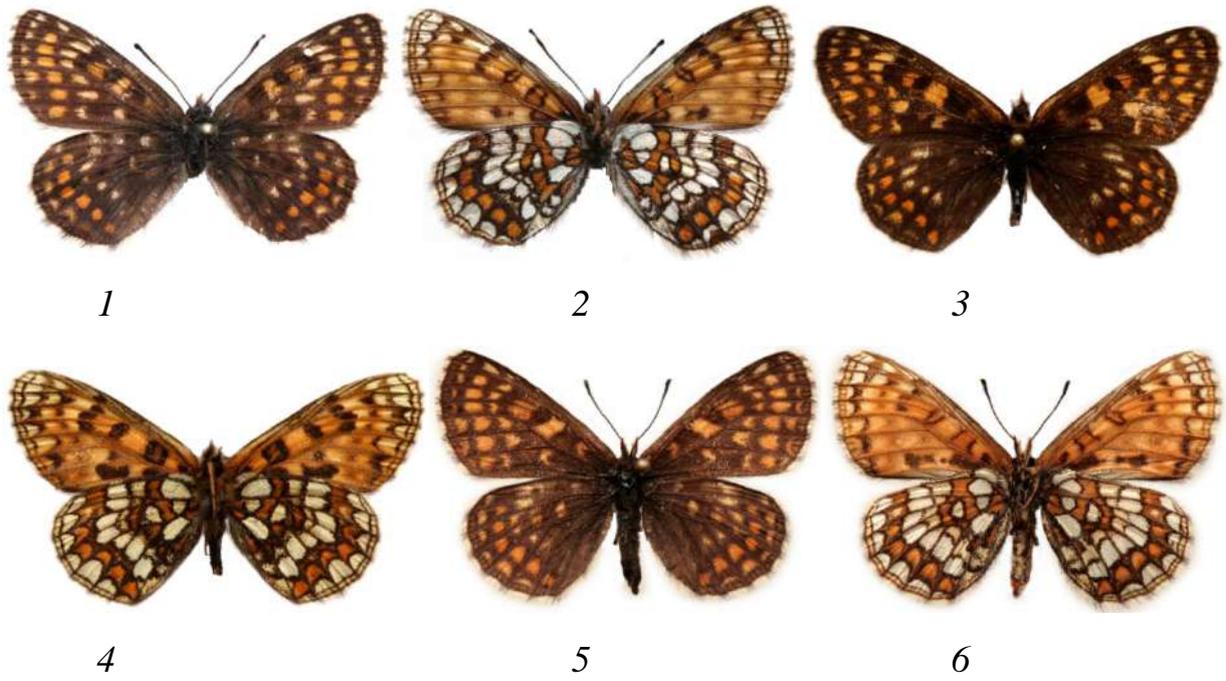


Рисунок В.34. Внешний вид *M. menetriesi* с западных рубежей ареала. **1, 2** – Алтай, Курайский хребет; **3, 4** – хребет Саур, перевал Сайкан, голотип; **5, 6** – хребет Манрак.



1



2



3



4



5



6



7



8

Рисунок В.35. Внешний вид *M. menetriesi* с восточных рубежей ареала. 1, 2 – Бурятия, оз. Гусиное; 3, 4 – Якутия, Батагай; 5, 8 – Камчатка.

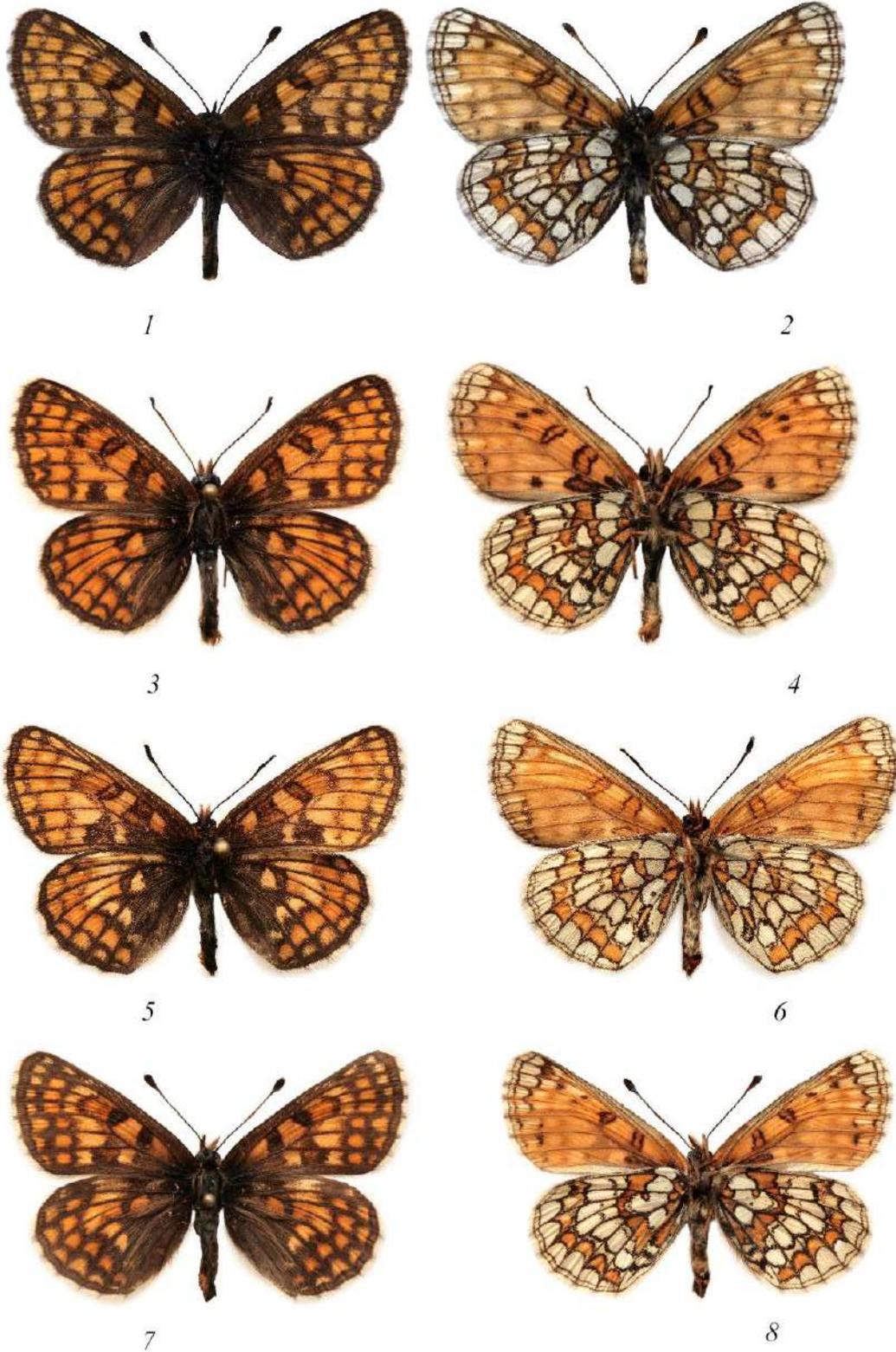


Рисунок В.36. Внешний вид *M. rebeli rhea* (Монголия, хребет Алагхайрхан);
 1, 2 – самец (голотип); 3, 4 – самец (паратип); 5–8 самка (паратипы).

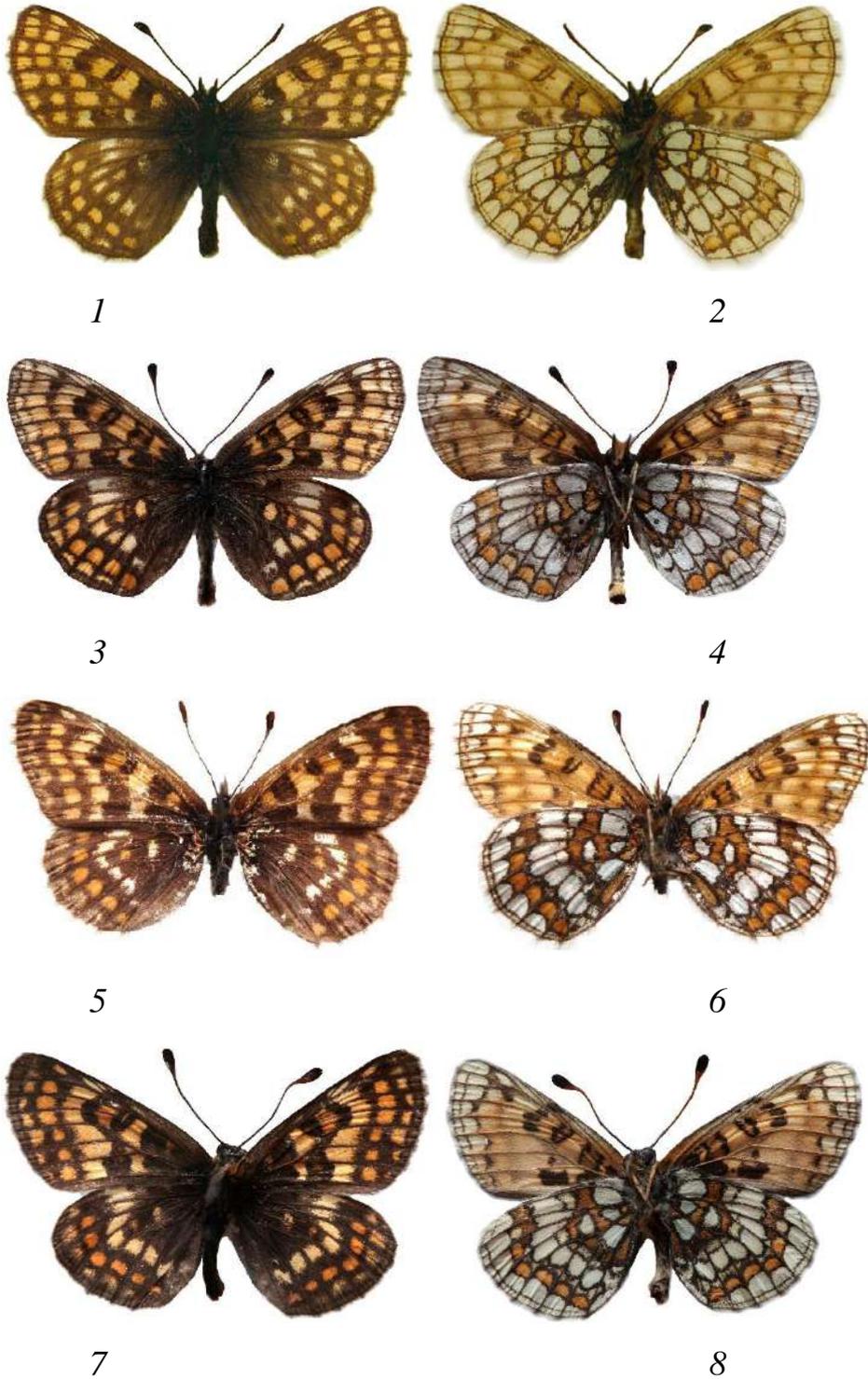


Рисунок В.37. Внешний вид *M. rebeli*. 1, 2 – Алтай, Чуя, голотип; 3, 4 – Алтай, плато Укок; 5, 6 – Казахстан, оз. Маркаколь; 7, 8 – Монголия, Булган сомон.

7 (4). Зубцы субункуса развиты, составляют порядка длины тегумена. Западная Сибирь.....*M. menetriesi* (часть)
 –. Зубцы тегумена не развиты.....8

8 (7) Морула изогнута и направлена вниз (рисунок 38, 3). Северо-Восточный Тянь-Шань. Пятна дискального ряда переднего крыла расширены, испод с расширенной срединной перевязью.....*M. distans* (рисунок В.39)

–. Морула прямая, направлена вверх (рисунок В.25). Эдеагус с длинным и узким остиум-килем. Восточнее Урала встречается в Западной Сибири, Северном и Центральном Казахстане.....*M. aurelia* (часть) (рисунок В.26)



Рисунок В.38. Генитальные структуры самца *M. distans*. 1 – вальва; 2 – тегумен; 3 – эдеагус;



1



2



3



4



5



6

Рисунок В.39. Внешний вид *M. distans*. 1, 2 – Казахстан, р. Баянкол; 3–6 – Китай, долина р. Текес; 5, 6 – голотип.

