

## Систематика *Lycaenidae* (Lepidoptera: Papilionoidea) юга России: молекулярно-генетические и морфологические аспекты

### Taxonomy of *Lycaenidae* (Lepidoptera: Papilionoidea) of south of Russia: molecular genetic and morphological aspects

Б.В. Страдомский  
B.V. Stradomsky

Институт аридных зон ЮНЦ РАН, пр. Чехова, 41, Ростов-на-Дону 344006 Россия  
Institute of Arid Zones SSC RAS, Chekhov str., 41, Rostov-on-Don 344006 Russia. E-mail: bvstr@yandex.ru

**Ключевые слова:** Lepidoptera, *Lycaenidae*, юг России, молекулярно-генетические маркеры, COI, ITS2, гениталии.  
**Key words:** Lepidoptera, *Lycaenidae*, south of Russia, molecular genetic markers, COI, ITS2, genitals.

**Резюме.** Проведено комплексное изучение митохондриального (COI) и ядерного (ITS2) локусов ДНК представителей семейства *Lycaenidae*, обитающих на юге европейской части России и Северном Кавказе, и особенностей строения их гениталий.

**Abstract.** The author conducted a comprehensive study of mitochondrial (COI) and nuclear (ITS2) DNA loci of representatives of the family *Lycaenidae* (Southern Russia and the North Caucasus) and the structural features of their genitalia.

#### Введение

Система голубянок, несмотря на многочисленные варианты, до сих пор является далекой от совершенства. Среди всех предложенных систем необходимо выделить концепцию Элиота [Eliot, 1973] как наиболее приемлемую, хотя и несущую ряд недостатков, например излишнее дробление родов, что отчасти было откорректировано последующими исследованиями [Wiemers et al., 2010; Talavera et al., 2013]. Несмотря на то, что автор уделял внимание анализу преимущественно внешних морфологических признаков, его система учитывала и более фундаментальные критерии, такие как особенности строения гениталий.

В настоящее время максимальное внимание исследователей при создании естественной системы уделяется анализу молекулярно-генетических маркеров. Причем, как показывает опыт этих исследований, изучения только митохондриальной ДНК, максимально распространенного в исследованиях маркера, явно недостаточно. В этой связи обязательным при изучении таксономических взаимоотношений организмов являются и несцепленные с митохондриальными ядерные локусы ДНК.

С целью изучения таксономических взаимоотношений представителей семейства *Lycaenidae*, обитающих на территории юга европейской части России и Северном Кавказе, было проведено комплексное изучение митохондриального и ядерного локусов ДНК и особенностей строения их гениталий.

#### Материал и методы

Исследованные экземпляры хранятся в музее Южного научного центра Российской академии наук (Ростов-на-Дону, Россия). Экземплярам присвоены идентификационные музейные номера. Характеристики изученных экземпляров *Lycaenidae* представлены в таблице 1. Всего исследовано 69 видов.

Обработку образцов тканей, амплификацию участков митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI) ДНК и ядерной некодирующей последовательности internal transcribed spacer 2 (ITS2), а также секвенирование амплифицированных фрагментов проводили аналогично процедурам, описанным ранее [Водолажский, Страдомский, 2008а].

Для получения ПЦР-продуктов COI использовали прямой праймер (5'-TAG CGA AAA TGA CTT TTT TCT A-3') и обратный праймер (5'-TTG CTC CAG STA ATA CAG GTA A-3'), для ITS2 – прямой праймер (5'-GGG CCG GCT GTA TAA AAT CAT A-3') и обратный праймер (5'-AAA AAT TGA GGC AGA CGC GAT A-3') [Водолажский и др., 2009]. В случае изучения представителей рода *Lycaena* для ITS2 использовали прямой праймер (5'-ACT CCT GTC TGA GGG CCG GCT G-3') и обратный праймер (5'-TGA GGC AGA CTC GAT ATC CGT C-3').

Анализ первичных нуклеотидных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit Sequence Alignment Editor [Hall, 1999].

Отличия суммарных COI-ITS2 нуклеотидных последовательностей определяли количественно с применением алгоритма Minimum Evolution с помощью программы MEGA5 [Tamura et al., 2011] и графически представляли в виде ME-кладограммы.

#### Результаты и обсуждение

В данном исследовании проведен сравнительный анализ двух несцепленных между собой генетических маркеров бабочек-голубянок *Lycaenidae*, обитающих на юге европейской части России и Северном Кавказе. В качестве маркеров использовали первичную

Таблица 1. Исследованный материал: музейные номера и присвоенные номера Генбанка.  
Table 1. List of material with voucher codes and GenBank accession numbers.

