

С.К. Корб<sup>1</sup>, А.Ю. Матов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>г. Нижний Новгород, Русское энтомологическое общество (Нижегородское отделение)

<sup>2</sup>г. Санкт-Петербург, Зоологический институт РАН

## Молекулярно-филогенетический анализ совок рода *Drasteria* Hübner, [1818] (Lepidoptera: Erebidae) Палеарктики

S.K. Korb, A.Y. Matov. **Molecular-phylogenetic analysis of the owlet moths of the genus  
*Drasteria* Hübner, [1818] (Lepidoptera: Erebidae) of Palaearctics.**

**Summary.** Basing on the first subunit of the cytochrome oxidase gene sequence (COI) we submit the molecular-phylogenetic analysis of the owlet moths of the genus *Drasteria* Hübner, [1818] of the Palaearctic region; two-thirds species of this genus from the mentioned region were studied. The COI-sequence of *Drasteria* is almost not variable (no more than 3 nucleotides within one species). The genus *Drasteria* is monophyletic with strong bootstrap-support of branches. 51 haplotypes were extracted from 100 studied sequences; inside the *Drasteria* populations local as far as widely distributed haplotypes are present. In the Middle Asiatic populations of *D. caucasica* (Kolenati, 1846) the genetic differences on the species level are not detected, this we can conclude *D. hyblaeoides* (Moore, 1878) is not occur the Middle Asia.

urn:lsid:zoobank.org:pub:3BE982D7-3F39-4405-8A71-090719ADAE9C

Памяти Бориса Витальевича Страдомского,  
большого ученого и хорошего друга,  
посвящается.

### Введение

Молекулярные методы в настоящее время широко применяются в различных отраслях биологии. В систематике и филогенетике насекомых они применяются уже более 70 лет: от первых работ с использованием электрофореза белков в 50-х гг. прошлого века через более достоверные методы ДНК-гибридизации в 70-х – 80-х годах того же века до начала активного использования ДНК-филогенетики на основании исследования последовательностей нуклеотидов (с конца прошлого столетия) [Page, Holmes, 1998; San Mauro, Agorreta, 2010].

Активность применения молекулярных методов сильно зависит от популярности группы организмов. Например, за последние 20 лет для парусников только одного рода *Parnassius* s.l. было опубликовано не менее 30 работ по молекулярной филогенетике и филогеографии; перечислим лишь некоторые: [Michel et al., 2008; Корб, 2012; Churkin, Michel, 2014; Korb et al., 2016a; Condamine et al., 2018]. Для менее популярных таксонов количество молекулярных работ значительно ниже; например, для многих родов ночных чешуекрылых таких работ нет вообще, для части родов это одна или две работы. Род *Drasteria* Hübner, [1818] – не исключение. Наиболее объемное секвенирование видов *Drasteria* произведено в Северной Америке в рамках проекта BOLD (Barcode of Life Database); эти данные использованы в работе Р. Захири с соавторами [Zahiri et al., 2017]. Для Палеарктики секвенирование видов *Drasteria* проводилось фрагментарно в рамках общих программ изучения биоразнообразия чешуекрылых конкретных регионов – Иберийского п-ова [Ortiz et al., 2017] и Пакистана [Ashfaq et al., 2017].

Род *Drasteria* имеет широкое голарктическое распространение. Единственная ревизия рода в пределах ареала сделана более 120 лет назад [Butler, 1892]; ревизии неарктических видов рода предпринимались два раза [Richards, 1936; Metlevski, Zolnerowich, 2009], палеарктических – один раз [John, 1910]. В палеарктической части ареала представители рода предпочитают аридные ландшафты, на север они распространены не далее бассейна Нижней Волги. Представители этого рода – ночные бабочки средней и небольшой величины, в размахе крыльев редко превышают 50 мм. Имеют характерный рисунок крыльев, напоминающий рисунок видов рода *Catocala*, но обычно более простой (Рис. 1): на переднем крыле хорошо заметны крупное почковидное (дискальное) пятно и двойные анте- и постмедиальная линии, причём постмедиальная линия, как правило, зигзагообразно изогнута возле почковидного пятна (один из углов этого изгиба непосредственно касается нижнего края почковидного пятна). Фон задних крыльев белый (реже светло-серый или жёлтый) с широкой чёрной полосой вдоль наружного края, иногда соединяющейся чёрными перемычками с дискальным пятном и наружным краем крыла. Бахромка задних крыльев также часто пёстрая, с чередующимися белыми и чёрными участками. Гениталии самца асимметричные, с удлинёнными вальвами, сильно расширенными и слабо склеротизованными в дистальной половине, крупной заострённой гарпой и двумя другими отростками разной длины в базальной половине, длинным изогнутым унксом, широкой угловатой юкстой и коротким широким саккусом. Эдеагус короткий и обычно широкий, простой формы, но везика, наоборот, очень сложного строения: с тремя-четырьмя дивертикулумами разной формы, некоторые из них покрыты многочисленными мелкими шипами. Гениталии самок типичного для Еребидае строения: яйцеклад удлинённый, антрум расширенный и мембранозный, проток копулятивной сумки сильно склеротизован, копулятивная сумка крупная, обычно овальной формы, мембранозная, без сигнумов; VIII стернит крупный, слабо склеротизован.

Кратко молекулярно-филогенетический анализ *Drasteria* Палеарктики был сделан в нашей ревизии этого рода в пределах Средней Азии и прилегающих территорий [Matov, Korb, 2019]. Настоящая работа является полной версией молекулярно-филогенетического анализа. Кроме того, с момента опубликования нашей работы были получены последовательности двух других таксонов *Drasteria*, которые учтены в настоящей статье.