Скобочный ключ для определения видовой группы шашечниц *Mellicta* по строению гениталий самок

1. Антевагинальная пластинка образует вместе с антрумом характерную структуру грибовидной формы (рисунок В.40). Поствагинальная пластинка значительно выступает за пределы антевагинальной. Дуктус имеет развитый бациллус. Западная Европа.....Группа *parthenoides*, включающая единственный вид *M. parthenoides*



Рисунок В.40. Гениталии самок *M. parthenoides*

- . Сочетание признаков иное.....2
- 2 (1). Дуктус имеет хорошо выраженный бациллус.....3
- . Бациллус отсутствует или же почти не выражен.....Виды группы *aurelia* (часть)
- 3 (2). Поствагинальная пластинка не выступает или слегка выступает за пределы антевагинальной в вершинной части.4
- . Поствагинальная пластинка сильно выступает за пределы антевагинальной в вершинной части. Длина выступающей части составляет не менее трети (часто не менее половины) длины антевагинальной пластинки вместе с антрумом. Структура, образуемая антрумом и антевагинальной пластинкой, округлой (иногда несколько удлиненной) или грушевидной формы..... Виды группы *athalia* (часть)

4 (3). Антрум сужен. Вместе с антевагинальной пластинкой образует грибовидную или грушевидную структуру. Поствагинальная пластинка трапециевидная с выступающими за пределы антевагинальной пластинки заостренными углами, иногда закруглена. Дуктус в своей вершинной части (перед расхождением тяжей бациллуса) без широкой склеротизации..... Виды группы *aurelia* (часть)
 –. Антрум широкий, если сужен, то дуктус в вершинной части имеет широкую склеротизацию (рисунок В.41). Поствагинальная пластинка овальная, овально-трапециевидная, иногда приближается к прямоугольной. Виды, обитающие в Западной Европе или Северной Африке Виды группы *athalia* (часть)

Скобочный ключ для определения видов группы *M. athalia* по гениталиям самок

1. Поствагинальная пластинка в вершинной части лишь слегка выступает за пределы антевагинальной. Виды, обитающие в Западной Европе или Северной Африке2
- . Поствагинальная пластинка заметно выступает за пределы антевагинальной в вершинной части (длина выступающей части, как правило, составляет не менее трети длины антевагинальной пластинки вместе с антрумом).....3
- 2 (1). Дуктус в своей вершинной части (перед расхождением тяжей бациллуса) имеет широкую склеротизацию (рисунок В.41). Западная Европа и Северная Африка.....*M. deione*

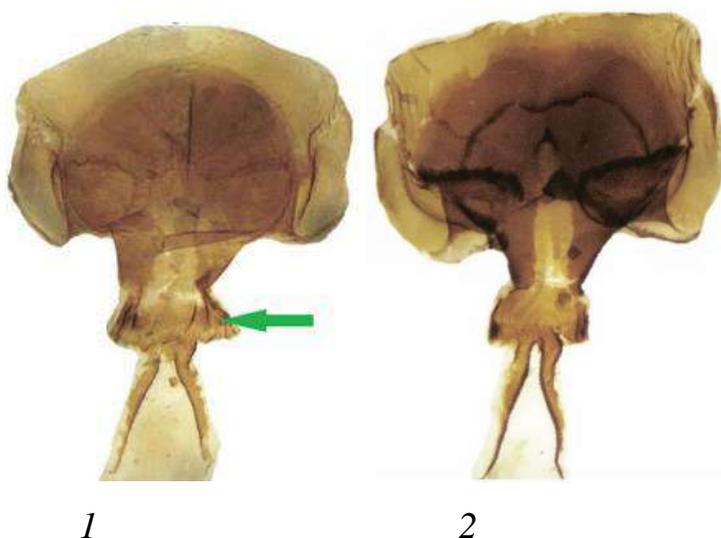


Рисунок В. 41. Гениталии самки *M. deione*. Стрелкой показана широкая склеротизация. *1* – Алжир, Тлемсен; *2* – Испания, Сьерра Невада;

–. Дуктус в своей вершинной части (перед расхождением тяжей бациллуса) без широкой склеротизации (рисунок В.42).....*M. celadussa*

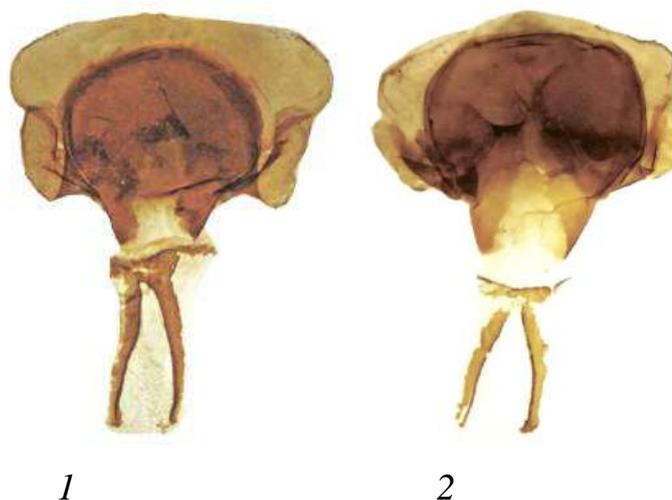


Рисунок В.42. Гениталии самки *M. celadussa*; *1* – Испания, провинция Лерида; *2* – Южная Италия, Калабрия

3 (1). Антрум короткий (рисунок В.43–В.45). Образует совместно с антевагинальной пластинкой структуру округлой формы (иногда несколько удлиненной)4

– Антрум удлиннен и образует совместно с антевагинальной пластинкой грушевидную структуру (рисунок В.46–В.48).....6

4 (3). Длина выступающей части поствагинальной пластинки приблизительно равна длине антевагинальной пластинки вместе с антрумом, иногда превышая ее (рисунок В.43). От Прибайкалья до Японии.....*M. ambigua*.



Рисунок В.43. Гениталии самки *M. ambigua*. Гениталии самок *M. ambigua*. 1

– Хабаровский край, Ульчский р-н (лектотип); 2 – Приморье, Пограничный р-н; 3 – Байкал, хр. Хамар-Дабан.

– Длина выступающей части поствагинальной пластинки заметно меньше длины антевагинальной пластинки вместе с антрумом5

5 (4). Между тяжами бациллуса в месте их расхождения, как правило, имеется перемычка (рисунок В.44, 1), иногда короткая. Верхняя сторона крыльев темная, задние крылья практически полностью затемнены. Турция, Кавказ и Закавказье.....*M. caucasogenita*



Рисунок В.44. Гениталии самки *M. caucasogenita*. Стрелкой показана перемычка. Гениталии самок *M. caucasogenita*. **1** – Армения, г. Горис; **2** – С. Кавказ, г. Теберда; **3** – Грузия, Имеретинский хребет, с. Ликани;

– Тяжи бациллуса, как правило, расходятся из одной точки (рисунок В.45, **1**), но иногда встречается перемычка (рисунок В.45, **2**). При симпатричном обитании с *M. caucasogenita* (Турция, Закавказье) верхняя сторона крыльев всегда светлая.....*M. athalia*



Рисунок В.45. Гениталии самки *M. athalia*. **1** – Грузия, Имеретинский хребет, с. Ликани; **2** – Черниговская обл., окрестности с. Конотоп; **3** – Алтай, окрестности с. Усть-Кокса; **4** – Магаданская обл., Тенькинский р-н.

6 (3). Антрум удлинен (рисунок В.46). Поствагинальная пластинка округло-трапецевидная. Тяжи бациллуса, как правило, расходятся из одной точки; иногда между ними имеется малозаметная перемычка. В корейских популяциях перемычка хорошо развита.....*M. britomartis*



Рисунок В.46. Гениталии самки *M. britomartis*. 1 – Тульская обл., Заокский р-н; 2 – Новосибирская обл., Искитимский р-н; 3 – Пограничный р-н, Южное Приморье; 4 – КНДР, Расон.

–. Антрум квадратной формы (рисунок В.47). Между тяжами бациллуса в месте их расхождения, как правило, имеется хорошо выраженная перемычка. Поствагинальная пластинка округлая. От Западной Сибири до Приморья, локально по сырým местам.....*M. plotina*

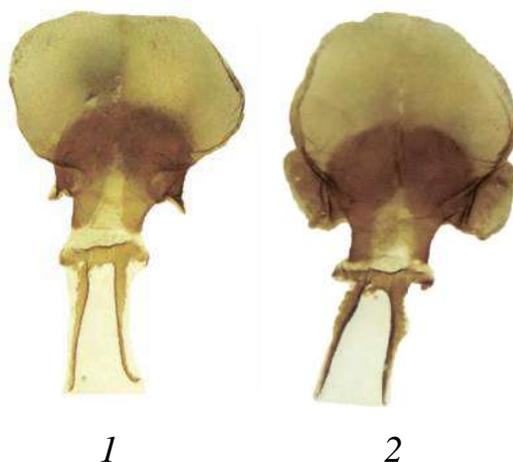


Рисунок В.47. Гениталии самки *M. plotina*. 1 – Иркутская обл., Октябрьский р-н, окр. д. Черемушки; 2 – Амурская обл., г. Свободный;

Скобочный ключ для определения видов группы *aurelia* по гениталиям самок

1. Антрум расширен, его вершина несет мощную склеротизацию в виде двух боковых тяжей, либо склеротизован полностью (рисунок В.48). Дуктус в месте соединения с антрумом также склеротизован, но в своей основной части перепончатый. Джунгарский Алатау.....*M. alatauica*



Рисунок В.48. Гениталии самок *M. alatauica*. 1 – Джунгарский Алатау, Бурчансарытау; 2 – Кульджа.

- . Строение гениталий иное.....2
- 2 (1). Дуктус имеет хорошо выраженный бациллус3
- . Бациллус отсутствует или значительно редуцирован9
- 3 (2). Антевагинальная пластинка вместе с антрумом образует структуру грушевидной формы. Европа4
- . Антевагинальная пластинка образует вместе с антрумом структуру грушевидной или округлой формы. Виды, обитающие восточнее Уральского хребта.....6
- 4 (3). Антрум удлинен. Поствагинальная пластинка с сильно выступающими закругленными боковыми углами, в своей вершинной части выступает за пределы антевагинальной (рисунок В.49). Встречается локально в Альпах и Центральных Апеннинах, 1200–2600 м.....*M. varia*



Рисунок В.49. Гениталии самки *M. varia*. 1 – Италия, провинция Кунео; 2 – Австрия, Тироль.

- . Сочетание признаков иное.....5
 5 (4). Антрум удлинен. Поствагинальная пластинка в своей вершинной части практически не выступает за пределы антевагинальной (рисунок В.50). Очень локальный вид, распространен в Западной Швейцарии, Северо-Восточной Италии и Западной Австрии. 2000-3000 м.....*M. asteria*



Рисунок В.50. Гениталии самки *M. asteria*. Швейцария, Перевал Альбула.

- . Антрум удлинен в различной степени. Поствагинальная пластинка с выступающими боковыми углами, в своей вершинной части слабо выступает (или не выступает вовсе) за пределы антевагинальной (рисунок В.51)
*M. aurelia* (часть)



Рисунок В.51. Гениталии самки *M. aurelia*. 1 – Украина, Винницкая обл.; 2 – Новосибирская обл., Карасук; 3 – Кабардино-Балкария, Безенги.

6 (3). Антрум короткий имеет выраженные границы с антевагинальной пластинкой (рисунок В.54, 1–6).....*M. menetriesi* (часть)

–. Антрум удлинен, имеет слабо различимые границы с антевагинальной пластинкой (рисунок В.52, 53)7

7 (6). Боковые углы поствагинальной пластинки сильно выдаются в стороны (рисунок В.52). Длина антевагинальной пластинки вместе с антрумом, как правило, не превышает или едва превышает ширину. Тянь-Шань*M. distans* (часть)



Рисунок В.52. Гениталии самки *M. distans*. Казахстан, р. Баянол.

- Боковые углы не сильно выдаются в стороны. Длина антевагинальной пластинки вместе с антрумом заметно превышает ширину. Распространение иное. (рисунок В.51).....*M. aurelia* (часть)
- 8 (2). Антрум удлинён, образует вместе с антевагинальной пластинкой единую структуру грушевидной формы9
- Антрум короткий, имеет различимые границы с антевагинальной пластинкой.....10
- 9 (8). Боковые углы поствагинальной пластинки сильно выдаются в стороны. (рисунок В.52) Длина антевагинальной пластинки вместе с антрумом, как правило, не превышает или едва превышает ширину. Северо-Западный Тянь-Шань*M. distans* (часть)
- Боковые углы не сильно выдаются в стороны. Длина антевагинальной пластинки вместе с антрумом заметно превышает ширину (рисунок В.51)*M. aurelia* (часть)
- 10 (8). Антевагинальная пластинка овальная, антрум мощный, расположен на некотором расстоянии от антевагинальной пластинки (рисунок В.53). Поствагинальная пластинка короткая, едва выступает за пределы антевагинальной в вершинной части. Поствагинальная трапециевидная или округлая. Высокогорья Российского Алтая, Восточный Казахстан, Монгольский Алтай*M. rebeli*

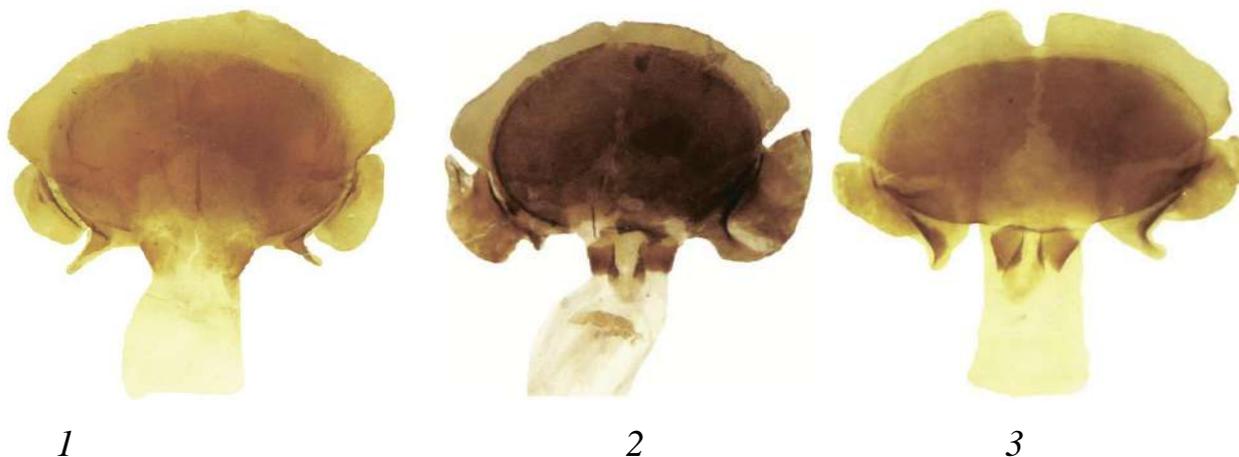


Рисунок В.53. Гениталии самки *M. rebeli*. 1 – Алтай, Северо-Чуйский хребет; 2 – Монголия, Булган сомон; 3 – Алагхайрхан.