Вид Species	Музейный № Voucher No.	COI GenBank accession numbers	ITS2 GenBank accession numbers
<i>Polyommatus icarus</i> (Rottemburg, 1775)	ILL041	FJ428822	GQ885165
<i>Polyommatus eros</i> (Ochsenheimer, 1808)	ILL145	KF647233	KF918764
<i>Polyommatus damon</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)	ILL139	KF647237	KF918759
<i>Polyommatus ripartii</i> (Freyer, 1830)	ILL150	KF647228	KF918773
<i>Polyommatus yurinekrutenko</i> Koçak, 1996	ILL155	KF468767	KF468769
<i>Polyommatus damone</i> (Eversmann, 1841)	ILL089	KC692328	KC692334
<i>Polyommatus dagestanicus</i> (Forster, 1960)	ILL147	KF647238	KF918758
<i>Polyommatus dorylas</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)	ILL148	KF647235	KF918762
<i>Polyommatus thersites</i> (Cantener, [1835])	ILL167	KF860861	KF918776
<i>Polyommatus daphnis</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)	ILL165	KF860855	KF918760
<i>Polyommatus amandus</i> (Schneider, 1792)	ILL170	KF860851	KF894393
<i>Polyommatus corydonius</i> (Herrich-Schaffer, [1852])	ILL102	FJ943962	HQ224580
<i>Polyommatus bellargus</i> (Rottemburg, 1775)	ILL108	HQ224583	HQ224579
<i>Polyommatus coridon</i> (Poda, 1761)	ILL109	FJ943961	HQ224577
<i>Polyommatus coelestinus</i> (Eversmann, 1843)	ILL169	KF860854	KF918757
<i>Cyaniris semiargus</i> (Rottemburg, 1775)	ILL163	KF860860	KF918774
<i>Kretania sephirus</i> (Frivaldszky, 1835)	ILL091	HM159434	HM175709
<i>Kretania pylaon</i> (Fischer von Waldheim, 1832)	ILL090	HM159433	HM175708
<i>Kretania zephyrinus</i> (Christoph, 1884)	ILL092	HM159435	HM175710
<i>Kretania eurypilus</i> (Freyer, [1851])	ILL156	KF647232	KF918766
<i>Plebejidea loewii</i> (Zeller, 1847)	ILL132	KC759733	KC759735
<i>Agriades pyrenaicus</i> (Boisduval, 1840)	ILL133	KC759734	KC759736
<i>Eumedonia eumedon</i> (Esper, [1780])	ILL162	KF860856	KF918765
<i>Aricia anteros</i> (Freyer, [1838])	ILL137	KF647244	KF894394
<i>Aricia teberdina</i> (Sheljuzhko, 1934)	ILL138	KF647227	KF918775
<i>Aricia artaxerxes</i> (Fabricius, 1793)	ILL115	KC676704	KC676706
<i>Aricia agestis</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)	ILL112	KC676703	KC676705
<i>Plebejus argus</i> (Linnaeus, 1758)	ILL157	KF860852	KF894397
<i>Plebejus maracandicus</i> (Erschoff, 1874)	ILL093	HM159432	HM175711
<i>Plebejus argyrognomon</i> (Bergsträsser, 1779)	ILL094	HM159431	HM175712
<i>Plebejus idas</i> (Linnaeus, 1761)	ILL146	KF647230	KF918768
<i>Pseudophilotes bavius</i> (Eversmann, 1832)	ILL114	KC692327	KC692333
<i>Pseudophilotes vicrama</i> (Moore, 1865)	ILL119	KC692331	KC692337
<i>Praepphilotes anthracias</i> (Christoph, 1877)	ILL144	KF647243	KF894395
<i>Scolitantides orion</i> (Pallas, 1771)	ILL120	KC692329	KC692335
<i>Turanana endymion</i> (Freyer, [1850])	ILL152	KF647234	KF918763
<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda, 1761)	ILL158	KF647245	KF894392
<i>Phengaris alcon</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)	ILL140	KF647246	KF894391
<i>Phengaris teleius</i> (Bergsträsser, [1779])	ILL110	KC692330	KC692336
<i>Phengaris arion</i> (Linnaeus, 1758)	ILL100	KC692326	KC692332
<i>Phengaris nausithous</i> (Bergsträsser [1779])	ILL141	KF647229	KF918770
<i>Tarucus balkanicus</i> (Freyer, [1844])	ILL151	KF647241	KF894398

<i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus, 1758)	ILL154	KF647242	KF894396
<i>Cupido minimus</i> (Fuessly, 1775)	ILL164	KF860857	KF918769
<i>Cupido osiris</i> (Meigen, [1829])	ILL113	KC676700	KC676702
<i>Cupido argiades</i> (Pallas, 1771)	ILL116	KC676699	KC676701
<i>Cupido alcetas</i> (Hoffmansegg, 1804)	ILL142	KF647247	KF894390
<i>Cupido decoloratus</i> (Staudinger, 1886)	ILL143	KF647236	KF918761
<i>Lampides boeticus</i> (Linnaeus, 1767)	ILL159	KF860853	KF894399
<i>Leptotes pirthous</i> (Linnaeus, 1767)	ILL160	KF860858	KF918771
<i>Tomares callimachus</i> (Eversmann, 1848)	ILL153	KF647240	KF894400
<i>Callophrys chalybeitincta</i> Sovinsky, 1905	ILL095	JF810411	JF813099
<i>Callophrys rubi</i> (Linnaeus, 1758)	ILL080	JF810413	JF813097
<i>Satyrium acaciae</i> (Fabricius, 1787)	ILL123	JX112886	JX122754
<i>Satyrium spini</i> (Fabricius, 1787)	ILL126	JX112881	JX122757
<i>Satyrium ilicis</i> (Esper, [1779])	ILL128	JX112887	JX122759
<i>Satyrium w-album</i> (Knoch, 1782)	ILL125	JX112882	JX122756
<i>Satyrium pruni</i> (Linnaeus, 1758)	ILL124	JX112880	JX122755
<i>Neolycaena rhymnus</i> (Eversmann, 1832)	ILL099	JF810412	JF813098
<i>Thecla betulae</i> (Linnaeus, 1758)	ILL122	KC676696	KC676698
<i>Favonius quercus</i> (Linnaeus, 1758)	ILL161	KF860859	KF918772
<i>Lycaena phlaeas</i> (Linnaeus, 1761)	ILL118	KC676695	KC676697
<i>Lycaena helle</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)	ILL134	KF647231	KF918767
<i>Lycaena thersamon</i> (Esper, [1784])	ILL121	KC660004	KC660006
<i>Lycaena dispar</i> ([Haworth], 1802)	ILL117	KC618686	KC618685
<i>Lycaena alciphron</i> (Rottemburg, 1775)	ILL129	KC660003	KC660005
<i>Lycaena tityrus</i> (Poda, 1761)	ILL168	KF894389	KF918777
<i>Lycaena candens</i> (Herrich-Schäffer, [1844])	ILL136	KF647239	KF918756
<i>Lycaena virgaureae</i> (Linnaeus, 1758)	ILL135	KF647226	KF918778