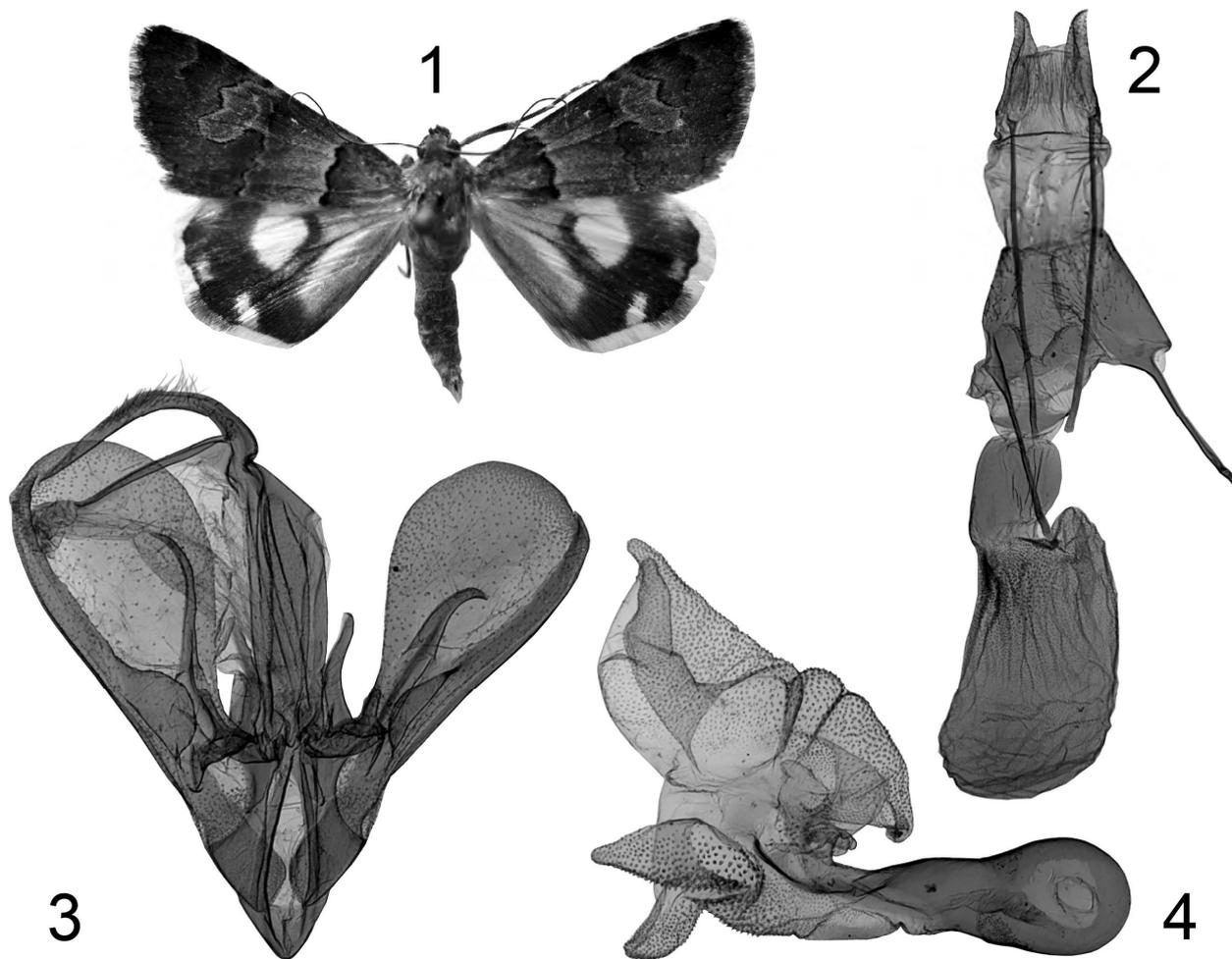


Рис. 1–4. *Drasteria rada* (Boisduval 1848), типовой вид установленного для Палеарктики подрода *Leucanitis* Guenée, 1852. 1 – самец, вид сверху; 2 – гениталии самки; 3 – гениталии самца, эдегус удален; 4 – эдегус, везика расправлена.

## Материал и методы

Нами проанализировано 103 пробы *Drasteria*, из которых 80 являются нашими собственными (Таб. 1), 23 – взяты из баз геномных данных GenBank [Benson et al., 2013] и BOLD [Ratnasingham, Hebert, 2007] (Таб. 2). Для анализа использованы последовательности первой субъединицы митохондриального гена цитохромоксидазы (COI) (так называемый «штрихкод живого» - barcode of life; основной ген, служащий для идентификации организмов [Hebert et al., 2003]).

Секвенирование собранных нами проб произведено в рамках проекта BOLD на базе University of Guelf, Канада [Ratnasingham, Hebert, 2007]. Для секвенирования использованы прямой праймер LepF1 (ATTCAACCAATCATAAAGATATTGG) и обратный праймер LepR1 (TAAACTTCTGGATGTCCAAAAAATCA) [Hebert et al., 2004]. Подготовка последовательностей для анализа производилась с использованием ПО BioEdit ver. 7.2.5 и M.E.G.A. ver. X; обсчет последовательностей производился с использованием ПО M.E.G.A. ver. X, PopArt ver. 1.7, DNAsP ver. 6.12.01. Для статистических расчетов использовано ПО IBM SPSS Statistics ver. 23.

## Результаты

Для определения изменчивости последовательности COI произведено секвенирование 14 проб *D. obscurata* (Staudinger, 1882) из Тянь-Шаня и 14 проб *D. caucasica* (Kolenati, 1846) из разных мест Средней Азии. Выяснено, что основная масса проб из одного места (8 проб из окр. г. Алматы) идентична (Таб. 3); единственная не идентичная остальным проба имеет различие всего в 1 нуклеотид. В окрестностях Бишкека одна проба идентична большинству проб из окр. Алматы; три пробы из окр. г. Бишкек имеют отличие в 1 нуклеотид от проб из г. Алматы. Последовательность из окр. пос. Аксуат (хр. Сырдарьинский Каратау) имеет отличия в 1 нуклеотид от проб из окр. г. Бишкек и от 2 до 3 нуклеотидов из окр. г. Алматы.

Пробы *D. caucasica* демонстрируют тот же уровень варибельности: из 7 проб, собранных на территории Северного Тянь-Шаня, Турана и Джунгара, 6 идентичны, одна имеет различия в 2 нуклеотида. Пробы из Внутреннего Тянь-Шаня имеют стабильные отличия от проб из Северного Тянь-Шаня, Джунгара и Турана в 1 нуклеотид, из окрестностей Токтогульского вдхр. (Западный Тянь-Шань) 1–3 (в среднем 2) нуклеотида.

Таким образом, последовательность первой субъединицы гена цитохромоксидазы у представителей рода *Drasteria* имеет стабильную структуру, изменчивость внутри одного локалитета или региона выражена слабо, более 80% последовательностей для вида внутри одного региона идентичны, от 15 до 20% могут иметь различия не более чем в 1

нуклеотид; различия между последовательностями COI одного вида близко расположенных областей могут составлять 2–3 нуклеотида. Это позволяет использовать для анализа небольшое количество проб от вида или фенотипа.

Секвенировано 23 вида палеарктических *Drasteria* (2/3 состава), 10 видов (подавляющее большинство из которых малоизвестные и не собирались на протяжении многих лет) не секвенировано.

Оценочное значение параметра формы дискретного гамма-распределения нуклеотидов равно 0,1946. Схема замещения и его пороги оценивались с использованием модели Джукеса-Кантора [Jukes-Cantor, 1969]. Дискретное гамма-распределение использовано для моделирования порогов эволюционных скачков; определено 5 категорий. Основные эволюционные пороги внутри этих категорий: 0,00 (условный порог), 0,01, 0,11, 0,65, 4,23. Частоты встречаемости нуклеотидов равны: A = 25,00%, T/U = 25,00%, C = 25,00%, и G = 25,00%. Для оценки значений наибольшего сходства автоматически рассчитывалась соответствующая кладограмма. Для анализа использовано 105 последовательностей (включая внешнюю группу и два родственных таксона), включены следующие позиции кодонов: 1-я, 2-я, 3-я и некодирующие. Все позиции, не содержащие данных, во время анализа удалены, в использованной для анализа матрице после всех модификаций осталось 572 нуклеотида.

Значение нуклеотидного разнообразия составляет для полного множества 0.0405698 (все последовательности, включая внешнюю группу и близкие роды), только для *Drasteria* 0.0424960 – степень сегрегации весьма высока, число сегрегирующих оснований – 151. Число оснований, информативных для теста парсимонии, составляет 116. D Таджики [Tajima, 1989] для полного набора последовательностей (включая внешнюю группу и два близких рода) 0.537892. При исключении из анализа внешней группы и близких родов D Таджики составляет 0.288775. Для последовательностей только *D. obscurata* D Таджики -1.269930, только *D. caucasica* -0.826682, только *D. saiani* (Staudinger, 1882) -0.931679. Количество последовательностей остальных видов недостаточно для анализа.

Результат теста филогении: кладограмма, рассчитанная по методу наибольшего сходства (Рис. 5 – 7).

Анализ гаплотипов (Рис. 8): при указанном для данного набора данных нуклеотидном разнообразии (0.405698) стандартная дисперсия составляет 0.0000019, а стандартное отклонение 0.00139. Общее число мутаций в наборе данных: 168, при среднем значении нуклеотидных различий 23.20535 и среднем распределении мутаций на одну последовательность 32.38631 и на одно основание 0.05662. Количество зарегистрированных гаплотипов: 52, разнообразие гаплотипов 0.970 при средневзвешенной дисперсии гаплотипов 0.00005 и стандартном отклонении 0.007.

## Дискуссия

Теория многомерной эволюционной стратегии впервые обсуждалась С.К. Корбом с соавторами [Korb et al., 2016b]; суть ее заключается в том, что эволюционного успеха могут достигать не только высокопластичные, но также и узкоспециализированные виды с низкой экологической валентностью, которые реализуют свой потенциал к выживанию и процветанию посредством активной адаптивной радиации в трансграничных стациях; особенно ярко это представлено в горных условиях, имеющих многочисленные варианты биотопов, а также множество биотопов с переходными условиями, отличающимися от первоначальных условий обитания таксона достаточно слабо.