–. Антевагинальная пластинка округлой формы, поствагинальная трапециевидная или треугольная, выступает явно (иногда слабо) за пределы антевагинальной, кдуктус иногда имеет зачатки склеротизации. (рисунок В.54).....*M. menetriesi* (часть)

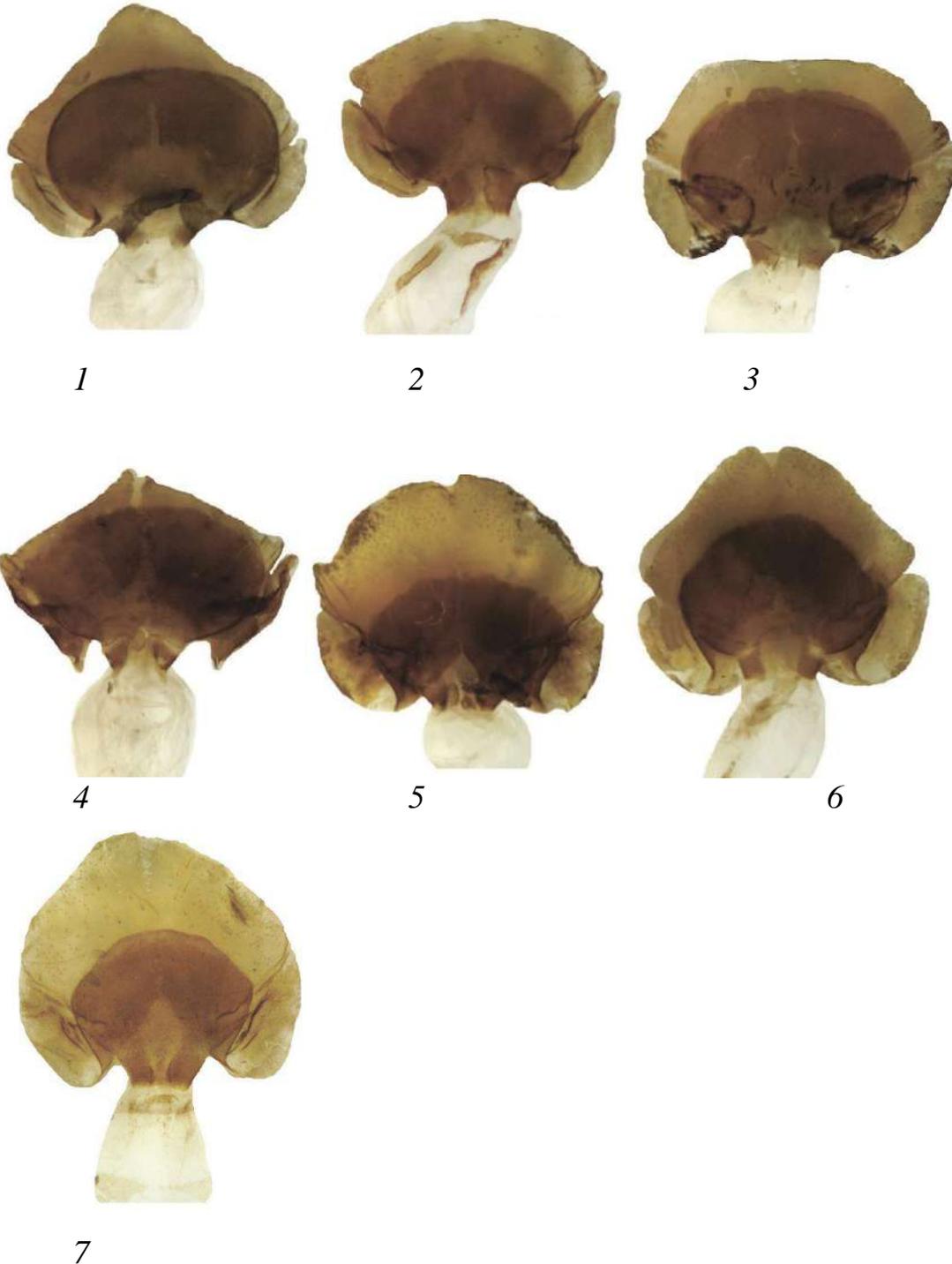


Рисунок В.54. Гениталии самки *M. menetriesi*. **1, 2** – Алтай, с. Акташ; **3, 4** – хребет Саур; **5** – Монголия, Туве аймак; **6** – Магаданская обл., Галимый; **7** – Камчатка.

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Морфологическое описание яиц изученных видов Melitaeini с этикеточными данными и количеством исследованного материала**Подрод *Mellicta*****Группа *athalia***

M. athalia. Оренбургская обл., 12 км южнее п. Кувандык, 16.06.2020, С. Чуркин, 1 экземпляр, 3 яйца; Irkutsk Reg, Kachug Distr., Kachug T. vicinity, 21.06.2023, К. Kolesnichenko, 1 экземпляр 5 яиц.

Яйцо бочонковидное с уплощенной вершиной. Диаметр яйца составляет 500-600 мкм. Скульптура микропилярной области образована 4-5 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 8–10 первичными 5–7-гранными ячейками длиной до 34 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 10–12 мкм. Продольные ребра в количестве 18 штук, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около 0.4-0.5 высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 68-78 мкм.

M. celadussa. Spain, Cadiz prov., Algeciras vic., 50 m, 11-12.05.2014, А. Anischenko, 1 экземпляр, 3 яйца.

Яйцо бочонковидное с уплощенной вершиной. Диаметр яйца составляет 564 мкм. Скульптура микропилярной области образована 5 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 10 первичными 5–7-гранными ячейками длиной до 21 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 12 мкм. Продольные ребра в количестве 24 штук, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около 0.4 высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 55 мкм.

M. ambigua. Иркутская обл., Слюдянский р-н., окр п. Култук, 29.06.2023, К. Колесниченко, 1 экземпляр, 7 яиц.

Яйцо бочонковидное с уплощенной вершиной. Диаметр яйца составляет 520–530 мкм. Скульптура микропилярной области образована 5 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 7–9 первичными ячейками, преимущественно 5-6-гранными, в единичных случаях попадаются 7–8-гранные. Длина первичных ячеек до 25 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 8–8.5 мкм. Продольные ребра в количестве 19 штук, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около 0.4 высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 71 мкм

M. britomartis. Irkutsk Reg, Kachug Distr., Kachug T. vicinity, 21.06.2023, K. Kolesnichenko, 2 экземпляра, 6 яиц.

Яйцо бочонковидное с уплощенной вершиной. Диаметр яйца составляет 530–552 мкм. Скульптура микропилярной области образована 5 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 10–12 первичными 5–7-гранными ячейками длиной до 23 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 6.5–7.5 мкм. Продольные ребра в количестве 19 штук, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около 0.4 высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет до 80 мкм.

Группа *aurelia*

M. aurelia. Новосибирская обл., Карасукский р-н, окр. с. Троицкое, 10-11.07.2013, М.Г. Буш leg., 1 экземпляр, 4 яйца.

Яйцо овальной формы. Диаметр яйца составляет 630 мкм. Скульптура микропилярной области образована 4–5 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 11 первичными 5–6-гранными ячейками длиной до 26 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 9.2 мкм. Продольные ребра в количестве 21 штуки, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около 0.3 высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 60 мкм.

M. menetriesi. Irkutsk Reg, Kachug Distr., Kachug T. vicinity, 21.06.2023, K. Kolesnichenko, 1 экземпляр, 3 яйца; Altai Reg., Kosh-Agach Distr., S slopes of Kurai Mts., 8 km NNW Ortolyk v, K. Kolesnichenko, 1 экземпляр, 3 яйца.

Яйцо овальной формы. Диаметр яйца составляет 630-690 мкм. Скульптура микропилярной области образована 5 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 10–12 первичными 5–7–гранными ячейками длиной до 27 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 9–11 мкм. Продольные ребра в количестве 19–21 штуки, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около 0.3 высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет до 88 мкм.

M. rebeli. Altai, Altai Reg., Kosh-Agach Distr., spurs of Sailugem Mts., Kalanegir R., 2400-2500 m., 20-21.07.2021, K. Kolesnichenko, 1 экземпляр, 3 яйца.

Яйцо овальной формы. Диаметр яйца составляет 620–660 мкм. Скульптура микропилярной области образована 4–5 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 7–10 первичными 5–8–гранными ячейками длиной до 47 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 7.5–10 мкм. Продольные ребра в количестве 22–23 штуки, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около 0.3–0.4 высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет до 70 мкм.

M. rebeli rhea. Mongolia, Govi-Altai aimak, Mongolian Altai (south. sl.), Alag Khairkhan Mts. 2650-2900 m, 5-7.07.2004, Churkin S, leg, 1 экземпляр, 3 яйца.

Яйцо овальной формы. Диаметр яйца составляет 600 мкм. Скульптура микропилярной области образована 4–6 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 8–10 первичными 5–7–гранными ячейками длиной до 30 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 8 мкм. Продольные ребра в количестве 21–22 штуки, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около 0.3 высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет до 88 мкм.

Группа *parthenoides*

M. parthenoides. France, Languedoc-Roussillon, Laroque de Fa, Col de Cascagne, Aude, 20.05.2021, 1 экземпляр, 2 яйца; HISPANIA ORIENT. Prov. Cuenca, Serrania de Cuenca: vic. Uha. 1200 m. 15.7.74, leg. C. u. S. Naumann, 1 экземпляр, 2 яйца.

Яйцо бочонко-грушевидной формы, с узким уплощенным апексом. Диаметр яйца составляет 550 мкм. Скульптура микропилярной области образована 5 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 8 первичными 5–6–гранными ячейками длиной до 27 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 9 мкм. Продольные ребра в количестве 24 штук, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около половины высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 74 мкм.

Подрод *Melitaea*

M. cinxia. Алтайский край, Троицкий р-н, 6 км С с. Троицкое, 08.07.2021, К. Колесниченко, 2 экземпляра, 4 яйца.

Яйцо овальной формы. Диаметр яйца составляет 558 мкм. Скульптура микропилярной области образована 5 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 11 первичными 4–6–гранными ячейками длиной до 24 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 7.6 мкм. Продольные ребра в количестве 21 штуки, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние 0.35 от высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 52 мкм.

M. diamina. Irkutsk Reg, Kachug Distr., Kachug T. vicinity, 21.06.2023, К. Колесниченко, 2 экземпляра, 5 яиц.

Яйцо яйцевидной формы. Диаметр яйца составляет 640 мкм. Скульптура микропилярной области образована 5 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 9 первичными 5–6–гранными ячейками длиной до 15 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 10.5 мкм. Продольные ребра в количестве 23 штуки, ограничивающие микропилярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около половины от высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 71 мкм.

M. phoebe. Омская обл., 11 км ЮВ г. Калачинск, 07.07.2021, К. Колесниченко, 2 экземпляра, 3 яйца.

Яйцо бочонковидной формы. Диаметр яйца составляет 550 мкм. Скульптура микропилярной области образована 5–6 рядами ячеек. Микропилярная розетка образована 11 первичными 5–6–гранными ячейками длиной до 15 мкм. Микропиле

округлой формы, диаметром 10 мкм. Продольные ребра в количестве 20 штук, ограничивающие микропиллярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около 0.4 от высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 80 мкм.

M. didyma. Ульяновская обл., 5 км С пос. Новоспасское, 04.07.2021, К. Колесниченко, 2 экземпляра, 4 яйца.

Яйцо сферическое, слегка приплюснуто в микропиллярной области. Диаметр яйца составляет 748 мкм. Скульптура микропиллярной области образована 5 рядами ячеек. Микропиллярная розетка образована 7 первичными 5–7-гранными ячейками длиной до 13 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 7.5 мкм. Продольные ребра в количестве 21 штуки, ограничивающие микропиллярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние 0.3 от высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 84 мкм.

M. robertsi. Iran, Razavi-Khorasan Province, Khezri Dasht-e Beyaz area, 3.05.2017, К. Kolesnichenko, 1 экземпляр, 3 яйца.

Яйцо вытянутой овальной формы. Диаметр яйца составляет 580 мкм. Скульптура микропиллярной области образована 4–5 рядами ячеек. Микропиллярная розетка образована 10 первичными 5–7-гранными ячейками длиной до 22 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 9 мкм. Продольные ребра в количестве 20 штук, ограничивающие микропиллярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около трети высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 60–65 мкм.

Род *Euphydryas*

Euphydryas aurinia. S. Tuva, 13.06.2022. Ubsunur Hollow, Khorumnug-Taiga Mts., Dyuev-Alyr R., 10 km NNE Moren v. 1450-1600 m. Kolesnichenko K.A. leg, 2 экземпляра, 4 яйца; Irkutsk Reg, Kachug Distr., Kachug T. vicinity, 21.06.2023, К. Kolesnichenko, 2 экземпляра, 6 яиц.

Яйцо бочонковидное с плоским апексом. Диаметр яйца составляет 540–575 мкм. Скульптура микропиллярной области образована 4–5 рядами ячеек. Микропиллярная розетка образована 7–12 первичными 5–7-гранными ячейками

длиной до 37 мкм. Микропиле округлой формы, диаметром 6–9 мкм. Продольные ребра в количестве 16–17 штук, ограничивающие микропиллярную область, одинаковой ширины, опускаются на расстояние около половины высоты яйца. Расстояние между ребрами составляет 70–100 мкм.

ПРИЛОЖЕНИЕ Д
Видовые группы подрода *Mellicta*

Виды группы *parthenoides*

1. *Melitaea (Mellicta) parthenoides* Keferstein, 1851

Португалия, Испания, Франция, Юго-западная Германия, Швейцария,
Северо-западная Италия;

Типовая местность: Франция, Суси.