нуклеотидную последовательность митохондриального гена COI, кодирующего первую субъединицу фермента цитохромоксидазы, а также ядерную нуклеотидную последовательность ITS2 – внутренний транскрибируемый спейсер 2 (internal transcribed spacer 2). В исследовании использовано 69 видов голубянок. В исследовании не включены таксоны подвидового статуса, а также виды, которые ранее были сведены в синонимы [Водолажский, Страдомский, 2008б; Страдомский, Фомина, 2013].

Модель, полученная для комбинации обоих изученных генов (COI+ITS2), позволила выделить ряд отдельных кластеров, в которые объединяются изученные виды (рис. 1). Так, в основании кладограммы расположена ветвь, включающая в себя представителей рода *Lycaena* Fabricius, 1807. В объеме этой клады представленные виды не образуют четко дифференцированных отдельных ветвей, что может свидетельствовать о принадлежности их одному роду. Такой вывод поддерживается также близким сходством генитальных структур представителей рода *Lycaena* (рис. 2–7). Лопастии ункуса длинные, узкие, лентовидные; ветви гнатоса удлинённые, серпообразные; эдегус длинный, конический, заостренный на вершине, в базальной части в месте крепления мышц-ретракторов

имеет глубокий длинный вырез, отчетливо выделяющийся в латеральной проекции. Длина выреза не менее 1/4 длины эдегуса. То есть и молекулярно-генетические исследования, и исследования строения гениталий подтверждают, что род *Lycaena* является монофилетичным, а также отсутствует необходимость его дробления на отдельные роды. Таким образом, подсемейство Lycaeninae представлено на изучаемой территории только одним родом – *Lycaena*.

Следующая изолированная ветвь кладограммы включает в себя представителей трибы Theclini подсемейства Theclinae: *Thecla betulae* (Linnaeus, 1758) и *Favonius quercus* (Linnaeus, 1758). Сестринская ей ветвь кладограммы включает представителей триб Eumaeini и Tomarini того же подсемейства. Сравнение гениталий видов этих двух клад подчеркивает достоверность их разделения по молекулярно-генетическим маркерам (рис. 8–19). Так, вальвы представителей триб Eumaeini и Tomarini очень узкие, у *T. betulae* и *F. quercus* вальвы, напротив, широкие. В латеральной проекции дорсальные структуры гениталий самцов Eumaeini и Tomarini очень массивные, куполообразные, фактически примыкают к вальвам. У видов трибы Theclini дорсальные структуры возвышаются над вальвами.