Виды *Drasteria* обладают широким спектром приспособлений к аридным условиям низкогорий и предгорных пустынь Средней Азии и Казахстана [Щеткин, 1975], однако в горах аридные условия с высотой сменяются гумидными, средние температуры понижаются; выше определенных высот (3200–3500 м) в горах Средней Азии отсутствует безморозный период [Гвоздецкий, Михайлов, 1963]. Очевидно, что реализуемые эволюционные стратегии включают перестройку организма и поведения видов рода для того, чтобы они могли не только выживать, но также и процветать в условиях высокогорных пустынь. Одним из таких приспособлений является обитание высокогорных видов *Drasteria* в крупнощебнистых осыпях, быстро нагреваемых днем от энергии солнца и довольно долго сохраняющих тепло ночью в силу больших размеров камней (*D. obscurata*, *D. kusnezovi*, *D. catocalis*). Другое приспособление к прохладным ночным условиям среднегорий и высокогорий и жарким ночным условиям предгорий и низкогорий – активная работа крыльями *Drasteria* в позе покоя. В высокогорьях и среднегорьях таким образом эти бабочки разогревают свое тело за счет грудной мускулатуры, в низкогорьях – охлаждают тело формируемым крыльями потоком воздуха.

Род *Drasteria* является не менее удобной группой для изучения многомерной эволюционной стратегии, чем *Euphydryas* Scudder, 1872: в роде имеются как широко распространенные, так и локальные виды; представители рода занимают главным образом аридные и переходные типы биотопов; наибольшего разнообразия род достигает в горных областях, что говорит об активной адаптивной радиации в трансграничных биотопах; и т.п.

## Изменчивость

Уровень изменчивости последовательности COI, подтвержденный на наборах данных двух полиморфных видов из одного и того же (*D. obscurata*) и разных (*D. caucasica*) регионов, низкий. Низкий уровень изменчивости митохондриального генома совок отмечался и ранее [Gregory, Hebert, 2002], однако на небольшом материале (не более трех проб от вида). Наши исследования подтверждают выводы Грегори и Хеберта на большем материале.

Изменчивость внешних признаков достаточно широка. *D. caucasica* может встречаться как в обычной форме (передние крылья имеют хорошо выраженные пятна и линии), так и в форме с редуцированными пятнами и линиями (при этом окраска переднего крыла кажется почти однородной); цвет поперечных линий на переднем крыле может также сильно различаться. Секвенированные нами из долины р. Или бабочки относятся к обоим фенотипам; также секвенировано несколько экземпляров с промежуточными признаками. Различия в последовательности COI, как указано выше, либо отсутствуют, либо составляют не более 1 нуклеотида. Корреляций между нуклеотидными различиями COI и рисунком крыльев у экземпляров этого вида не обнаружено.

*D. obscurata* также имеет широко изменчивый крыловой рисунок, особенно ярко эта вариабельность проявляется в основном фоне крыльев: он варьирует от почти белого у популяций из пустынь Восточного Приаралья до темно-серых на Тянь-Шане и Алае и желтых в Гиссаре и Дарвазе. При этом, как отмечалось выше, изменчивость последовательности COI крайне низка и не превышает 3 нуклеотидов.