Виды группы *athalia*

1. *Melitaea (Mellicta) athalia* (Rottenburg, 1775)

spp. *athalia* Rottenburg, 1775. От Южной Англии до Алтая;

Типовая местность: окрестности Парижа.

spp. *norvegica* Aurivillius, 1888. Север Европы;

Типовая местность: Норвегия, Довре.

spp. *lucifuga* Fruhstorfer, 1917. Юго-восточная Европа;

Типовая местность: Россия, Саратов.

spp. *reticulata* Higgins, 1955. Алтай;

Типовая местность: Россия, Центральный Алтай.

spp. *tinica* Fruhstorfer, 1910. От Южной Сибири до Амура;

Типовая местность: Россия, Иркутск.

spp. *hyperborea* Dubatolov, 1997. Магадан, Камчатка;

Типовая местность: Магаданская область, Верхний Сеймчан.

2. *Melitaea (Mellicta) caucasogenita* Verity, 1930

Кавказ, Закавказье, Северо-Восточная Турция;

Типовая местность: Ханлар, Азербайджан.

3. *Melitaea (Mellicta) ambigua* Menetries, 1859

ssp. ambigua Menetries, 1859. Низовья р. Амур, южная часть Зейско-Буреинского нагорья и центральная часть о-ва Сахалин;

Типовая местность: Хабаровский край, Ульчский р-н, южнее села Софийск, восточнее села Калиновка, мыс Джай.

ssp. kenteana (Staudinger 1897). Горные и равнинные области южного Забайкалья, за исключением его самой западной части (хребет Хамар-Дабан);

Типовая местность: окрестности поселка Большая Кудара на Малханском хребте.

ssp. sayanskalpina (Verity 1940). Восточный Саян, хребет Хамар-Дабан и Баргузинская котловина, горы, окаймляющие Хубсугульскую котловину;

Типовая местность: Восточный Саян, окрестности поселка Монды, гора Хулугайша, 2600 м.

ssp. nippona (Butler 1878). Япония: префектура Нагано о-ва Хонсю также о-ва Хоккайдо и Кюсю;

Типовая местность: окрестности Нагасаки, Кюсю, Япония.

ssp. mandschurica (Fichen 1887). Среднее течение р. Амур от Благовещенска до Хабаровска, Южное Приморье, п-ов Корея, сопредельные с Россией территории северо-восточного Китая;

Типовая местность: провинция Kangwon, Северная Корея.

ssp. kurmaevi Kolesnichenko, Bush, 2015. Известен только из бассейна реки Яна в Якутии;

Типовая местность: Республика Якутия, район с. Батагай, восточная терраса р. Яна.

4. *Melitaea (Mellicta) britomartis* Assman, 1847

ssp. britomartis Assmann, 1847. От Европы до Алтая;

Типовая местность: Вроцлав, р. Одра (Польша).

ssp. aureliaeformis Verity, 1916. Северная Италия;

Типовая местность: Италия, Турин.

ssp. *amurensis* Staudinger, 1892. От Алтая до Приморья;

Типовая местность: Сучан.

ssp. *elenae* Yakovlev, 2007. Западная Монголия;

Типовая местность: Западная Монголия, аймак Ховд, хр. Аршантын-Нуруу.

ssp. *latefascia* Fixsen, 1883. Корейский полуостров;

Типовая местность: Корея.

5. *Melitaea (Mellicta) plotina* Bremer, 1861

ssp. *plotina* Bremer, 1861. Приамурье, Приморье, Северо-Восточный Китай, Корея;

Типовая местность: Уссури, Буреинские горы.

ssp. *pacifica* Verity, 1932. Байкал, Забайкалье;

Типовая местность: Кяхта (Троицкосавск).

spp. *standeli* Dubatolov, 1997. Западная Сибирь, Алтай.

Типовая местность: окр. д. Мельничиха Новосибирской области.

6. *Melitaea (Mellicta) celadussa* Fruhstorfer, 1910

Юго-Западная Европа;

Типовая местность: Испания, Сьерра-Невада, Ланхарон.

7. *Melitaea (Mellicta) deione* (Geyer, 1832)

ssp. *deione* Geyer, 1832. Юго-Западная Европа;

Типовая местность: Франция, Экс-Ан-Прованс.

ssp. *nitida* Obertür, 1909. Локально Северо-Восточный Марокко, Северо-Западный Алжир;

Типовая местность: Алжир, Себду.

Виды группы *aurelia*

1. *Melitaea (Mellicta) varia* Herrich-Schaeffer, 1851

Альпы и Центральные Апеннины;

Типовая местность: Швейцария, Граубюнден.

2. *Melitaea (Mellicta) asteria* Freyer, 1828

Очень локально в восточной Швейцарии, северо-восточной Италии и западной Австрии;

Типовая местность: Швейцария, Кур.

3. *Melitaea (Mellicta) aurelia* Nickerl, 1850

ssp. *aurelia* Nickerl, 1850. Центральная и Восточная Европа, Средний и Южный Урал, юг Западной Сибири, Северный и Центральный Казахстан;

Типовая местность: Германия, Эрланген.

ssp. *ciscaucasica* Ryabov, 1926. Кавказ;

Типовая местность: Северная Осетия, окрестности Ларса.

ssp. *petricola* Nekrutenko, 1978. Крым;

Типовая местность: Крым, г. Ай-Петри, 1200 м.

4. *Melitaea (Mellicta) distans* (Higgins, 1955)

Северо-Западный Тянь-Шань, бассейны рек Текес и Баянкол.

Типовая местность: Китай, устье р. Кок-Терек.

5. *Melitaea (Mellicta) menetriesi* Caradja, 1895

ssp. *westsibirica* [Korshunov et Dubatolov], 1998. Западная Сибирь;

Типовая местность: д. Новый Шарап, Ордынского района Новосибирской области.

ssp. *saurica* Yakovlev, 2007. Алтае-Саянская горная страна;

Типовая местность: Саур, перевал Сайкан.

ssp. *centralasiae* Wnukowsky, 1929

Забайкалье, восточная часть Монголии;

Типовая местность: Кентей [окрестности деревни Большая Кудара вблизи Малханского хребта].

ssp. *kolymskya* Higgins, 1955. Северная Якутия, Чукотка, Магаданская область;

Типовая местность: Якутия, Среднеколымск.

ssp. *menetriesi* Caradja, 1895. Камчатский полуостров.

Типовая местность: Камчатка.

6. *Melitaea (Mellicta) rebeli* Wnukowsky, 1929.

ssp. *rebeli* Wnukowsky, 1929. Высокогорья Алтая, оз. Маркаколь в Восточном Казахстане;

Типовая местность: р. Чуя, Юго-Восточный Алтай.

ssp. *rhea* (Churkin et Devyatkin, 2005). Юго-Западная Монголия;

Типовая местность: хребет Алагхайрхан Монгольского Алтая.

7. *Melitaea (Mellicta) alatauica* Staudinger, 1881.

Джунгарский Алатау, Юго-Восточный Казахстан и сопредельные территории Китая;

Типовая местность: Джунгарский Алатау.

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Данные полученных нуклеотидных последовательностей

Фрагмент гена COI (658 п.н.)

Группа *athalia**M. athalia*

#M athalia Volg185

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
TACTCCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
AATAATATATCATTTGATCAAATACSTTTATTTGTTTGAGCTGTGGGTATTAC
AGCTCTCTTATTATTATTATCTTTACCGGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
TTCTTACCGATCGAAATATTAATACSTCATTTCTTTGACCCAGCCGGGGGAGG
TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#M athalia Volg186

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
TGGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
TACTCCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
AATAATATATCATTTGATCAAATACSTTTATTTGTTTGAGCTGTGGGTATTAC
AGCTCTCTTATTATTATTATCTTTACCGGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
TTCTTACCGATCGAAATATTAATACSTCATTTCTTTGACCCAGCCGGGGGAGG
TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#M athalia Vinnitsa 9

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 GTTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATAACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTGGGTATTAC
 AGCTCTCTTATTATTATTATCTTTACCGGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGGGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B032 M athalia Russia Moscow

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 GTTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATAACGTATT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTCTTATTATTATTATCTTTACCGGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGGGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B033 M athalia Russia Kostroma

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 GTTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAACG

GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGGGCTATTAATTTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTGGGTATTAC
 AGCTCTCTTATTATTATTATCTTTACCGGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGGGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B034 M *athalia* Russia Kostroma

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 GTTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAATCCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAACG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGGGCTATTAATTTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTGGGTATTAC
 AGCTCTCTTATTATTATTATCTTTACCGGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGGGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B035 M *athalia* Russia Moscow

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 GTTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAATCCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTCTTATTATTATTATCTTTACCGGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGGGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B041 M caucasogenita Georgia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATCGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 GTTAGGAGCTCCTGATATAGCTTTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTCGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTA
 CAGCTCTCTTATTATTATTGTCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCATA
 CTTCTTACCGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B043 M caucasogenita Georgia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATCGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 GTTAGGAGCTCCTGATATAGCTTTCCCCCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTCGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTA
 CAGCTCTCTTATTATTATTGTCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCATA
 CTTCTTACCGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B042 M caucasogenita Georgia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATCGGAGGATTTGGAAATTGATTAATTCCTTTAAT
 GTTAGGAGCTCCTGATATAGCTTTCCCCCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTCGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTA
 CAGCTCTCTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCATA
 CTTCTTACCGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#M caucasogenita FJ462239 1

 TGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTAGACTTTTAATTCGAACTGAATTAG
 GAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGATCAAATTTATAATACTATTGTAAC
 AGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTATAGTTATACCTATTATAATCGGAG
 GATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAATGTTAGGAGCTCCTGATATAGCTTT
 CCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGATTACTCCCCCCTCACTAATTTTAT
 TAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATGGAGCAGGAACAGGATGAACAGTTT
 ACCCCCCACTTTTCATCTAATATTGCTCATAGAGGATCATCTGTTGATTTAGC
 AATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTTTCATCAATCTTAGGAGCTATTAATT
 TTATTACTACAATTATTAATATACGTGTTAATAATATATCATTTCGATCAAAT
 ACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTACAGCTCTCTTATTATTATTGTCTT
 TACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCATACTTCTTACCGATCGAAATATTA
 TACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGANNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNN
 NNNNNTTT

M. britomartis

#M britomartis 171

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCCCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTCGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#M britomartis 12

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAATTCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATAACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#M britomartis Che052

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAATTCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATAACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#EULEP1018-15 M britomartis Romania

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAATTCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG

GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B001 M britomartis Russia Zabaikalski Krai

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAATTCCCCCTTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B007 M britomartis Russia Primorye

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAATTCCCCCTTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTGGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B011 *M. britomartis* Russia Buryatia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATAACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCGGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B012 *M. britomartis* Russia Buryatia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATAACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCGGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B013 *M. britomartis* Russia Buryatia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCGGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B014 M *britomartis* Russia Buryatia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCGGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B015 M *britomartis* Kazakhstan

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B019 M *britomartis* Russia Altai

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAGTTCCCCCTTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B020 M *britomartis* Russia Altai

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAGTTCCCCCTTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTATT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B021 M *britomartis* Russia Altai

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAGTTCCCCCTTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTATT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B022 M britomartis Russia Altai

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTATT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B023 M britomartis Russia Altai

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B024 M britomartis Russia Belgorod

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGGGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B026 M britomartis Russia Belgorod

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCCCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B027 M britomartis Russia Belgorod

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTGGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 GCTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B028 M britomartis Russia Belgorod

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#A003 M britomartis Irkutsk

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCGGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#A005 M *britomartis* Irkutsk

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAGTCCCCCTTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCGGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#A007 M *britomartis* Krasnoyarsk

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAGTCCCCCTTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#A008 M *britomartis* Krasnoyarsk

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAGTCCCCCTTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#A009 M *britomartis* Krasnoyarsk

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
TTACTCCCCCTTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTATTTGAGCTGTAGGTATTAC
AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B029 M *britomartis* Mongolia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
TTACTTCCCCCTTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B030 *M. britomartis* Mongolia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONTTTTCACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B031 *M. britomartis* Mongolia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAAACATCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONnnnnnnnnnnnnnnnnnnCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATGGAGC
 AGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCATAGA
 GGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTTTCATC
 AATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTTAAT
 AATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTACAG
 CTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATACTT
 CTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGGTG
 ATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B1001 *M. britomartis elenae* Mongolia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONTTTTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B1002 *M. britomartis eleanae* Mongolia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCTGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B1003 *M. britomartis elenae* Mongolia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B016 *M. britomartis elenae* Mongolia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONTTTTACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B017 *M. britomartis elenae* Mongolia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONTTTTACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#B018 *M. britomartis elenae* Mongolia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONTTTTACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTCTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGATCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

M. ambigua

#B1008 M ambigua Russia Primorye

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGGGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAATCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAACATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATA
 CTTCTTACTGATCGAAACATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#B037 M ambigua Russia Buryatia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTAATCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAACATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGAATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATA
 CTTCTTACTGATCGAAACATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#A001 M ambigua Irkutsk

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCTCCACTTTCATCTAACATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATA
 CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#A002 M ambigua Irkutsk

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCTCCACTTTCATCTAACATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATA
 CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#B039 M ambigua Russia Yakutia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCTCCACTTTCATCTAACATTGCTCA

TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTGTTTGTGGAGCCGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTA
 CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#B044 M ambigua Russia Yakutia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTA
 TACTCCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCTCCACTTTCATCTAACATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTGTTTGTGGAGCCGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTA
 CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#B036 M ambigua Russia Buryatia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTA
 TACTCCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAACATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGTGGAGCCGTAGGAATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTA
 CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#B038 M ambigua Russia Buryatia