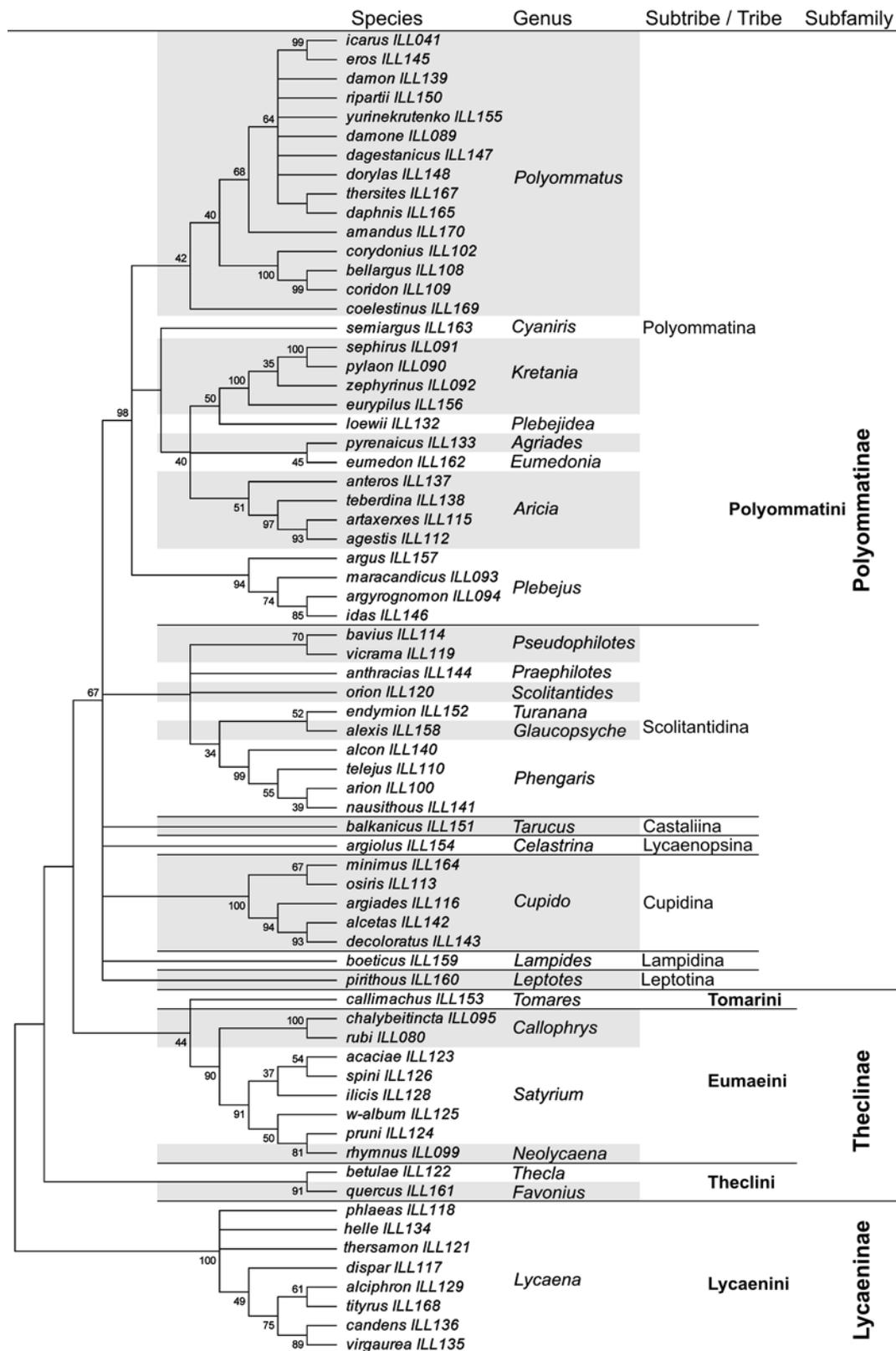


Рис. 1. Lycaenidae: ME-кладограмма, построенная методом Минимальной Эволюции на основе последовательностей ДНК COI и ITS2.  
 Fig. 1. Lycaenidae: ME-cladogram based on the Minimum Evolution method of analysis of distances for COI and ITS2 DNA sequences.

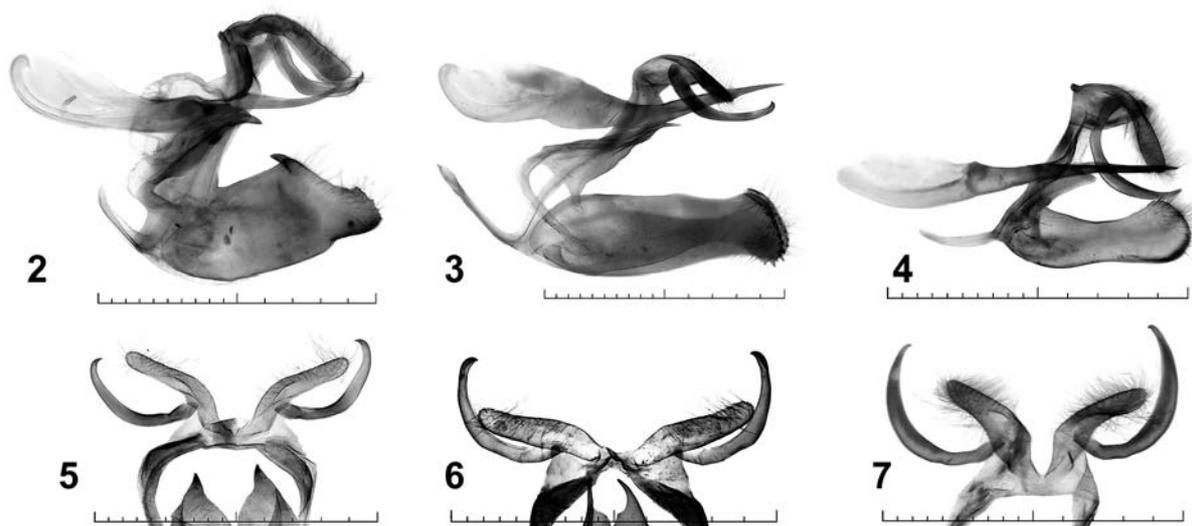


Рис. 2–7. Гениталии представителей рода *Lycaena* (2–4 – боковая проекция; 5–7 – ункус и гнатос). Шкала 2 мм.  
Figs 2–7. Genitalia of *Lycaena* species (2–4 – lateral view; 5–7 – uncus and gnathos). Scale bar 2 mm.  
2, 5 – *L. alciphron*; 3, 6 – *L. dispar*; 4, 7 – *L. phlaeas*.

В то же время необходимо отметить, что целесообразность разделения голубянок на трибы Eumaeini и Tomarini представляется сомнительной. С точки зрения анализа молекулярно-генетических маркеров, род *Tomares* Rambur, 1840 фактически не образует самостоятельной клады, а принадлежит общей ветви с родами трибы Eumaeini. Также и при анализе гениталий не выявлено принципиальных отличий в строении этих структур между трибами Eumaeini и Tomarini (рис. 10–19).

Весьма неоднозначно с точки зрения и молекулярно-генетического исследования, и анализа строения гениталий также взаимоотношение родов *Satyrium* Scudder, 1876 и *Neolycaena* de Nicéville, 1890. Род *Satyrium* представляется парафилетической группой, т.к. в составе этой клады присутствует род *Neolycaena* (рис. 1). Очень сходны и гениталии этих родов. Здесь необходимо признать, что либо *Neolycaena* имеет подчиненное положение по отношению к роду *Satyrium*, либо из рода *Satyrium* необходимо вычленить такие таксоны, как *w-album* (Knoch, 1782) и *pruni* (Linnaeus, 1758), причем в целях поддержания монофилии каждый в самостоятельный род. То есть для поддержания естественной молекулярной классификации хвостаток существующие на настоящий момент таксономические решения оказываются непригодными.