0.020

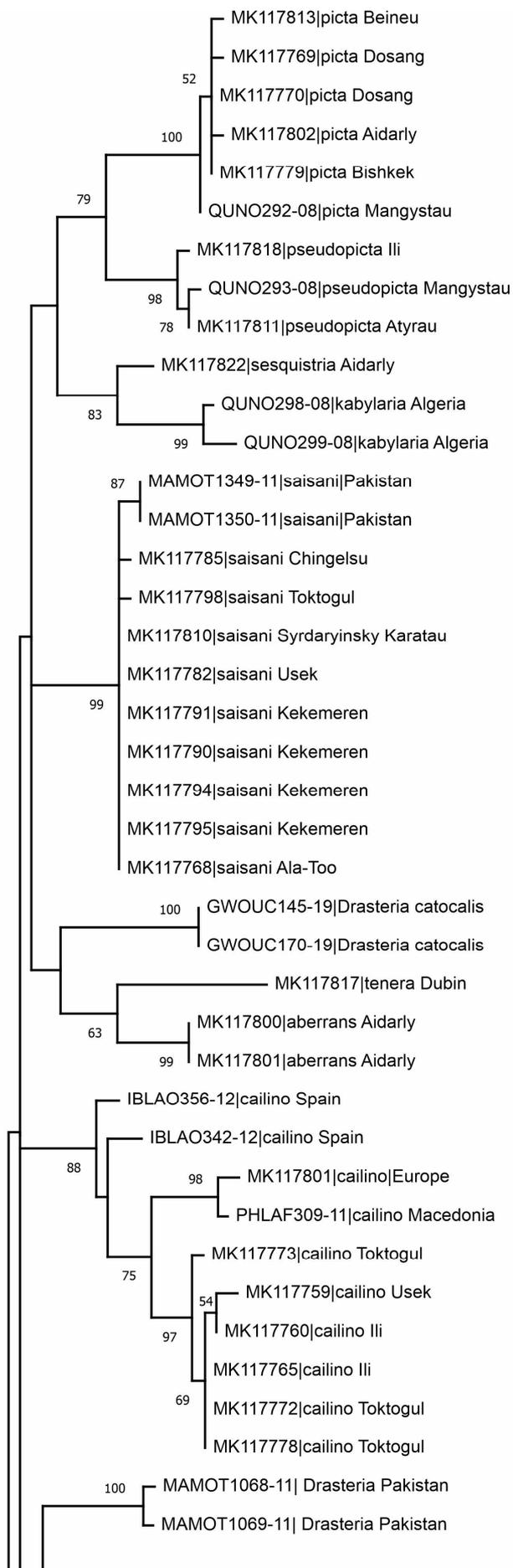


Рис. 5

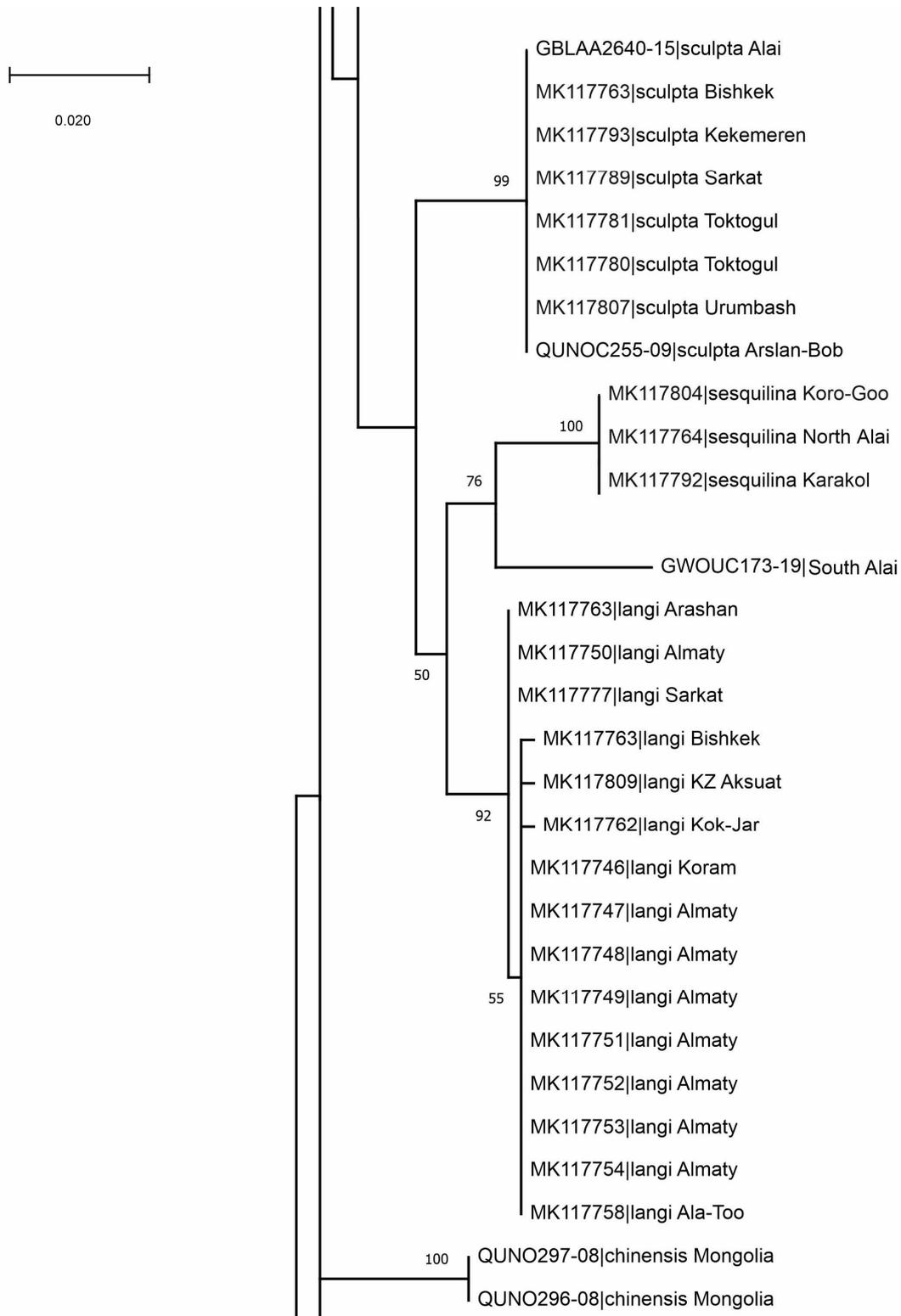


Рис. 6

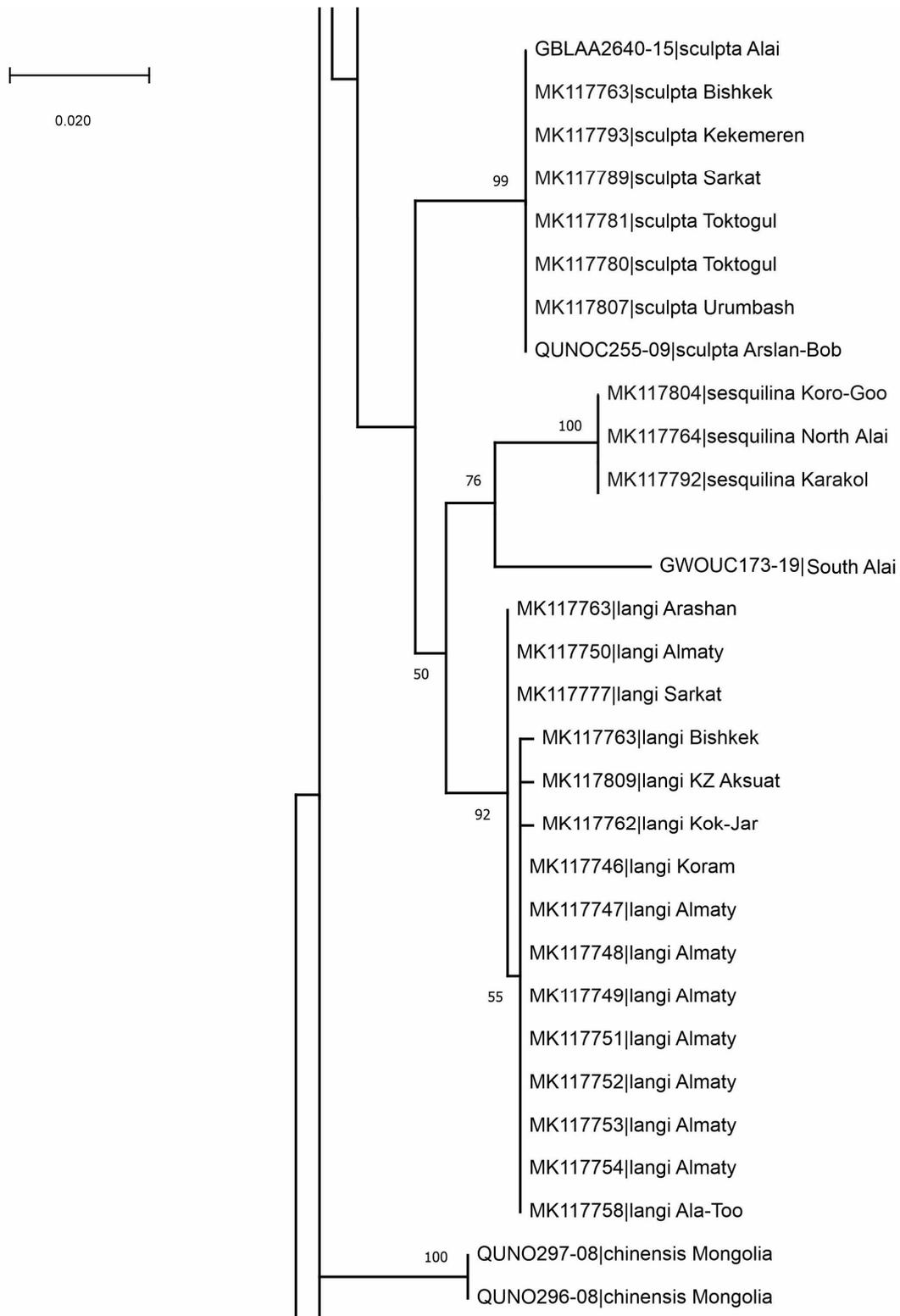


Рис. 7

Рис. 5–7. Кладограмма палеарктических представителей рода *Drasteria*. Метод максимального сходства, параметрическая модель Кимура-2, тест филогении: 10000 бутстреп-репликаций. Кладограмма разбита на 3 части для удобства чтения.

Следовательно, широкий размах изменчивости внешних признаков *Drasteria* не имеет корреляций с изменчивостью последовательности COI и имеет, очевидно, экзогенную природу (микроклимат, кормовые растения, обилие пищи и т.п.).