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAACATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGAATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATA
 CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#B002 M ambigua Russia Primorye

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGTGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAACATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACCACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATA
 CTTCTTACTGATCGAAACATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#B004 M ambigua Russia Primorye

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGTGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTnnnnnTTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATGGA
 GCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAACATTGCTCATA

GAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTTCA
 TCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACCACAATTATTAATATACGTGTTA
 ATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGATCGAAACATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAGG
 TGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#B003 M ambigua Russia Primorye

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAACATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATA
 CTTCTTACTGATCGAAACATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACACTTATTT

#M ambigua Japan LC279455 1

AACATTATATTTTTTATTTGGTGCTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCCCTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCCTCACTAATTTTATTAACTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAACATTGCTCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCGTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATA
 CTTCTTACTGATCGAAACATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCT-----

M. plotina#B006 *M. plotina* Russia Primorye

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATGTTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGTGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCTTTCATTATAATTTTTTTTA
 TAGTAATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TACTCCCCCCTCATTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATCGCCCA
 TAGAGGATCATCCGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATTTTAGGAGCTATTAATTTTATTACCACAATTATCAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGAGG
 AGATCCTATTTTATACCAACATTTATTT

#B1004 *M. plotina* Russia Promorye

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGGAACCCTGGATCTTTAATTGGTGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTAATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TACTCCCCCCTCATTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATCGCTCA
 TAGAGGATCATCCGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATTTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATCAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTGGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGAGG
 AGATCCTATTTTATACCAACATTTATTT

#M *plotina* FJ462277 1

AACATTATATTTTATTTGGTGCTTGAGCAGGTATGTTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGGTCTTTAATTGGTGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCTTTCATTATAATTTTTTTTA
 TAGTAATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAACATAAGATTTTGA
 TACTCCCCCCTCATTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG

GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATCGCCCA
 TAGAGGGTCATCCGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATTTTAGGAGCTATTAATTTTATTACCACAATTATCAATATACGTGTT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTAC
 AGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATAC
 TTCTTACTGACCGAAATATTAATACCTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGAGG
 AGATCCTATTTTATACCAACATTTATTT

M. celadussa

#M celadussa MW503420 1

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATCATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCCCCTGACATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTGCTCCCCCCTCATTAACTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCCAATATTGCCC
 ATAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATT
 TCATCAATTTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTAT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTCTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATA
 CTTCTTACCGACCGAAATATTAACACCTCATTCTTTGATCCAGCTGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#M celadussa MW503076 1

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTCA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCCGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATCTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCCCCTGACATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTGCTCCCCCCTTACTAATCTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCCAATATTGCCCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATTT
 CATCAATTTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTATT
 AATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTTTGAGCCGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTCTACCAGTATTAGCTGGGGCAATTACTATA
 CTTCTTACCGACCGAAATATTAACACCTCATTCTTTGATCCAGCTGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

M. deione

#M deione MN144813 1

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATGCTAGGAACTTCTCTTA
GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
TCAAATTTATAATACCATTGTAACAGCTCATGCCTTTATTATAATTTTCTTTA
TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTCGGAAATTGATTAGTTCCCCTAAT
ATTAGGAGCCCCTGATATAGCATTCCCCCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
CTACTCCCCCCTCATTAAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTGGAAAATG
GAGCAGGGACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCTTTACATTTAGCGGGAATTT
CATCAATCTTAGGGGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAACATACGTATT
AATAATATATCATTTGATCAAATACCCTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTA
CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCGGTATTAGCTGGAGCAATTAATA
CTTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGATCCAGCCGGAGGAG
GTGATCCTATTTTATACCAACATTTATTT

#M deione MN144397 1

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATGCTAGGAACTTCTCTTA
GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
TCAAATCTATAATACCATTGTAACAGCTCATGCCTTTATTATAATTTTCTTTA
TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTCGGAAATTGATTAGTTCCCCTAAT
ATTAGGAGCCCCTGATATAGCATTCCCCCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
CTACTCCCCCCTCATTAAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
GAGCAGGGACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCTTTACATTTAGCGGGAATTT
CATCAATCTTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAACATACGTATT
AATAATATATCATTTGATCAAATACCCTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTA
CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCGGTATTAGCTGGAGCAATTAATA
CTTCTTACTGACCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGATCCAGCCGGAGGAG
GTGATCCTATTTTATACCAACATTTATTT

Группа *parthenoides**M. parthenoides*

#M parthenoides MW500392 1

AACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCRGGTATATTAGGAACTTCWCTT
AGACTTTTAATTCGAACTGAATTGGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATG
ATCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTT
ATAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAA
TATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTCTG
ATTACTTCCCCATCATTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAAT
GGAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCTC
ATAGAGGATCATCCGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAAT
CTCCTCAATTTTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTA
TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTCTATTTGTATGAGCTGTAGGAAT
CACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTA
TACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTTTTTTGACCCAGCCGGAGG
AGGTGATCCCATTTTATACCAACATTTATTT

#M parthenoides MN145245 1

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
GACTTTTAATTCGAACTGAATTGGGGAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTCTGA
TACTTCCCCATCATTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
TAGAGGATCATCCGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATCT
CCTCAATTTTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTATT
AATAGTATATCATTTGATCAAATACCTCTATTTGTATGAGCTGTAGGAATCA
CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTA
CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTTTTTTGACCCAGCCGGAGGAG
GTGATCCCATTTTATACCAACATTTATTT

#M parthenoides MN139835 1

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATCTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
GACTTTTAATTCGAACTGAATTGGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAAATGA
TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCTTTTATTATAATTTTTTTTA
TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT

ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTCTGA
 TTACTIONCCCCATCATTAAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 TAGAGGATCATCCGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATCT
 CCTCAATTTTAGGAGCTATTAACCTTTATCACTACAATTATTAATATAACGTATT
 AATAATATATCATTGATCAAATACCTCTATTTGTATGAGCTGTAGGAATCA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTAATA
 CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACCTCATTTTTTTGACCCAGCCGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATACCAACATTTATTT

Группа aurelia

M. varia

#M varia MW503552 1

TACCTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAAATACTATTGTAACAGCTCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTCGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCATCACTAATTTTACTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCCCCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACCACAATTATTAATATAACGTGT
 TAATAATATATCTTTTGTATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTAATA
 CTTCTTACCGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#M varia MW503458 1

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAAATACTATTGTAACAGCTCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCATCACTAATTTTACTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCCCCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACCACAATTATTAATATAACGTGT
 TAATAACATATCTTTTGTATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATTA

CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATA
 CTTCTTACCGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#M varia MW501833 1

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ACTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTATCCCCACTTTCATCTAATATTGCCCCA
 TAGAGGATCATCTGTTGATTTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 CCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACCACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAACATATCTTTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATTA
 CAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATA
 CTTCTTACCGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGAG
 GTGATCCTATTTTATATCAACATTTATTT

M. alatauica

#M alatauica 2

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCACGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTCTGA
 TTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTTGATCTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATTT
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGAA
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGATCCAGCTGGAGGA
 GGTGACCCTATTTTATATCAACATTTATTT

#M alatauica 3

TACTTTATATTTTATTTTGGGAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCACGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCCGAATAAATAATATAAGATTCTGA
 TTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATTTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTTGATCTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATT
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGAA
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGATCCAGCTGGAGGA
 GGTGACCCTATTTTATATCAACATTTATTT

M. distans

#M distans 9

TACTTTATATTTTATTTTGGGAATTTGAGCAGGTATGCTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCTGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTAT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTATTTGTTTGTAGCTGTAGGTATTA
 CGGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCATA
 CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGAG
 GTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M distans 10

TACTTTATATTTTATTTTGGGAATTTGAGCAGGTATGCTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

CAGAGGATCATCTGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTAT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCCTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTA
 CGGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCATA
 CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGAG
 GTGATCCTATTCTATAACCAACATTTATTT

#M distans 11

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATGCTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTAATCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCTGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATTACTACAATTATTAATATACGTAT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCCTTATTTGTTTGAGCTGTAGGTATTA
 CGGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCATA
 CTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGAG
 GTGATCCTATTCTATAACCAACATTTATTT

M. asteria

#M asteria MW499937 1

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTAATCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCCTCCGTGGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTAT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCCTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATAACCAACATTTATTT

#M asteria MN143940 1

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATATTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCCTCCGTGGATTTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTAT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M asteria MN139203 1

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCCTCCGTGGATTTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTAT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

M. aurelia

#M aurelia 024 Volgograd

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG

GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M aurelia 172 Volgograd

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M aurelia Kr001 Crimea

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M aurelia Kr008 Crimea

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M aurelia Or222 Orenburg

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

M. aurelia Novosibirsk

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M aurelia Volg039 Volgograd

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M aurelia Volg187 Volgograd

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M aurelia Kr002

TACTTTATATTTTATTTTGGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M aurelia Volg 031

TACTTTATATTTTATTTTGGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M aurelia Volg033

TACTTTATATTTTATTTTGGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

M. menetriesi

Западный комплекс

#M menetriesi westsibirica 21 Novosibirsk Bugotak

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi westsibirica 78 Tomsk Luchanovo

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTCTTTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi 23 Altai Ust-Koksa

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAACCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi Altai 25 Ust-Koksa

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAACCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi 10 Manrak

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAACCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAACCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT

TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi Tuva13 Moren

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCTGTAGATTTAGCAATTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi Tuva 14 Moren

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi Tuva 15 Moren

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi FJ663817 Altai Ongudaysky

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCCGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATATCAACATTTATTT

#M menetriesi FJ663816 Altai Ongudaysky

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCCGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATATCAACATTTATTT

#M menetriesi Irkutsk 85 Kachug

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi Irkutsk 24 Kachug

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi Irkutsk 86 Kachug

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATT

#M menetriesi Irkutsk 26 Kachug

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATT

#M menetriesi Irkutsk 65 Khuzhir

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT

TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi Irkutsk 67 Khuzhir

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATAGCATTTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi Altai 79 Kosh-Agach (Kurray)

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAACCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi Altai 80 Shebalino

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATATCAACATTTATTT

#M menetriesi Altai 81 Kosh-Agach

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAACCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCCTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTGT
 TAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

Восточный комплекс

#M menetriesi 83 Selenge

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCTCTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCTCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCCATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT

ACTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 TACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCCAACATTGCTC
 ATAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAAT
 CTCTTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTA
 TTAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriesi FJ462241 1 Russia Djirga

 TGAGCAGGTATACTAGGAACTTCTCTTAGACTTTTTAATTCGAACTGAATTAG
 GAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGATCAAATTTATAATACTATTGTAAC
 AGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTTATAGTTATACCCATTATAATTGGAG
 GATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAATACTAGGAGCTCCTGATATGGCATT
 TCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGTACTCCCCCATCACTAATTTTAT
 TAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAGATGGAGCAGGAACAGGATGAACAGTTT
 ACCCCCCACTTTCATCCAACATTGCTCATAGAGGATCATCCGTGGATTTAGC
 AATTTTTTCATTACATTTAGCCGGAATCTCTTCAATCCTAGGAGCTATTAATT
 TTATCACTACAATTATTAATATACGTATTAATAATATATCATTGATCAAAT
 ACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATTACAGCTCTTTTATTATTATTATCTT
 TACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATACTTCTTACTGATCGAAATATTA
 TACTTCATTTTTTGACCCAGCTGGAGGAGGTGATCCTATCCTATATCAACAT
 TTATTT

#M menetriesi AF187751 1 Djirga Buryatia Russia

 TGAGCAGGTATACTAGGAACTTCTCTTAGACTTTTTAATTCGAACTGAATTAG
 GAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGATCAAATTTATAATACTATTGTAAC
 AGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTTATAGTTATACCCATTATAATTGGAG
 GATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAATACTAGGAGCTCCTGATATGGCATT
 TCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGTACTCCCCCATCACTAATTTTAT
 TAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAGATGGAGCAGGAACAGGATGAACAGTTT
 ACCCCCCACTTTCATCCAACATTGCTCATAGAGGATCATCCGTGGATTTAGC
 AATTTTTTCATTACATTTAGCCGGAATCTCTTCAATCCTAGGAGCTATTAATT
 TTATCACTACAATTATTAATATACGTATTAATAATATATCATTGATCAAAT
 ACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATTACAGCTCTTTTATTATTATTATCTT
 TACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATACTTCTTACTGATCGAAATATTA

TACTTCATTTTTTTGACCCAGCTGGAGGAGGTGATCCTATCCTATATCAACAT
TTATTT

#M menetriasi 57 Susuman

TACTTTATATTTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCTCTTA
GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
TAGTTATACCCATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
ACTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
TTACTCCCCCATCACTAATTTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCCAACATTGCTC
ATAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAAT
CTCTTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTTATCACTACAATTATTAATATACGTA
TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTAT
ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGATCCAGCTGGAGGA
GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriasi 51 Kamchatka

TACTTTATATTTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCTCTTA
GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGA
TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
TAGTTATACCCATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
ACTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
TTACTCCCCCATCACTAATTTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCCAACATTGCTC
ATAGAGGATCATCCGTGGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAAT
CTCTTCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTTATTACTACAATTATTAATATACGTA
TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTAT
ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTTTTTTGATCCAGCTGGAGGA
GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M menetriasi FJ462267 1 Russia Kamchatka

TGAGCAGGTATACTAGGAACTTCTCTTAGACTTTTAATTTCGAACTGAATTAG
GAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGATGATCAAATTTATAATACTATTGTAAC

AGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTTTATAGTTATACCCATTATAAATTGGAG
 GATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAATACTAGGAGCTCCTGATATGGCATT
 TCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGATTACTCCCCCATCACTAATTTTAT
 TAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATGGAGCAGGAACAGGATGAACAGTTT
 ACCCCCCACTTTCATCCAACATTGCTCATAGAGGATCATCCGTGGATTTAGC
 AATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATCTCTTCAATCCTAGGAGCTATTAATT
 TTATTACTACAATTATTAATATACGTATTAATAATATATCATTGATCAAAT
 ACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATTACAGCTCTTTTATTATTATTATCTT
 TACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACTATACTTCTTACTGATCGAAATATTAA
 TACTTCATTTTTTTGATCCAGCTGGAGGAGGTGATCCTATTCTATACCAACAT
 TTATTT

M. rebeli

#M rebeli Bulgan 1

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG
 TTAATAATATATCATTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTGTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M rebeli Bulgan 2

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG

TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTGTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M rebeli Arshantyn 1

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTGTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M rebeli Arshantyn 2

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTCCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTGTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M rebeli Sailugem 1

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTGTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M rebeli Sailugem 2

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTGTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M rebeli rhea A022

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA

CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTGTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M rebeli rhea A023

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTGTTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M rebeli Ukok 1

TACTTTATATTTTATTTTTGGAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M rebeli Ukok 2

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

#M rebeli Ukok 3

TACTTTATATTTTATTTTGGAAATTTGAGCAGGTATACTAGGAACTTCACTTA
 GACTTTTAATTCGAACTGAATTAGGAAATCCTGGATCTTTAATTGGAGACGA
 TCAAATTTATAATACTATTGTAACAGCCCATGCCTTTATTATAATTTTTTTTA
 TAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCCTTTAAT
 ATTAGGAGCTCCTGATATGGCATTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
 CTACTIONCCCCATCACTAATTTTATTAATCTCCAGAAGAATTGTAGAAAATG
 GAGCAGGAACAGGATGAACAGTTTACCCCCACTTTCATCTAATATTGCTCA
 CAGAGGATCATCCGTAGATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCTGGAATC
 TCATCAATCCTAGGAGCTATTAATTTTATCACTACAATTATTAATATACGTG
 TTAATAATATATCATTTGATCAAATACCTTTATTTGTATGAGCTGTAGGTATT
 ACAGCTCTTTTATTATTATTATCTTTACCAGTATTAGCTGGAGCAATTACCAT
 ACTTCTTACTGATCGAAATATTAATACTTCATTCTTTGACCCAGCTGGAGGA
 GGTGATCCTATTCTATACCAACATTTATTT

Фрагмент гена 18S рРНК

M. aurelia

#M aurelia Novosibirsk 85

CATTGAAACATCGACATTTTCGAACGCACATTGCGGTCCGTGGAGAAACATC
 C-
 AGGACCACTCCTGTCTGAGGGCCGGCTGTATAAATATATGTATCACACTGTA
 CA--
 TTACGTAAATGAATTAATTATTTATGCTTGTACATATGACGGTATCCGTAGG
 TCGGTTAGCGCGTTCGCGCGCGCTTATCACGACTTCGGTCCGTTTAAATATT
 GTTCATGTTTCGATACGGAGCGAAGTGTGTATATATATATATA-----
 CGTGTGTATGTATATCGCGTTTACGTTCGATGCGAGAGCGATTCCGTCTCGCG
 GATTA ACTCTCGCGTACGTAGGCGCGGCTCGACGTTCTCGTCTCAAAGTGG
 ACGACGACGTCCCGCGTCTCTCCGTCCTTTCGGTGACGTCGCGCCTATCGTT-
 GA-AAAAAAA-
 CAACGATATACGCTTCTATATCGACGGTAAACGGAGAGCGATGCGGGCGACG
 TCGCAGTACTTAAGAGATCGCCGAGAGATATGTTGCACGTAAAAA-----
 TATACGCACACGCTTCTATGTATCTTGCTCACGAA----CGAGACG-----
 GACGC-----GCACAGTGTTG-----TCGTCGTC-----
 AGTAGGCGGACTCGACGTCCGAAGAGCGCGTTCGACGCCGACTGAGACGCCG
 ACGACGGGGCATCAGACCCGTCTCGGCGTACCTTCGGCGCCGTCGCGTCGA-
 CGGATATCGCGTCTGCCTCGTTTTTTTTATCGTTGGCCTCAGATCAGGGAGG
 ATCACCCGCCGAATTTAAGCATATTAGTAAG

#M aurelia Crimea 1 (89)

CATTGAAACATCGACATTTTCGAACGCACATTGCGGTCCGTGGAGAAACATC
 C-
 AGGACCACTCCTGTCTGAGGGCCGGCTGTATAAATATATGTATCACACTGTA
 CA--
 TTACGTAAATGAATTAATTATTTATGCTTGTACATATGACGGTATCCGTAGG
 TCGGTTAGCGCGTTCGCGCGCGCTTATCACGACTTCGGTCCGTTTAAATATT
 GTTCATGTTTCGATACGGAGCGAAGTGTGTATATATATATATA-----
 CGTGTGTATGTATATCGCGTTTACGTTCGATGCGAGAGCGATTCCGTCTCGCG
 GATTA ACTCTCGCGTACGTAGGCGCGGCTCGACGTTCTCGTCTCAAAGACG
 ACGACGACGTCCCGCGTCTCTCCGTCCTTTCGGTGACGTCGCGCCTATCGTT-
 GA-
 AAAAAAACAACGATATACGCTTCTATATCGACGGTAAACGGAGAGCGATG
 CGGCGACGTCGCAGTACTTAAGAGATCGCCGAGAGATATGTTGCATGTAAA

AA-----TATACGCACACGCTTCTATGTATCTTGCTCACGAA----CGAGACG-----
 GACGC-----GCACAGTGTTG-----TCGTCGTC-----
 AGTAGGCGGACTCGACGTCCGAAGAGCGCGTCGACGCCGACTCAGACGCCG
 ACGACGGGGCATCAGACCCGTCTCGGCGTACCTTCGGCGCCGTTCGCGTCGA-
 CGGATATCGCGTCTGCCTCGTTTTTTTTTATCGTTGGCCTCAGATCAGGGAGG
 ATCACCCGCCGAATTTAAGCATATTAGTAAG

#M aurelia Crimea 2 (91)

CATTTGAACATCGACATTTTCGAACGCACATTGCGGTCCGTGGAGAAACATC
 C-
 AGGACCACTCCTGTCTGAGGGCCGGCTGTATAAATATATGTATCACACTGTA
 CA--
 TTGCGTAAATGAATTGATTATTTATGCTTGTACATATGACGGTATCCGTAGG
 TCGGTTAGCGCGTTCGCGCGCGCTTATCACGACTTCGGTCCGTTTAAATATT
 GTTCATGTTTCGATACGGAGCGAAGTGTGTATATATATATATA-----
 CGTGTGTATGTATATCGCGTTTACGTTCGATGCGAGAGCGATTCCGTCTCGCG
 GATTA ACTCTCGCGTACGTAGGCGCGGCTCGACGTTCTCGTCTCAAAGACG
 ACGACGACGTCCCGCGTCTCTCCGTCTTTCGGTGACGTCGCGCCTATCGTT-
 GA-
 AAAAAAAAAACAACGATATACGCTTCTATATCGACGGTAAACGGAGAGCGATG
 CGGCGACGTCGCAGTACTTAAGAGATCGCCGAGAGATATGTTGCATGTAAA
 AA-----TATACGCACACGCTTCTATGTATCTTGCTCACGAA----CGAGACG-----
 GACGCA----CGCGCACAGTGTTG-----TCGTCGTC-----
 AGTAGGCGGACTCGACGTCCGAAGAGCGCGTCGACGCCGACTCAGACGCCG
 ACGACGGGGCATCAGACCCGTCTCGGCGTACCTTCGGCGCCGTTCGCGTCGA-
 CGGATATCGCGTCTGCCTCGTTTTTTTTTATCGTTGGCCTCAGATCAGGGAGG
 ATCACCCGCCGAATTTAAGCATATTAGTAAG

M. menetriesi

Западный комплекс

#M menetriesi Tomsk 78

CATTTGAACATCGACATTTTCGAACGCACATTGCGGTCCGTGGAGAAACATC
 C-
 AGGACCACTCCTGTCTGAGGGCCGGCTGTATAAATATATGTATCACACTGTA
 CACATTACGTAAATGAATTAATT---
 TATGCTTGTACATATGACGGTATCCGTAGGTCGGTTAGCGCGTTCGCGCGCGG

CTTATCACGACTTCGGTCCGTTTAAATATTGTTTCATGTTTCGATACGGAGCGA
 AGTGTGTATATATATATACG-----TGTGT--
 ATGTATATAGCGTTTACGTCGATGCGAGAGCGATTCCGTCTCGCGGATTAAC
 TCTCGCGTACGTAGGCGCGGCTCGACGTTCTCGTCTCAAAGACGACGACG
 ACGTCCCGCGTCTCTCCGTCCTTTCGGTGACGTCGCGCCTATCGTT-AA-
 AAAAAAAAAACAACGATATACGCTTCTATATCGACGGTAAACGGAGAGCGATG
 CGGCGACGTCGCAGTACTTAAGAGATCGCCGAGAGATATGTTGCATGTAAA
 AA-----TATACGCACACGCATCGATGTATCTTGCTCACGAA----
 CGACACGACACGAGACGA-----CACGCACAGTGTTG-----TCGTCGTC-----
 AGTAGGCGGACTCGACGTCCGAAGAGCGCGTCGACGCCGACTCAGACGCCG
 ACGACGGGGCATCAGACCCGTCTCGGCGTACCTTCGGCGCCGTCGCGTCGA-
 CGGATATCGCGTCTGCCTCGTTTTTTTTATCGTTGGCCTCAGATCAGGGAGG
 ATCACCCGCCGAATTTAAGCATATTAGTAAG

#M menetriesi Tuva 13

CATTTGAACATCGACATTTTCGAACGCACATTGCGGTCCGTGGAGAAACATC
 C-
 AGGACCACTCCTGTCTGAGGGCCGGCTGTATAAATATATGTATCACACTGTA
 CA--TTACGTAAATGAATTAATT---
 TATGCTTGTACATATGACGGTATCCGTAGGTCGGTTAGCGCGTTCGCGCGCG
 CTTATCACGACTTCGGTCCGTTTAAATATTGTTTCATGTTTCGATACGGAGCGA
 AGTGTGTATATATATATACG-----TGTGT--
 ATGTATATAGCGTTTACGTCGATGCGAGAGCGATTCCGTCTCGCGGATTAAC
 TCTCGCGTACGTAGGCGCGGCTCGACGTTCTCGTCTCAAAGACGACGACG
 ACGTCCCGCGTCTCTCCGTCCTTTCGGTGACGTCGCGCCTATCGTT-AA-
 AAAAAAAAAACAACGATATACGCTTCTATATCGACGGTAAACGGAAAGCGATG
 CGGCGACGTCGCAGTACTTAAGAGATCGCCGAGAGATATGTTGCATGTAAA
 AA-----TATACGCACACGCATCGATGTATCTTGCTCACGAA----
 CGACACGACACGAGACGA-----CACGCACAGTGTTG-----TCGTCGTC-----
 AGTAGGCGGACTCGACGTCCGAAGAGCGCGTCGACGCCGACTCAGACGCCG
 ACGACGGGGCATCAGACCCGTCTCGGCGTACCTTCGGCGCCGTCGCGTCGA-
 CGGATATCGCGTCTGCCTCGTTTTTTTTATCGTTGGCCTCAGATCAGGGAGG
 ATCACCCGCCGAATTTAAGCATATTAGTAAG

#M menetriesi Tuva 14

CATTTGAACATCGACATTTTCGAACGCACATTGCGGTCCGTGGAGAAACATC
 C-
 AGGACCACTCCTGTCTGAGGGCCGGCTGTATAAATATATGTATCACACTGTA
 CA--TTACGTAAATGAATTAATT---

TATGCTTGTACATATGACGGTATCCGTAGGTTCGGTTAGCGCGTTCGCGCGCG
 CTTATCACGACTTCGGTCCGTTTAAATATTGTTTCATGTTTCGATACGGAGCGA
 AGTGTGTATATATATACT-----TGT----
 ATGTATATAGCGTTTACGTCGATGCGAGAGCGATTCCGTCTCGCGGATTAAC
 TCTCGCGTACGTAGGCGCGGCTCGACGTTTTTCGTCTCAAAGACGACGACG
 ACGTCCCGCGTCTTTCCGTCCTTTTCGGGGACGTCGCGCCTATCGTT-AA-
 AAAAAAAAAACAACGATATACGCTTCTATATCGACGGTAAACGGAGAGCGATG
 CGGCGACGTCGCAGTACTTAAGAGATCGCCGAGAGATATGTTGCATGTAAA
 AA-----TATACGCACACGCATCGATGTATCTTGCTCACGAA----
 CGACACGACACGAGACGA-----CACGCACAGTGTTG-----TCGTCTGTC-----
 AGTAGGCGGACTCGACGTCCGAAGAGCGCGTCGACGCCGACTCAGACGCCG
 ACGACGGGGCATCAGACCCGTCTCGGCGTACCTTCGGCGCCGTCGCGTTCGA-
 CGGATATCGCGTCTGCCTCGTTTTTTTTATCGTTGGCCTCAGATCAGGGAGG
 ATCACCCGCCGAATTTAAGCATATTAGTAAG