В четвертой, крупнейшей, ветви кладограммы объединены представители подсемейства Polyommatinae, а с учетом того факта, что на изучаемой территории обитают виды только одной трибы этого подсемейства, выделенной Элиотом [Eliot, 1973], то трибы Polyommatina. В объеме данной клады однозначно вычленивается 7 независимых ветвей. В системе Элиота они соответствуют так называемым внетаксономическим секциям (Section). В нашем исследовании внетаксономическое понятие «секция» заменено на традиционный иерархический ранг подтриба.

Выделенные на основании молекулярно-генетического анализа отдельные подтрибы Polyommatinae характеризуются своеобразием строения генитального аппарата их представителей. Так, например, у видов подтрибы Cupidina (типовой род *Cupido* Schrank, 1801) (= Section *Everes* sensu Eliot) характерным генитальным признаком, отличающим их от всех других представителей трибы, является непарная лопасть ункуса (рис. 20, 21, 23, 24, 26, 27). Подтриба Leptotina (типовой род *Leptotes* Scudder, 1876) (= Section *Leptotes* sensu Eliot) характеризуется наличием у ее представителей раздвоенного на вершине эдеагуса (рис. 22, 25, 28, 29). Необходимо отметить, что подтрибы Cupidina, Leptotina, а также Polyommatina были уже ранее выделены в этом таксономическом статусе на основании молекулярно-генетического анализа в работе Талаверы и др. [Talavera et al., 2013].

У *Celastrina argiolus* (Linnaeus, 1758) – представителя подтрибы Lycaenopsina (типовой род *Lycaenopsis* C. et R. Felder, [1865]) (= Section *Leptotes* sensu Eliot) – дорсальные структуры гениталий самца куполообразные, тегумен массивный, выпуклый, ветви гнатоса фактически отсутствуют, лопасти ункуса представлены короткими, направленными вентрально крючками (рис. 30, 33, 36).

Характерным отличительным признаком *Tarucus balkanicus* (Freyer, [1844]) – подтриба Castaliina (типовой род *Castalius* Hübner, [1819]) (= Section *Castalius* sensu Eliot) – является своеобразное строение юксты. Ее ветви расширены в чрезвычайно развитые треугольные лопасти, выходящие в латеральной проекции за пределы ветвей винулума (рис. 31, 34, 37).

Для *Lampides boeticus* (Linnaeus, 1767), представляющего подтрибу Lampidina (типовой род *Lampides*) (= Section *Lampides* sensu Eliot), отличительной чертой в строении гениталий является наличие коротких мягких ветвей гнатоса, вершинами направленных медиально (рис. 32, 35, 38).

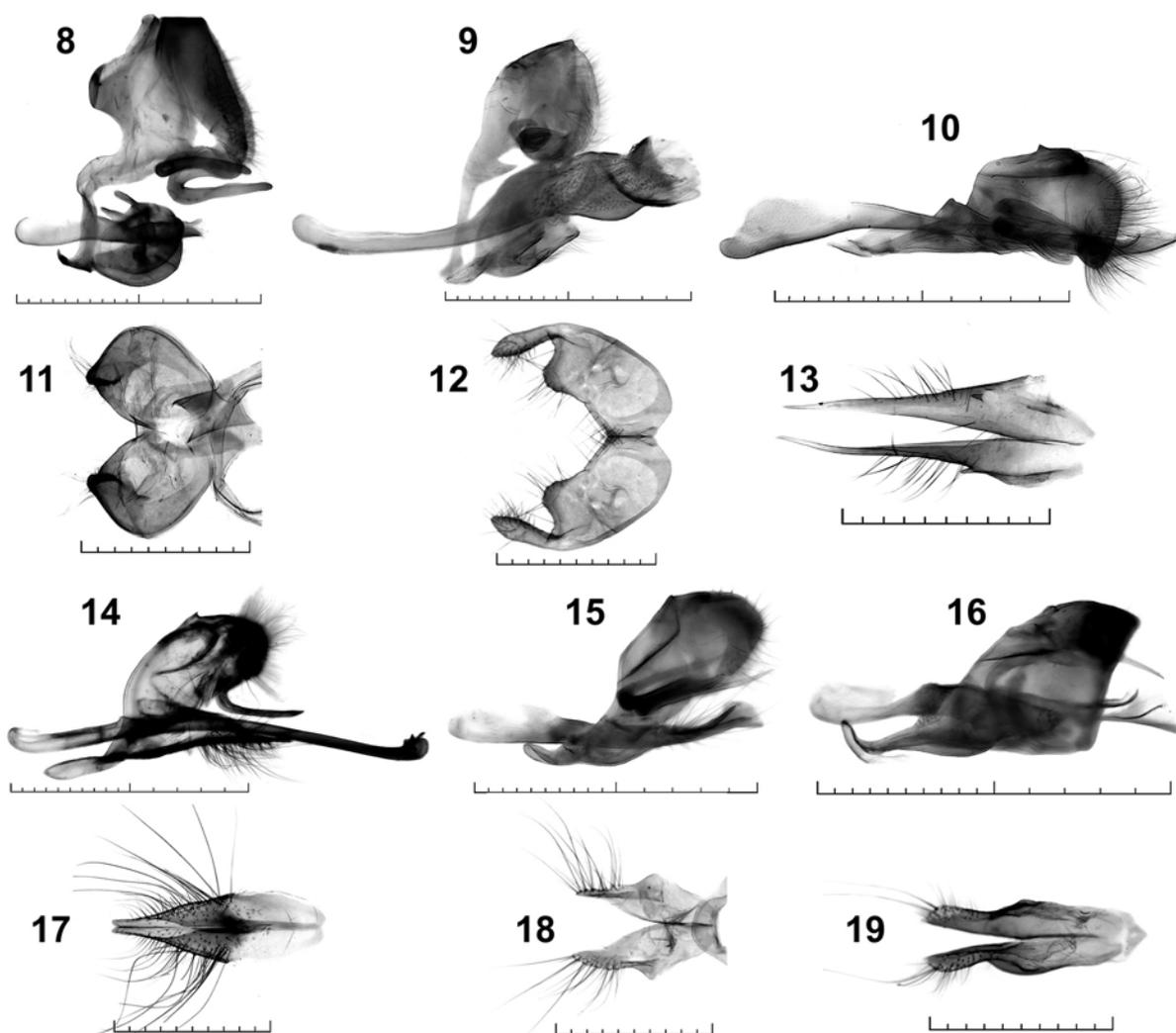


Рис. 8–19. Гениталии представителей подсемейства Theclinae (8–10, 14–16 – боковая проекция, шкала 2 мм; 11–13, 17–19 – вальва, шкала 1 мм).