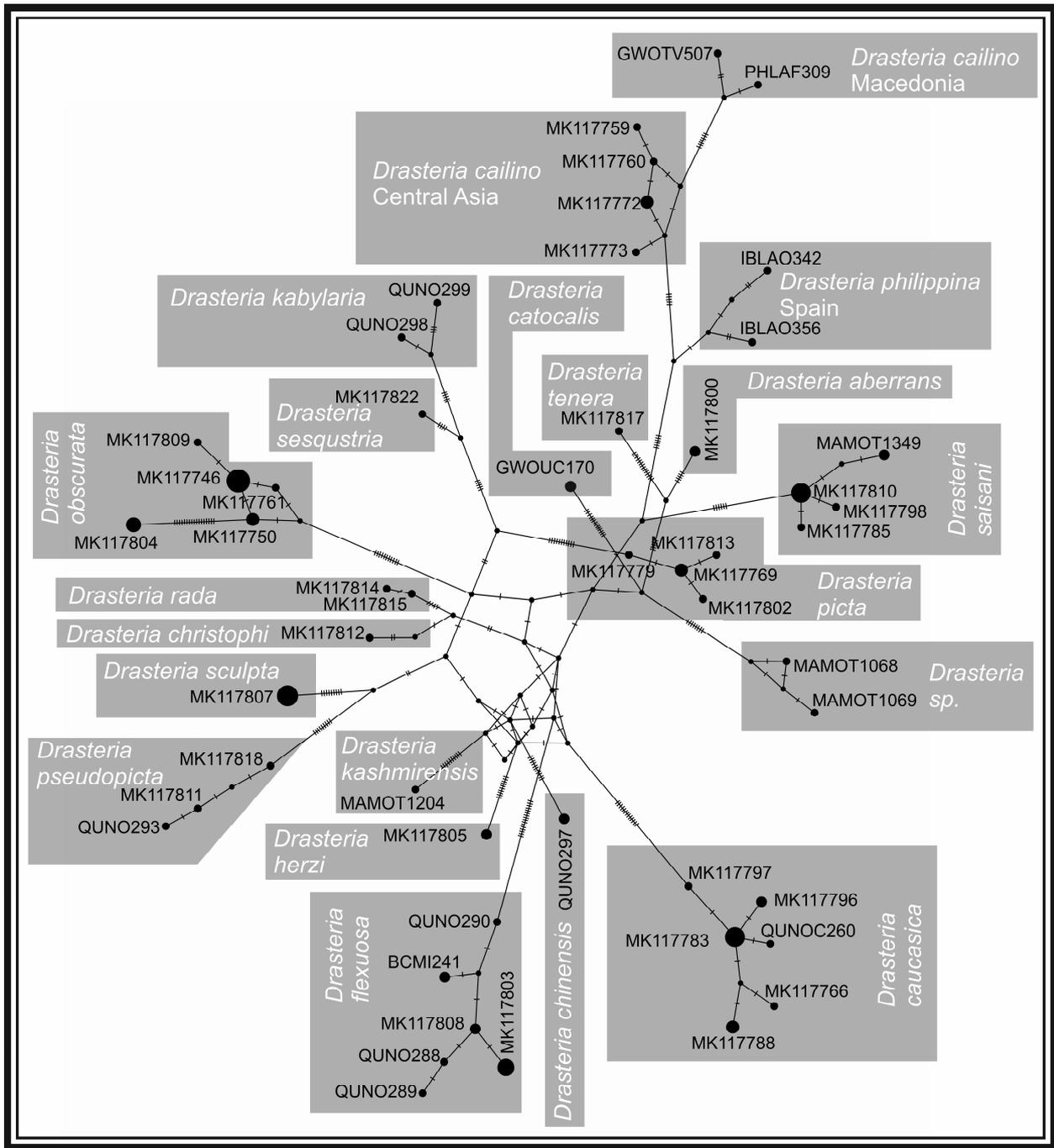


Рис. 8. Сеть гаплотипов *Drasteria* Палеарктики. Метод построения: Median Joining. Сеть построена для выровненных последовательностей COI, 103 последовательности, 52 гаплотипа.

### Анализ кладограммы

Анализ кладограммы палеарктической части рода (Рис. 5–7) показывает, что близкие морфологически таксоны образуют отдельные кластеры с высокой бутстреп-поддержкой. Этими кластерами являются: кластер *D. picta* (Christoph, 1877) (секвенированы все палеарктические виды группы), кластер *D. saizani* (секвенировано 3/5 палеарктической фауны группы, не секвенированы *D. yerburyi* (Butler, 1892), вид, известный только по типовому материалу, и *D. sinuosa* (Staudinger, 1884) ввиду отсутствия пригодного для ДНК-анализа материала), кластер *D. aberrans* (Staudinger, 1888) (секвенировано 3/5 видов группы, не секвенированы: *D. antiqua* (Staudinger, 1889), малоизвестный вид, отсутствующий в сборах более 30 лет, *D. axuana* (Püngeler, 1907), ввиду отсутствия пригодного для ДНК материала), кластер *D. langi* (секвенировано 5/6 палеарктических видов группы, не секвенирован: *D. mongoliensis* Wiltshire, 1969 ввиду отсутствия пригодного для ДНК-анализа материала), кластер *D. rada* (Boisduval, 1848) (секвенировано 2/3 палеарктических видов группы, не секвенирован: *D. scolopax* (Alphéraky, 1892), малоизвестный вид, не собиравшийся более 100 лет), кластер *D. caucasica* (секвенирование фенотипов *D. hyblaeoides* (Mooge, 1878) из Средней Азии показало полное отсутствие генетических отличий от *D. caucasica*, однако проб этого таксона из его типового местонахождения или близких областей у нас не было, поэтому прием в качестве рабочей гипотезы, что нами секвенировано 2/3 палеарктической

фауны группы), кластер *D. chinensis* (Alphéraky, 1892) (секвенирован полностью), кластер *D. flexuosa* (Ménétriès, 1849) (секвенированы все палеарктические виды группы), кластер *D. herzi* (Alphéraky, 1895) (секвенирована половина палеарктической фауны группы, не секвенирован *D. kusnezovi* (John, 1910) по причине отсутствия пригодного для ДНК-анализа материала).

Полученное филогенетическое древо характеризует род *Drasteria* как монофилетическую группу (бутстреп-поддержка базального ветвления 99); на кладограмме рода выделяется 10 локусов, коррелирующих с группами видов, выделенных по морфологическим признакам [Matov, Korb, 2019]. Эти группы образуют 4 кластера, которые, вероятно, могут трактоваться как подроды: кластер *D. langi* (группы *D. langi*, *D. saisani*, *D. cailino* (Lefèbvre, 1827), *D. aberrans*, *D. picta*), кластер *D. rada* (группы *D. rada*, *D. chinensis* и *D. caucasica*), кластер *D. flexuosa* (группа *D. flexuosa*) и кластер *D. herzi* (группа *D. herzi*).

Для палеарктической части рода установлены следующие таксоны родовой группы: *Drasteria* (типовой вид *Drasteria graphica* Hübnér, 1818), *Leucanitis* Guenée, 1852 (типовой вид: *Microphisa rada* Boisduval, 1848) и *Aleucanitis* Warren, 1913 (типовой вид: *Heliothis cailino* Lefèbvre, 1827); таким образом, в палеарктической части рода описано два подрода (*Drasteria* s.str. (= *Aleucanitis*); *Leucanitis*); два других вероятных подрода остаются до сих пор неописанными.

Анализ кладограмм отдельных групп видов (рис. 5–7) позволяет сделать следующие заключения. *D. saisani* является генетически маловариабельным видом, четко разделенным только на два кластера: среднеазиатский и пакистанский (рис. 5). Пакистанская популяция вида, возможно, заслуживает описания в качестве отдельного подвида (требуется дополнительное исследование с привлечением большего материала). *D. cailino* в Средней Азии также генетически довольно стабилен, составляет на кладограмме отдельный кластер. Кроме него, в этой части кладограммы выделяются кластер североафриканского вида *D. philippina* (Austaut, 1880) (на кладограмме это последовательности IBLAO356-12 и IBLAO342-12) и южноевропейского (номинативного) подвида *D. cailino* (на кладограмме это последовательности МК117801 и PHLAF309-11) (Рис. 5).

Кладограмма *D. picta* разделилась на два глубоко разобщенных кластера (Рис. 5): *D. picta* и *D. pseudopicta* Matov et Korb, 2019. Различия последовательностей COI между двумя этими таксонами оказались 2.2–2.5%.

Кладограмма *D. caucasica* по всей Средней Азии и Южному Казахстану имеет довольно равномерный вид (Рис. 7); в отдельный кластер выделяется только одна группа гаплотипов (см. ниже) с широким распространением. Важно отметить, что нами производился отбор для секвенирования как экземпляров *D. caucasica*, имеющих «классическую» внешность, так и экземпляров, первоначально определенных как *D. hyblaeoides*. Как видно, разобщения на уровне видов эти гаплотипы не имеют – часть экземпляров, имеющих типичный для *D. hyblaeoides* облик, встречается и в широко распространенном, и в локальных, гаплотипах.

Кладограмма группы *D. langi* (Рис. 6) также довольно однородна; эта однородность следует и из анализа гаплотипов группы (см. ниже). Важно отметить, что гаплотип с широким распространением (Заилийский Алатау – Киргизский хр. – Туркестанский хр.) находится в базальном положении относительно остальных; к этому же гаплотипу относится проба, взятая от экземпляра, имеющего типичную для *langi* внешность (желтый фон задних крыльев). С учетом того, что последовательности COI для фенотипов *obscurata* и *langi* не имеют различий, их рисунок крыльев сходен (различается только основной фон задних крыльев), а гениталии самцов идентичны (см. [Matov, Korb, 2019]), название *langi* имеет приоритет перед *obscurata*, а последний является подвидом первого.