#M menetriesi Tuva 15

CATTTGAACATCGACATTTTCGAACGCACATTGCGGTCCGTGGAGAAACATC
 CCAGGACCACTCCTGTGTGAGGGCCGGCTGTATAAATATATGTATCACACTG
 TACA--TTACGTAAATGAATTAATT---
 TATGCTTGTACATATGACGGTATCCGTAGGTTCGGTTAGCGCGTTCGCGCGCG
 CTTATCACGACTTCGGTCCGTTTAAATATTGTTTCATGTTTCGATACGGAGCGA
 AGTGTGTATATATATAACG-----TGTGT--
 ATGTATATAGCGTTTACGTCGATGCGAGAGCGATTCCGTCTCGCGGATTAAC
 TCTCGCGTACGTAGGCGCGGCTCGACGTTCTCGTCTCAAAGACGACGACG
 ACGTCCCGCGTCTTTCCGTCCTTTTCGGTGACGTCGCGCCTATCGTT-AA-
 AAAAAAAAAACAACGATATACGCTTCTATATCGACGGTAAACGGAGAGCGATG
 CGGCGACGTCGCAGTACTTAAGAGATCGCCGAGAGATATGTTGCATGTAAA
 AA-----TATACGCACACGCATCGATGTATCTTGCTCACGAA----
 CGACACGACACGAGACGA-----CACGCACAGTGTTG-----TCGTCTGTC-----
 AGTAGGCGGACTCGACGTCCGAAGAGCGCGTCGACGCCGACTCAGACGCCG
 ACGACGGGGCATCAGACCCGTCTCGGCGTACCTTCGGCGCCGTCGCGTTCGA
 ACGGATATCGCGTCTGCCTCGTTTTTTTTATCGTTGGCCTCAGATCAGGGAG
 GATCACCCGCCGAATTTAAGCATATTA-----

#M menetriesi Kuray

CATTTGAACATCGACATTTTCGAACGCACATTGCGGTCCGTGGAGAAACATC
 CCAGGACCACTCCTGTCTGAGGGCCGGCTGTATAAATATATGTATCACACTG
 TACA--TTACGTAAATGAATTAATT---
 TATGCTTGTACATATGACGGTATCCGTAGGTTCGGTTAGCGCGTTCGCGCGCG

CTTATCACGACTTCGGTCCGTTTAAATATTGTTTCATGTTTCGATACGGAGCGA
 AGTGTGTATATATATATATATATACGTGTGTATGTATATCGCGTTTACGT
 CGATGCGAGAGCGATTCCGTCTCGCGGATTAACCTCTCGCGTACGTAGGCGC
 GGCTCGACGTTCTCGTCTCAAAAGACGACGACG---
 TCCCGCGTCTCTCCGTCTTTTCGGTGACGTGCGGCCTATCGTT-AA-AAAA----
 CAACGATATACGCTTCTATATCGACGGTAAACGGAGAGCGATGCGGGCGACG
 TCGCAGTACTTAAGAGATCGCCGAGAGATATGTTGCATGTAAAAA-----
 TATACGCACACGCTTCGATGTATCTTGCTCACGAA----
 CGACACGACACGAGACGA-----CACGCACAGTGTTGCAGTGTCGTCGTCGTC--

 AGTAGGCGGACTCGACGTCCGAAGAGCGCGTCGACGCCGACTCAGACGCCG
 ACGACGGGGCATCAGACCCGTCTCGGCGTACCTTCGGCGCCGTGCGGTGCGA-
 CGGATATCGCGTCTGCCTCGTTTTTTTTTATCGTTGGCCTCAGATCAGGGAGG
 ATCACCCGCCGAATTTAAGCATATTAGTAAG

Восточный комплекс

#M menetriesi Selenge 83

CATTGAAACATCGACATTTTCGAACGCACATTGCGGTCCGTGGAGAAACATC
 C-
 AGGACCACTCCTGTCTGAGGGCCGGCTGTATAAATATATGTATCACACTGTA
 CA--TTACGTAAATGAATTAATT---
 TATGCTTGTACATATGACGGTATCCGTAGGTCGGTTAGCGCGTTCGCGCGCG
 CTTATCACGACTTCGGTCCGTTTAAATATTGTTTCATGTTTCGATACGGAGCGA
 AGTGTGTATATATATATATG-----
 TGTGTGTATGTATATCGCGTTTACGTGATGCGAGAGCGATTCCGTCTCGCG
 GATTAACCTCTCGCGTACGTAGGCGCGGCTCGACGTTCTCGTCTCAAAAGACG
 ACGACGACGTCCCGCGTCTCTCCGTCTTTTCGGTGACGTGCGGCCTATCGTT-
 AATAAAAAAAAAACAACGATATACGCTTCTATATCGACGGTAAACGGAGAGCG
 ATGCGGGCGACGTGCGCAGTACTTAAGAGATCGCCGAGAGATATGTTGCACGT
 AAAAA-----TATACGCACACGCTTCGATGTATCTTGCTCACGAA----
 CGACACGACACGAGACGAGACGACACGCACAGTGTTG-----
 TCGTCGTCGTCGTCAGTAGGCGGACTCGACGTCCGAAGAGCGCGTCGACGC
 CGACTCAGACGCCGACGACGGGGCATCGGACCCGTCTCGGCGTACCTTCGG
 CGCCGTCGCGTCGA-
 CGGATATCGCGTCTGCCTCGTTTTTTTTTATCGTTGGCCTCAGATCAGGGAGG
 ATCACCCGCCGAATTTAAGCATATTAGTAAG

ПРИЛОЖЕНИЕ Ж. Дендрограммы, построенные при помощи методов максимального сходства (ML) и ближайшей экономии (MP)

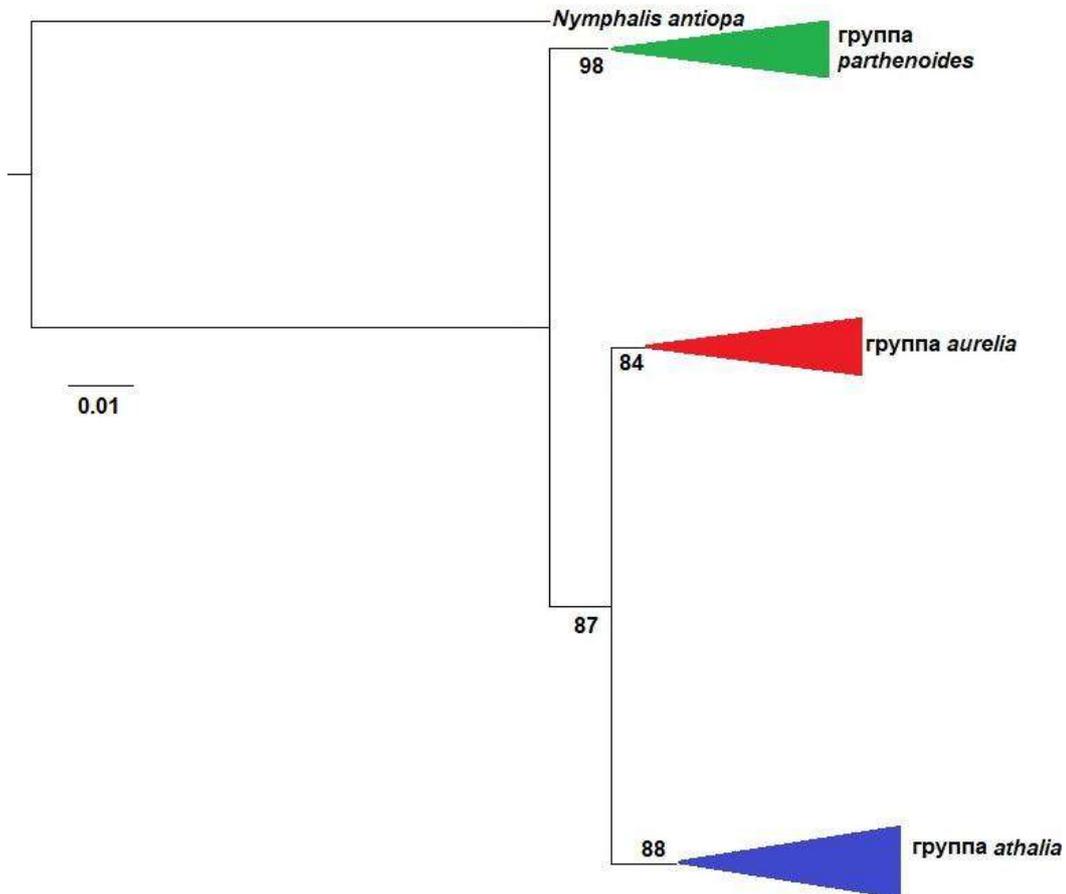


Рисунок Ж1. Деление подрода *Mellicta* на видовые группы по данным анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI. Дендрограмма построена методом максимального сходства (ML), в узлах показаны бутстреп-поддержки.

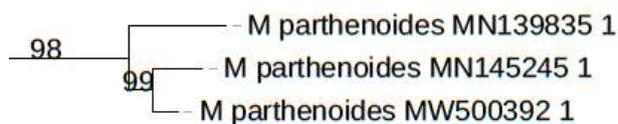


Рисунок Ж2. Фрагмент дендрограммы Ж1, включающий кладу группы *parthenoides*.

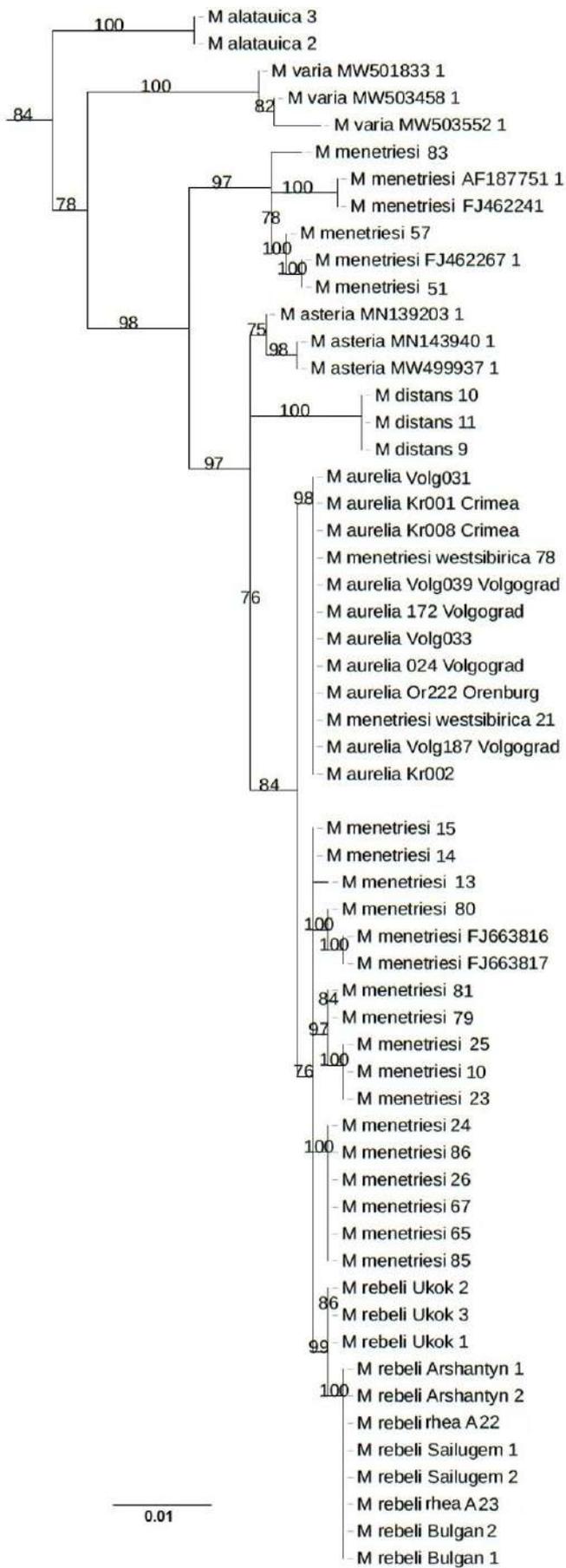


Рисунок Ж3. Фрагмент дендрограммы Ж1, включающий кладу группы *aurelia*.