Figs 8–19. Genitalia of representatives of the subfamily Theclinae (8–10, 14–16 – lateral view, scale bar 2 mm; 11–13, 17–19 – valve, scale bar 1 mm).  
8, 11 – *Thecla betulae*; 9, 12 – *Favonius quercus*; 10, 13 – *Tomares callimachus*; 14, 17 – *Callophrys rubi*; 15, 18 – *Satyrium acaciae*; 16, 19 – *Neolycaena rhyminus*.

Напротив, у видов, входящих в состав подтрибы Scolitantidina (типовой род *Scolitantides* Hübner, [1819]) (= Section *Glaucopsyche* sensu Eliot), ветви гнатоса длинные, вершинами направлены каудально. Гениталии представителей Scolitantidina характеризуются также короткими лопастями ункуса и коротким утолщенным эдеагусом с тупой вершиной (рис. 39–44).

Последней и самой многообразной подтрибой, представленной на юге европейской части России и Северном Кавказе, является Polyommata (типовой род *Polyommatus* Latreille, 1804) (= Section *Polyommatus* sensu Eliot). Характерными признаками гениталий у представителей этого кластера являются удлиненные вальвы сложной структуры: наличие различных складок на их внутренней поверхности, костального и каудального отростков. Также примечательны удлиненные лопасти ункуса, ориентированные параллельно вальвам (рис. 45–50). Подтриба

насчитывает значительное количество родов. Причем результаты наших исследований по вычленению отдельных клад, соответствующих определенным родам, практически совпадают с таковыми, представленными в работе Талаверы и др. [Talavera et al., 2013].

Таким образом, учитывая анализ молекулярно-генетических маркеров и строения генитального аппарата изученных таксонов голубянок, следует в целом признать адекватность их системы, предложенной Элиотом [Eliot, 1973]. В то же время необходимо отметить ряд несоответствий молекулярно-генетического и генитального анализа, с одной стороны, и, с другой стороны, существующей ныне систематики в таксономии подсемейства Theclinae. Разрешение этих спорных вопросов, несомненно, потребует дополнительных исследований с привлечением как материала из иных регионов, так, возможно, и новых критериев, не использованных в этой работе.