Кладограмма группы *D. flexuosa* (Рис. 7), прежде всего, показывает, что обитающий в Монголии и Южной Сибири таксон *D. pulverosa* Wiltshire, 1969, хотя и составляет на кладограмме группы отдельную, базальную, ветвь, не имеет достаточных отличий для придания ему видового статуса, поэтому должен быть синонимизирован с *D. flexuosa* (Ménétriès, 1849) = *D. pulverosa* Wiltshire, 1969. На кладограмме этого вида отдельные кластеры составляют две популяции: израильская и казахстанская. Возможно, они представляют отдельные подвиды, хотя, скорее всего, эта лакуна заполнится при появлении дополнительного материала из не охваченных данным исследованием локалитетов в Передней Азии и на Ближнем Востоке.

Наиболее любопытные результаты получены для кластеров *D. sesquilina* и *D. tenera*. В первом кластере, по результатам ДНК-тестирования собранной в 2019 г. в ущ. Кызыл-Эшме (южный макросклон Алайского хр.) пробы, имеется, возможно, еще неописанный вид *Drasteria*. К сожалению, по единственной пробе нельзя однозначно определить статус обнаруженной популяции ввиду того, что существует вероятность ошибок секвенирования. Вопрос с этой популяцией мы оставляем открытым до секвенирования как минимум еще одной пробы из того же локалитета.

Во второй кластер, объединяющий виды, имеющие в целом однотипные окраску и рисунок крыльев (бабочки разных оттенков серого, с одним или несколькими крупными черными пятнами на заднем, более светлом, крыле, и с темным струйчатым рисунком на переднем крыле), совершенно неожиданно попал характеризующийся иными внешними признаками *D. catocalis*. Для *D. catocalis* характерны разноцветные крылья (передние от серых до бурых, задние от желто-оранжевых до красных) с крупным черным дискальным пятном и двумя черными перевязями (срединной и краевой) на заднем крыле.

#### Анализ гаплотипов

Всего из использованных нами 103 проб *Drasteria* выделено 52 гаплотипа, т.е. формально каждой второй пробе соответствует отдельный гаплотип (Рис. 8). Наибольший интерес представляют большие выборки последовательностей: *D. obscurata* и *D. caucasica*.

Выборка *D. obscurata*. Внутри выборки определено 4 мутации и 5 гаплотипов. Гаплотип 1: правобережье Аральского моря (1 проба); гаплотип 2: центральная часть Заилийского Алатау – центральная часть Киргизского хр. (9 проб); гаплотип 3: широко распространенный в Средней Азии (3 пробы: Заилийский Алатау, Киргизский хр., Туркестанский хр.); гаплотипы 4 и 5: центральная часть Киргизского хр. (по 1 пробе).

Выборка *D. caucasica*. Внутри выборки определено 6 мутаций и 6 гаплотипов. Гаплотипы 1 и 2: Ферганский хр. (1 проба гаплотип 1, 3 пробы гаплотип 2), гаплотип 3: хр. Молдо-Тоо (2 пробы), гаплотип 4: равнины Юго-Восточного Казахстана (1 проба), гаплотип 5: долина р. Или (1 проба), гаплотип 6: широко распространённый в горах Средней Азии и Казахстана (7 проб из Джунгарского Алатау, долины р. Или и Киргизского хр.).

Гаплотипы проанализированных таксонов, таким образом, демонстрируют те же закономерности, что гаплотипы большинства других чешуекрылых [Pazhenkova et al., 2015]: внутри каждой популяции имеется как минимум один гаплотип, характерный только для определенного местонахождения, и как минимум один гаплотип, имеющий широкое распространение. Гаплотипов с широким распространением может быть несколько, как для *D. obscurata* (два гаплотипа: первый имеет северотяньшанское распространение, второй – широко-среднеазиатское), или один, как для *D. caucasica*.

## Выводы

1. Впервые исследованы последовательности COI двух третей видов рода *Drasteria* Палеарктики.
2. Последовательность COI представителей *Drasteria* имеет низкий уровень изменчивости, различия между популяциями исследованных видов из разных местонахождений не превышают 3 нуклеотидов.
3. Кладограмма, построенная для рода *Drasteria*, показывает его монофилетичность с высокой бутстреп-поддержкой. Группы видов на кладограмме хорошо разграничены.
4. Из 103 исследованных ДНК-проб выделено 52 гаплотипа. Подтверждается, что внутри популяций *Drasteria* имеются как локальные, так и широко распространенные гаплотипы.
5. В популяциях *D. caucasica* Средней Азии не обнаружено генетических различий на уровне вида, на этом основании можно констатировать, что в Средней Азии не встречается *D. hyblaeoides*.
6. Внутри группы *D. sesquilinea* с южного макросклона Алайского хребта обнаружен предположительно новый для науки вид, требующий дополнительного изучения.

**Благодарности.** Авторы сердечно признательны В. Маю (Dr W. Mey), курирующему коллекции чешуекрылых Museum für Naturkunde Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung (Берлин, Германия), за предоставление доступа к коллекциям. Авторы благодарны команде проекта BOLD за секвенирование проб *Drasteria* и лично А. Хаусманну (Dr A. Hausmann, Zoologische Staatssammlung München, Мюнхен, Германия) за организацию секвенирования. За предоставление материалов, пригодных для ДНК-секвенирования, авторы благодарны А. Самусю (Волгоград), Е. Комарову (Волгоград), А. Белику (Саратов), Р. Хаверинену (R. Haverinen, Хельсинки, Финляндия) и К. Нуппонену (Dr K. Nurponen, Хельсинки, Финляндия). За критическое прочтение рукописи и ряд ценных замечаний и дополнений авторы признательны † Б.В. Страдомскому (Институт аридных зон Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону). Работа А.Ю. Матова была выполнена в рамках гостемы АААА-А17-117030310210-3, а также поддержана программой развития биоресурсных коллекций ФАНО.