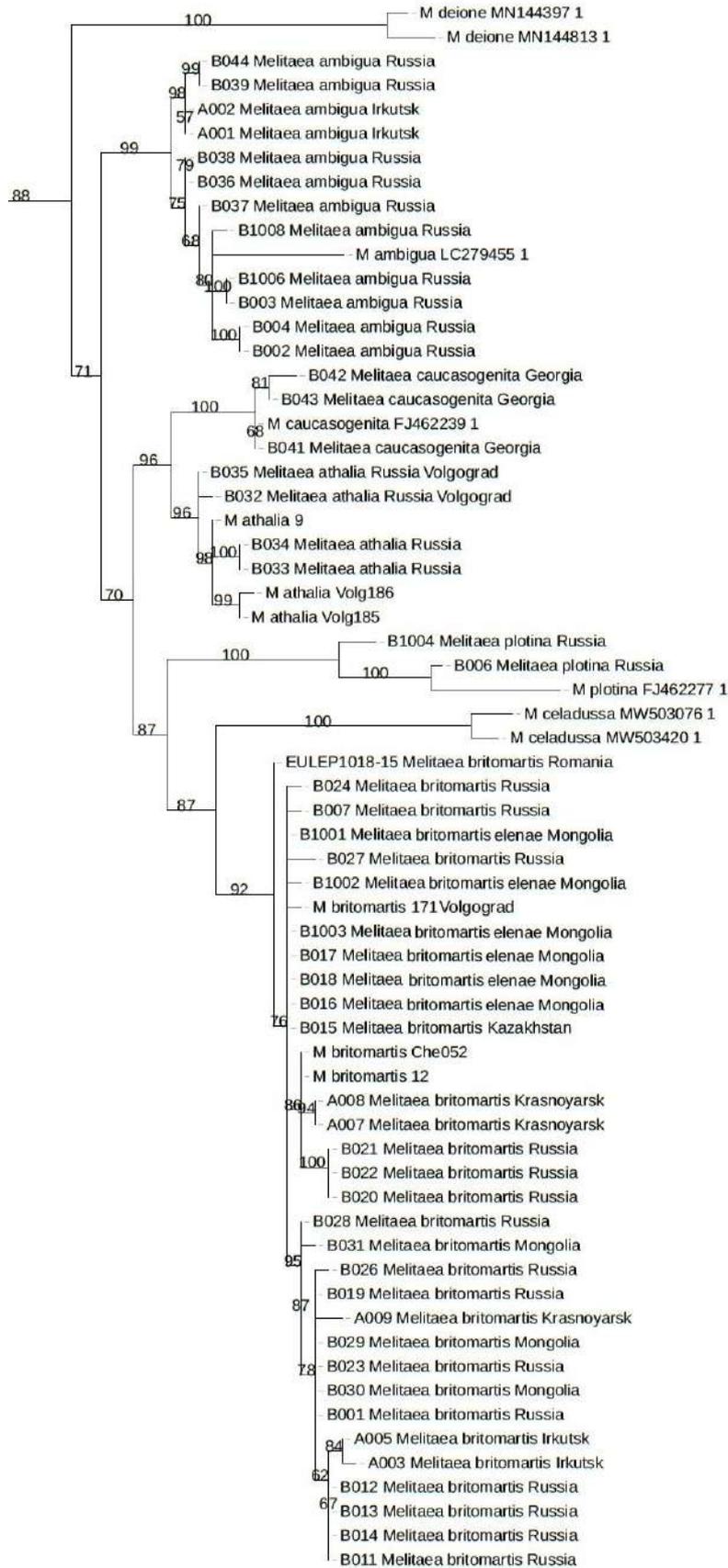


Рисунок Ж4. Фрагмент дендрограммы Ж1, включающий кладу группы *athalia*

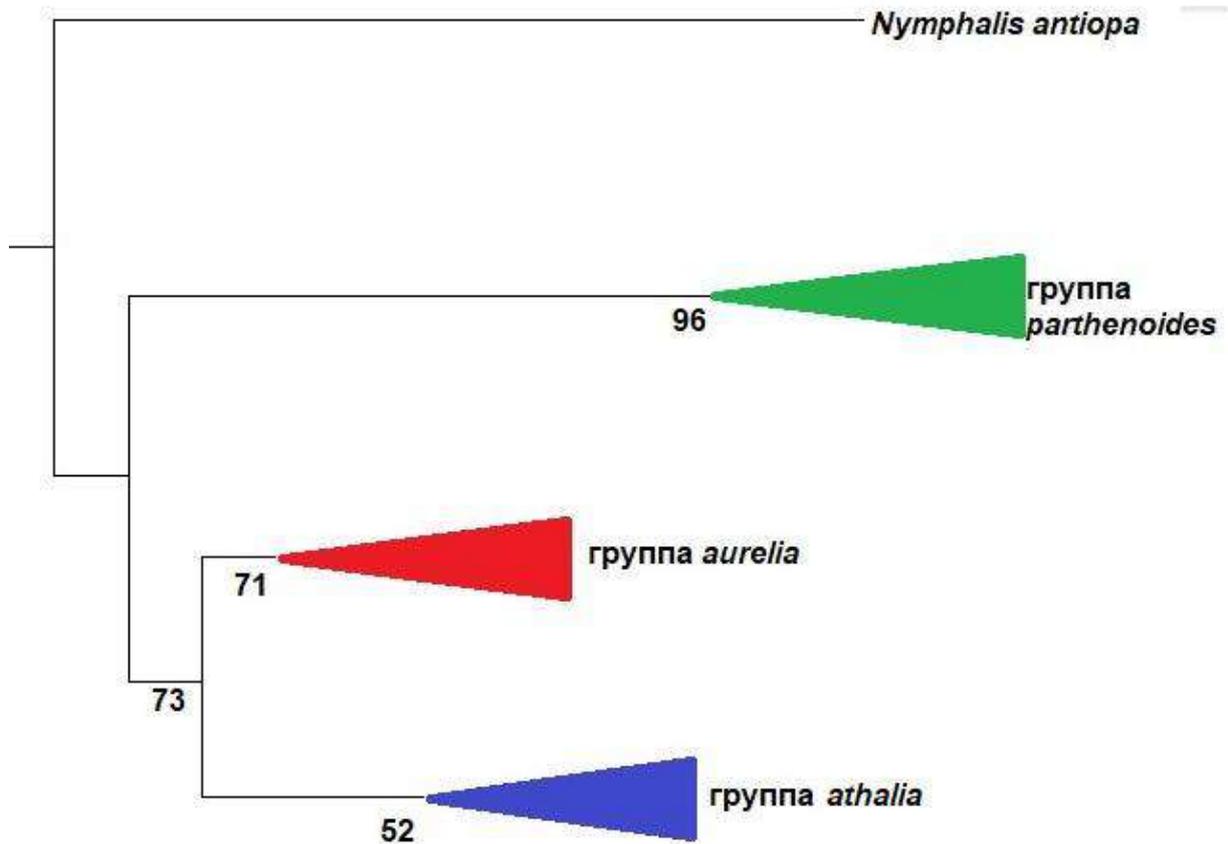


Рисунок Ж5. Деление подрода *Mellicta* на видовые группы по данным анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI. Дендрограмма построена методом максимальной экономии (MP), в узлах показаны бутстреп-поддержки.

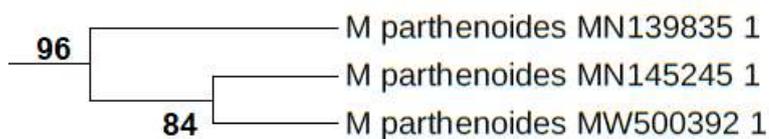


Рисунок Ж6. Фрагмент дендрограммы Ж5, включающий кладу группы *parthenoides*.

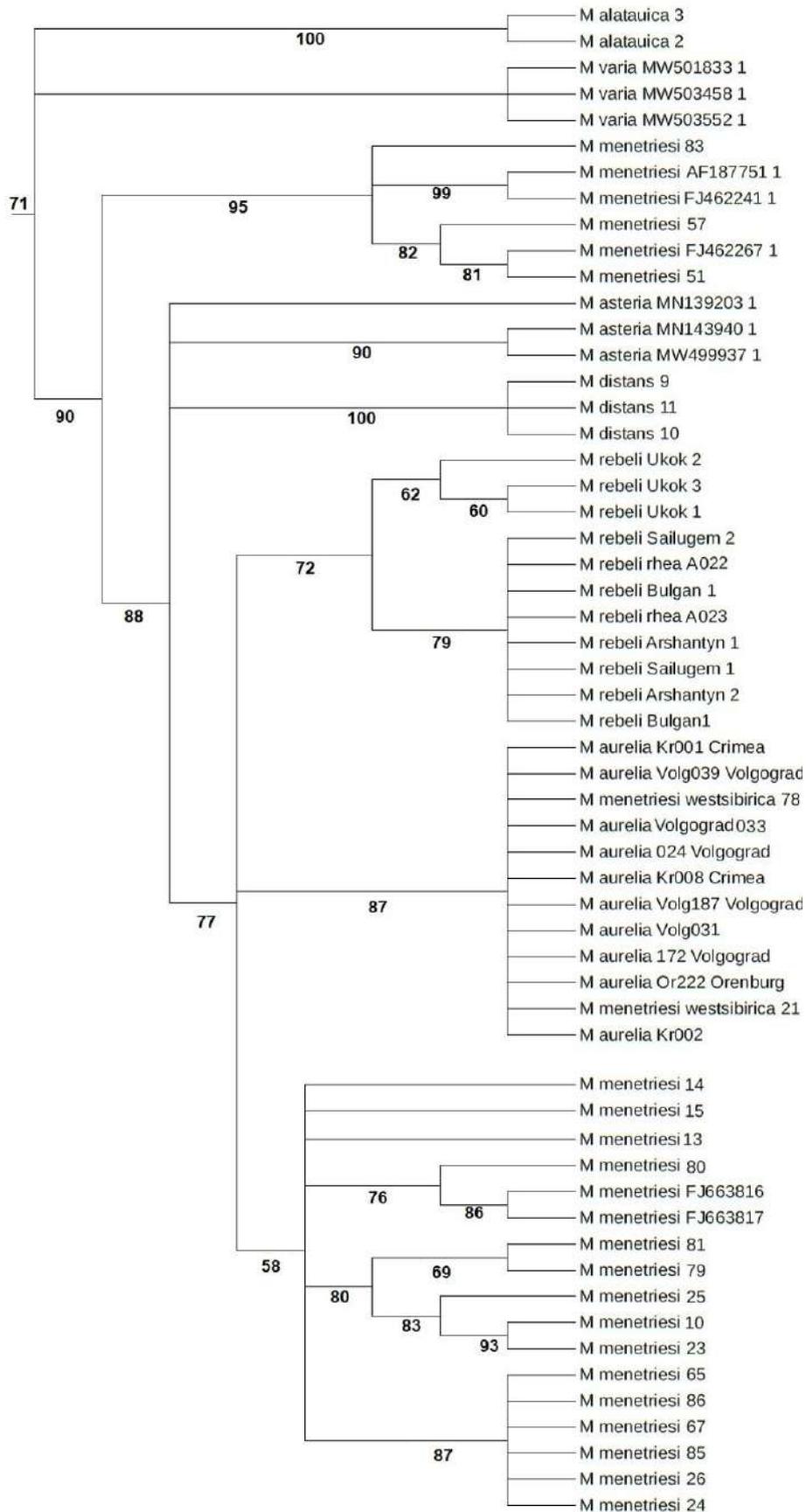


Рисунок Ж7. Фрагмент дендрограммы Ж5, включающий кладу группы *aurelia*.

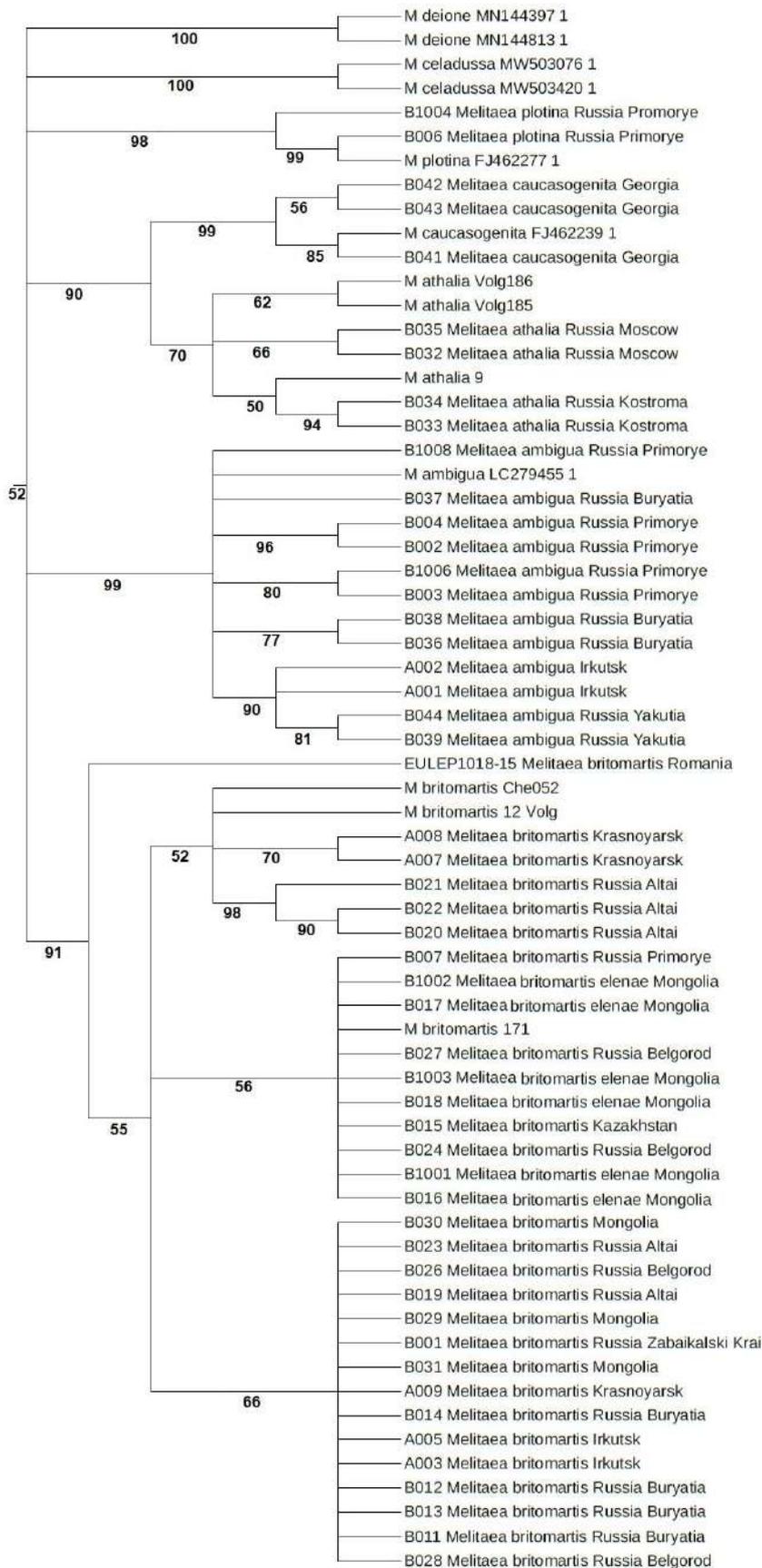


Рисунок Ж8. Фрагмент дендрограммы Ж5, включающий кладу группы *athalia*