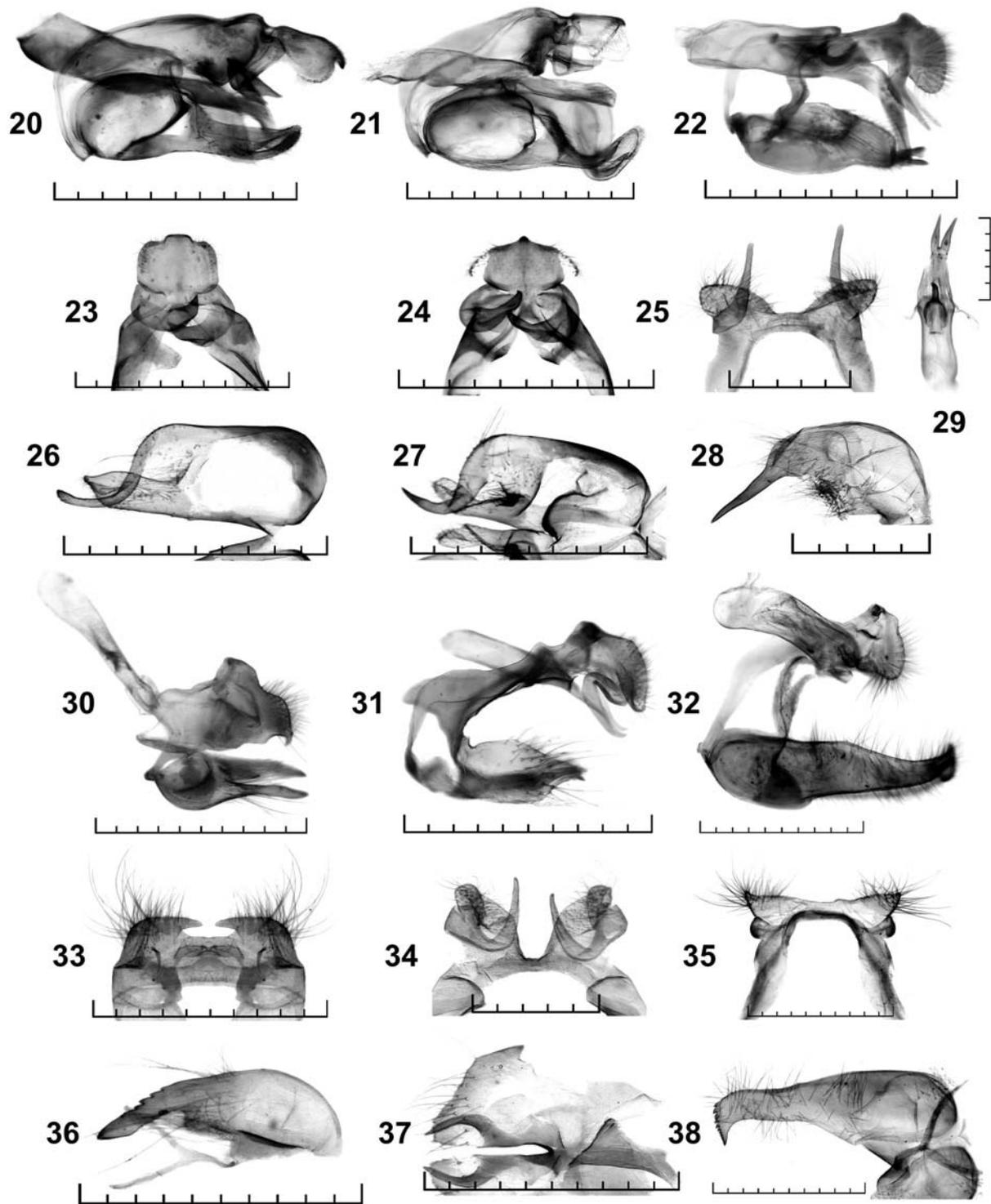


Рис. 20–38. Гениталии представителей подсемейства Polyommattinae (20–22, 30–32 – боковая проекция; 23–25, 33–35 – ункус и гнатос; 26–28, 36–38 – вальва; 29 – эдеагус). 20–24, 26, 27, 30–33, 35–38 – шкала 1 мм; 25, 28, 29, 34 – шкала 0.5 мм.

Figs 20–38. Genitalia of representatives of the subfamily Polyommattinae (20–22, 30–32 – lateral view; 23–25, 33–35 – uncus and gnathos; 26–28, 36–38 – valve; 29 – aedeagus). 20–24, 26, 27, 30–33, 35–38 – scale bar 1 mm; 25, 28, 29, 34 – scale bar 0.5 mm.

20, 23, 26 – *Cupido minimus*; 21, 24, 27 – *Cupido argiades*; 22, 25, 28, 29 – *Leptotes pirithous*; 30, 33, 36 – *Celastrina argiolus*; 31, 34, 37 – *Tarucus balkanicus*; 32, 35, 38 – *Lampides boeticus*;

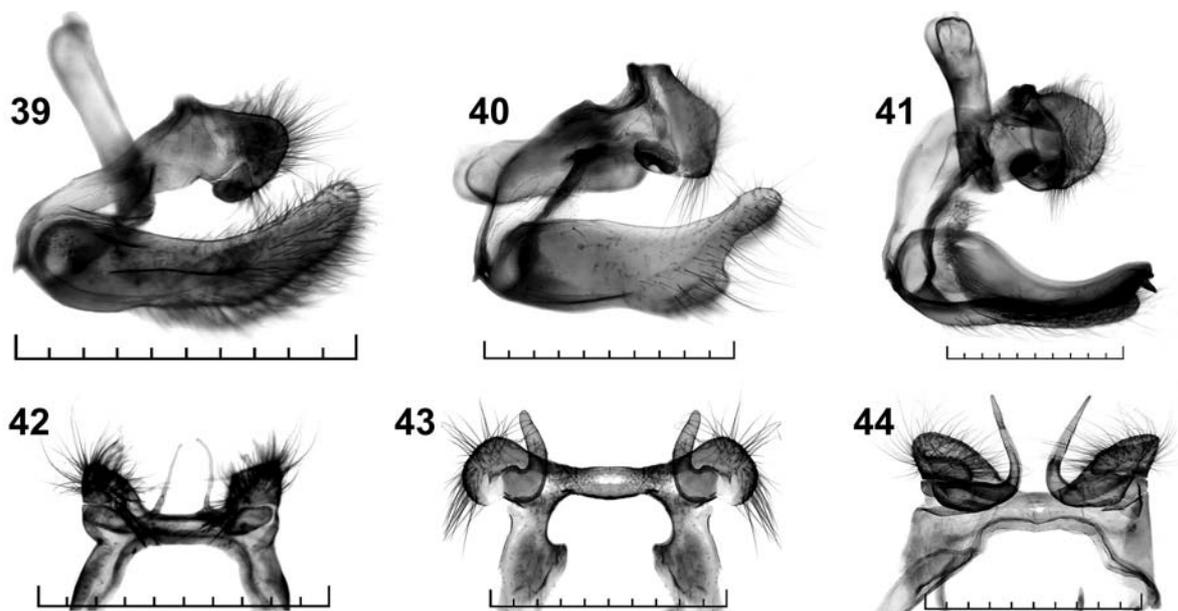


Рис. 39–44. Гениталии представителей подсемейства Polyommatinae (39–41 – боковая проекция; 42–44 – ункус и гнатос). Шкала 1 мм.  
Figs 39–44. Genitalia of representatives of the subfamily Polyommatinae (39–41 – lateral view; 42–44 – uncus and gnathos). Scale bar 1 mm.  
39, 42 – *Turanana endymion*; 40, 43 – *Pseudophilotes bavius*; 41, 44 – *Glaucopsyche alexis*;