## Литература

- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. 1963. Физическая география СССР. М.: Гос. изд-во географ. лит. 572 с.
- Корб С.К. 2012. Систематика трибы Parnassiini (Lepidoptera: Papilionidae) на основании исследования четырех генов и морфологии имаго // Эверсманния. Энтомол. иссл. в России и соседних регионах. Вып. 31-32. Тула. С. 5–37.
- Щеткин Ю.Л. 1975. Высшие чешуекрылые песков Вахшской долины (Lepidoptera: Rhopalocera и Heterocera). Душанбе: Изд-во АН Тадж. ССР. 195 с.
- Asfaq M., Akhtar S., Athar Rafi M., Mansoor S., Hebert P.D.N. 2017. Mapping global biodiversity connections with DNA barcodes: Lepidoptera of Pakistan // PLoS One. Vol. 12 (3). e0174749
- Benson D.A., Cavanaugh M., Clark K., Karsch-Mizrachi I., Lipman D. J., Ostell J., Sayers E. V. 2013. GenBank // Nucleic Acids Research. Vol. 41. P. D36–D42.
- Butler A.G. 1892. Revision of the Noctuid genus *Melipotis*, Hübn., with descriptions of two new species // The annals and magazine of natural history. Vol. 10. P. 315–327.
- Churkin S., Michel F. 2014. Analyses of morphology and mitochondrial DNA reveal a deep split within *Parnassius charltonius* Gray, [1853] (Lepidoptera, Papilionidae) // Atalanta. Vol. 45. P. 97–125.
- Condamine F.L., Rolland J., Höhna S., Sperling F.A. H., Sanmartín I. 2018. Testing the role of the red queen and court jester as drivers of the macroevolution of Apollo butterflies // Systematic Biology. Vol. 67 (6). P. 940–964.
- Gregory T.R., Hebert P.D.N. 2002. Genome size variation in lepidopteran insects // Canad. J. Zool. Vol. 81. P. 1399–1405.
- Hebert P.D., Cywinska A., Ball S. L., de Waard J.R. 2003. Biological identifications through DNA barcodes // Proc. Biol. Sciences. Vol. 270. P. 313–321.
- Hebert P.D., Penton E.H., Burns J.M., Janzen D.H., Hallwachs W. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator* // Proc. Nat. Acad. Scien. USA. Vol. 101. P. 14812–14817.
- John O. 1910. Eine Revision der Gattung *Leucanitis* Gn. // Horae Soc. Entomol. Ros. T. 39. P. 585–646.
- Jukes T.H., Cantor C.R. 1969. Evolution of protein molecules // Mammalian Protein Metabolism. New York: Acad. Press. P. 21–132.
- Korb S.K., Fric Z.F., Bartonova A. 2016a. Phylogeography of *Koramius charltonius* (Gray, 1853) (Lepidoptera: Papilionidae): a case of too many poorly circumscribed subspecies // Nota lepid. Vol. 39 (2). P. 169–191.
- Korb S.K., Bolshakov L.V., Fric Z.F., Bartonova A. 2016b. Cluster biodiversity as a multidimensional structure evolution strategy: checkerspot butterflies of the group *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera: Nymphalidae) // Syst. Entomol. Vol. 41. P. 441–457.
- Matov A.Y., Korb S.K. 2019. A revision of the South Kazakhstanian and Central Asiatic representatives of the genus *Drasteria* with attention to the adjacent territories (Lepidoptera: Erebidae) // Zootaxa. No. 4673. 104 p.
- Metlevski J., Zolnerowich G. 2009. A new species of *Drasteria* Hübner (Noctuidae: Catocalinae: Melipotini) from Arizona, with comments on the genus // J. Lepid. Soc. Vol. 63. P. 1–10.
- Michel F., Rebourg C., Cosson E., Descimon H. 2008. Molecular phylogeny of Parnassiinae butterflies (Lepidoptera: Papilionidae) based on the sequences of four mitochondrial DNA segments // Ann. Soc. Entomol. France. Vol. 44 (1). P. 1–36.
- Otriz A.S., Rubio R.M., Guerrero J.J., Garre M.J., Serrano J., Hebert P.D.N., Hausmann A. 2017. Close congruence between barcode index numbers (bins) and species boundaries in the Erebidae (Lepidoptera: Noctuoidea) of the Iberian Peninsula // Biodiversity data Journal. Vol. 5: e19840.

- Page R.D.M., Holmes E.C. 1998. Molecular evolution: a phylogenetic approach. Oxford: Blackwell Science. 420 p.
- Pazhenkova E.A., Zakharov E.V., Lukhtanov V.A. 2015. DNA barcoding reveals twelve lineages with properties of phylogenetic and biological species within *Melitaea didyma* sensu lato (Lepidoptera, Nymphalidae) // ZooKeys. No. 538. P. 35–46.
- Ratnasingham S., Hebert P. 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System ([www.barcodinglife.org](http://www.barcodinglife.org)) // Molecular Ecology Notes. Vol. 7 (3). P. 355–364.
- Richards A.G. 1939. A revision of the North American species of the *Phoberia* – *Melipotis* – *Drasteria* group of moths (Lepidoptera, Phalaenidae). New York: New York Entomol. Soc. 100 p.
- San Mauro D., Agorreta A. 2010. Molecular systematics: a synthesis of the common methods and the state of knowledge // Cellular and Molecular Biology Letters. Vol. 15 (2). P. 311–341.
- Tajima F. 1989. Statistical methods to test for nucleotide mutation hypothesis by DNA polymorphism // Genetics. Vol. 123. P. 585–595.
- Zahiri R., Lafontaine J.D., Schmidt B.C., de Waard J.R., Zakharov E.V., Hebert P.D.N. 2017. Probing planetary biodiversity with DNA barcodes: the Noctuoidea of North America // PLoS One. Vol. 12 (6): e0178548.

Поступила в редакцию 18.04.2020.

**РЕЗЮМЕ.** На базе последовательности первой субъединицы гена цитохромоксидазы (COI) предлагается молекулярно-филогенетический анализ совок рода *Drasteria* Hübner, [1818] Палеарктики; исследованы последовательности COI двух третей видов рода этого региона. Последовательность COI *Drasteria* имеет низкий уровень изменчивости (не более 3 нуклеотидов внутри одного вида). Род *Drasteria* является монофилетичным с высокой бутстреп-поддержкой ветвлений. Из 100 исследованных ДНК-проб выделено 52 гаплотипа; внутри популяций *Drasteria* имеются как локальные, так и широко распространенные гаплотипы. В популяциях *D. caucasica* (Kolenati, 1846) Средней Азии не обнаружено генетических различий на уровне вида, поэтому можно констатировать, что в Средней Азии не встречается *D. hyblaeoides* (Moore, 1878). Библ. 26.

Таблица 1  
Последовательности COI, секвенированные в рамках настоящего исследования

№	Идентификатор GenBank	Вид	Страна	Локалитет	Широта	Долгота
1	MK117746	<i>D. obscurata</i>	Казахстан	Корам	43.56861	78.23333
2	MK117747	<i>D. obscurata</i>	Казахстан	Б. Алмаатинка	43.22972	76.99861
3	MK117748	<i>D. obscurata</i>	Казахстан	Б. Алмаатинка	43.22972	76.99861
4	MK117749	<i>D. obscurata</i>	Казахстан	Б. Алмаатинка	43.22972	76.99861
5	MK117750	<i>D. obscurata</i>	Казахстан	Б. Алмаатинка	43.22972	76.99861
6	MK117751	<i>D. obscurata</i>	Казахстан	Б. Алмаатинка	43.22972	76.99861
7	MK117752	<i>D. obscurata</i>	Казахстан	Б. Алмаатинка	43.22972	76.99861
8	MK117753	<i>D. obscurata</i>	Казахстан	Б. Алмаатинка	43.22972	76.99861
9	MK117754	<i>D. obscurata</i>	Казахстан	Б. Алмаатинка	43.22972	76.99861
10	MK117755	<i>D. obscurata</i>	Киргизия	Алай	40.26638	73.53444
11	MK117756	<i>D. sesquilina</i>	Киргизия	Алай	40.26638	73.53444
12	MK117757	<i>D. obscurata</i>	Киргизия	Пер. Урумбаш	41.77861	72.99583
13	MK117758	<i>D. obscurata</i>	Киргизия	Бишкек	42.83222	74.75805
14	MK117759	<i>D. cailino</i>	Казахстан	Усек	44.48944	80.02777
15	MK117760	<i>D. cailino</i>	Казахстан	Коктал	44.17722	79.68944
16	MK117761	<i>D. obscurata</i>	Киргизия	Бишкек	42.83222	74.75805
17	MK117762	<i>D. obscurata</i>	Киргизия	Бишкек	42.83222	74.75805
18	MK117763	<i>D. sculpta</i>	Киргизия	Бишкек	42.71472	74.64333
19	MK117764	<i>D. sesquilina</i>	Киргизия	Алай	40.26638	73.53444
20	MK117765	<i>D. cailino</i>	Казахстан	Коктал	44.17722	79.68944
21	MK117766	<i>D. caucasica</i>	Казахстан	Коктал	44.17722	79.68944
22	MK117767	<i>D. caucasica</i>	Казахстан	Жаркент	44.48944	80.02777
23	MK117768	<i>D. saisani</i>	Киргизия	Бишкек	42.71472	74.64333
24	MK117769	<i>D. picta</i>	Россия	Досанг	46.88944	47.91333
25	MK117770	<i>D. picta</i>	Россия	Досанг	46.88944	47.91333
26	MK117771	<i>D. caucasica</i>	Казахстан	Усек	44.48944	80.02777
27	MK117772	<i>D. cailino</i>	Киргизия	Токтогул	41.75500	73.00690
28	MK117773	<i>D. cailino</i>	Киргизия	Токтогул	41.75500	73.00690
29	MK117774	<i>D. caucasica</i>	Киргизия	Токтогул	41.75500	73.00690
30	MK117775	<i>D. caucasica</i>	Киргизия	Токтогул	41.75500	73.00690
31	MK117776	<i>D. caucasica</i>	Киргизия	Куланак	41.36600	75.58190
32	MK117777	<i>D. langi</i>	Киргизия	Саркат	39.75000	69.47310
33	MK117778	<i>D. cailino</i>	Киргизия	Токтогул	41.75500	73.00690
34	MK117779	<i>D. picta</i>	Киргизия	Бишкек	42.71472	74.64333
35	MK117780	<i>D. sculpta</i>	Киргизия	Токтогул	41.75500	73.00690
36	MK117781	<i>D. sculpta</i>	Киргизия	Токтогул	41.75500	73.00690
37	MK117782	<i>D. saisani</i>	Казахстан	Усек	44.31670	79.83330
38	MK117783	<i>D. caucasica</i>	Казахстан	Усек	44.31670	79.83330
39	MK117784	<i>D. caucasica</i>	Казахстан	Усек	44.31670	79.83330