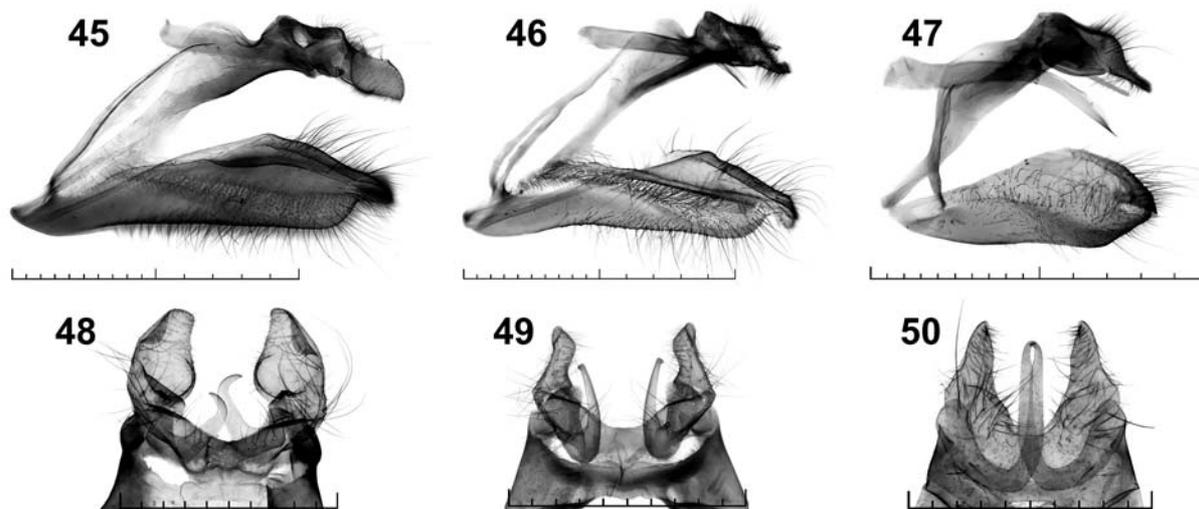


Рис. 45–50. Гениталии представителей подсемейства Polyommatinae (45–47 – боковая проекция, шкала 2 мм; 48–50 – ункус и гнатос, шкала 1 мм).  
Figs 45–50. Genitalia of representatives of the subfamily Polyommatinae (45–47 – lateral view, scale bar 2 mm; 48–50 – uncus and gnathos, scale bar 1 mm).  
45, 48 – *Polyommatus amandus*; 46, 49 – *Eumedonia eumedon*; 47, 50 – *Plebejus maracandicus*.

## Литература

- Водолажский Д.И., Страдомский Б.В. 2008а. Исследование филогенеза подрода *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) с использованием маркеров мтДНК. Часть I. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 4(1): 123–130.
- Водолажский Д.И., Страдомский Б.В. 2008б. Исследование голубянок группы *Lysandra corydonius* (Herrich-Schöffer, 1804) (Lepidoptera: Lycaenidae) с использованием маркеров мтДНК. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 4(3): 353–355.
- Водолажский Д.И., Вимерс М., Страдомский Б.В. 2009. Сравнительный анализ последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК голубянок подрода *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae: *Polyommatus*). *Кавказский энтомологический бюллетень*. 5(1): 115–120.
- Страдомский Б.В., Фомина Е.С. 2013. Сравнение таксонов *Polyommatus urinekrutenko* Коçак, 1996 и *P. shamil* (Dantchenko, 2000) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Кавказский энтомологический бюллетень*. 9(1): 181–182.
- Eliot J.N. 1973. The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bulletin of the British Museum (Natural History), entomology*. 28: 371–505.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*. 41: 95–98.
- Talavera G., Lukthanov V.A., Pierce N.E., Vila R. 2013. Establishing criteria for higher level taxonomic classification using molecular data: the systematics of *Polyommatus* blue butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae). *Cladistics*. 29: 166–192.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*. 28: 2731–2739.
- Wiemers M., Stradomsky B.V., Vodolazhsky D.I. 2010. A molecular phylogeny of *Polyommatus* s. str. and *Plebicula* based on mitochondrial COI and nuclear ITS2 sequences (Lepidoptera: Lycaenidae). *European Journal of Entomology*. 107(3): 325–336.

## References

- Eliot J.N. 1973. The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bulletin of the British Museum (Natural History), entomology*. 28: 371–505.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*. 41: 95–98.
- Stradomsky B.V., Fomina E.S. 2013. The comparison of taxa *Polyommatus yurinekrutenko* Kocak, 1996 and *P. shamil* (Dantchenko, 2000) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Caucasian Entomological Bulletin*. 9(1): 181–182 (in Russian).
- Talavera G., Lukthanov V.A., Pierce N.E., Vila R. 2013. Establishing criteria for higher level taxonomic classification using molecular data: the systematics of *Polyommatus* blue butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae). *Cladistics*. 29: 166–192.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*. 28: 2731–2739.
- Vodolazhsky D.I., Stradomsky B.V. 2008a. Phylogenetic analysis of subgenus *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) based on mtDNA markers. Part I. *Caucasian Entomological Bulletin*. 4(1): 123–130 (in Russian).
- Vodolazhsky D.I., Stradomsky B.V. 2008b. A study of blues butterflies of the group of *Lysandra corydonius* (Herrich-Schaffer, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) with the use of mtDNA markers. *Caucasian Entomological Bulletin*. 4(3): 353–355 (in Russian).
- Vodolazhsky D.I., Wiemers M., Stradomsky B.V. 2009. A comparative analysis of mitochondrial and nuclear DNA sequences in blue butterflies of subgenus *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae: *Polyommatus*). *Caucasian Entomological Bulletin*. 5(1): 115–120 (in Russian).
- Wiemers M., Stradomsky B.V., Vodolazhsky D.I. 2010. A molecular phylogeny of *Polyommatus* s. str. and *Plebicula* based on mitochondrial COI and nuclear ITS2 sequences (Lepidoptera: Lycaenidae). *European Journal of Entomology*. 107(3): 325–336.