№	Идентификатор GenBank	Вид	Страна	Локалитет	Широта	Долгота
40	MK117785	<i>D. saisani</i>	Казахстан	Чингельсеу	43.63330	78.76670
41	MK117786	<i>D. caucasica</i>	Казахстан	Коктал	45.45750	75.19360
42	MK117787	<i>D. caucasica</i>	Казахстан	Коктал	45.45750	75.19360
43	MK117788	<i>D. caucasica</i>	Киргизия	Токтогул	41.75500	73.00690
44	MK117789	<i>D. sculpta</i>	Киргизия	Саркат	39.75000	69.47310
45	MK117790	<i>D. saisani</i>	Киргизия	Каракол	41.98950	74.15840
46	MK117791	<i>D. saisani</i>	Киргизия	Каракол	41.98950	74.15840
47	MK117792	<i>D. sesquilina</i>	Киргизия	Каракол	41.98950	74.15840
48	MK117793	<i>D. sculpta</i>	Киргизия	Каракол	41.98950	74.15840
49	MK117794	<i>D. saisani</i>	Киргизия	Каракол	41.98950	74.15840
50	MK117795	<i>D. saisani</i>	Киргизия	Каракол	41.98950	74.15840
51	MK117796	<i>D. caucasica</i>	Киргизия	Куланак	41.36600	75.58190
52	MK117797	<i>D. caucasica</i>	Киргизия	Токтогул	41.75500	73.00690
53	MK117798	<i>D. saisani</i>	Киргизия	Токтогул	41.75500	73.00690
54	MK117799	<i>D. cailino</i>	Казахстан	Айдарлы	43.99350	79.57250
55	MK117800	<i>D. aberrans</i>	Казахстан	Айдарлы	43.99350	79.57250
56	MK117801	<i>D. aberrans</i>	Казахстан	Айдарлы	43.99350	79.57250
57	MK117802	<i>D. picta</i>	Казахстан	Айдарлы	43.99350	79.57250
58	MK117803	<i>D. flexuosa</i>	Казахстан	Дубин	43.76900	80.06420
59	MK117804	<i>D. sesquilina</i>	Киргизия	Коро-Гоо	41.49370	74.92570
60	MK117805	<i>D. kusnezovi</i>	Киргизия	Коро-Гоо	41.49370	74.92570
61	MK117806	<i>D. kusnezovi</i>	Киргизия	Коро-Гоо	41.49370	74.92570
62	MK117807	<i>D. sculpta</i>	Киргизия	Урумбаш	41.18530	73.38030
63	MK117808	<i>D. flexuosa</i>	Казахстан	Аксуат	45.70472	62.84777
64	MK117809	<i>D. obscurata</i>	Казахстан	Асуат	45.70472	62.84777
65	MK117810	<i>D. saisani</i>	Казахстан	Турлан	43.50870	68.84770
66	MK117811	<i>D. radapicta</i>	Казахстан	Толтыр	46.63500	54.18830
67	MK117812	<i>D. christophi</i>	Казахстан	Бейнеу	45.58170	55.44970
68	MK117813	<i>D. picta</i>	Казахстан	Бейнеу	45.58170	55.44970
69	MK117814	<i>D. rada</i>	Казахстан	Бейнеу	45.58170	55.44970
70	MK117815	<i>D. rada</i>	Казахстан	Бейнеу	45.58170	55.44970
71	MK117816	<i>D. flexuosa</i>	Казахстан	Бейнеу	45.58170	55.44970
72	MK117817	<i>D. tenera</i>	Казахстан	Дубин	43.76900	80.06420
73	MK117818	<i>D. radapicta</i>	Казахстан	Дубин	43.76900	80.06420
74	MK117819	<i>D. flexuosa</i>	Казахстан	Дубин	43.76900	80.06420
75	MK117820	<i>D. flexuosa</i>	Казахстан	Актогай	43.24300	78.88000
76	MK117821	<i>D. flexuosa</i>	Казахстан	Актогай	43.24300	78.88000
77	MK117822	<i>D. sesquistria</i>	Казахстан	Айдарлы	43.99350	79.57250
78	GWOUC173	<i>D. sesquilina pamira</i>	Киргизия	Кызыл-Эшме	39.6207	72.2868
79	GWOUC145	<i>D. catocalis</i>	Киргизия	Коро-Гоо	41.5217	74.7642
80	GWOUC170	<i>D. catocalis</i>	Киргизия	Бардобо	39.5145	73.2675
81	MK117823	<i>Drasteriodes limata</i>	Казахстан	Бейнеу	45.58170	55.44970
82	MK117824	<i>Armada panaceorum</i>	Казахстан	Бейнеу	45.58170	55.44970

Таблица 2

Последовательности COI, использованные в настоящей работе, полученные из баз данных BOLD и GenBank

№	Идентификатор	Ресурс	Вид (ID источника)	Страна	Локалитет	Широта	Долгота
1	BCMI241-11	BOLD	<i>D. flexuosa</i>	Израиль	Не указан	30.8006	35.2478
2	BCMI390-11	BOLD	<i>D. pulverosa</i>	Израиль	Не указан	30.7276	35.1835
3	IBLAO342-12	BOLD	<i>D. cailino</i>	Испания	Las Santas	37.9667	-2.5094
4	IBLAO356-12	BOLD	<i>D. cailino</i>	Испания	Murcia	38.0806	-2.2786
5	KM573645	GenBank	<i>Noctua orbona</i> (внешняя группа)	Австрия	Vorarlberg	47.2670	9.6670
6	MAMOT1069-11	GenBank	<i>D. chinensis</i>	Пакистан	Chitral	35.8333	71.7667
7	MAMOT1204-11	GenBank	<i>D. cashmirensis</i>	Пакистан	Chitral	35.8333	71.7667
8	MAMOT1349-11	GenBank	<i>D. saisani</i>	Пакистан	Chitral	35.8333	71.7667
9	MAMOT1350-11	GenBank	<i>D. saisani</i>	Пакистан	Chitral	35.8333	71.7667
10	QUNOC255-09	BOLD	<i>D. sculpta</i>	Киргизия	Арсланбоб	41.3300	72.9700
11	QUNOC260-09	BOLD	<i>D. caucasica</i>	Казахстан	Семипалатинск	50.3900	80.2600
12	QUNO289-08	BOLD	<i>D. flexuosa</i>	Казахстан	Мангыстау	43.0820	52.3330
13	QUNO290-08	BOLD	<i>D. pulverosa</i>	Россия	Тыва	50.1600	96.3200
14	QUNO288-08	BOLD	<i>D. flexuosa</i>	Казахстан	Мангыстау	42.9670	52.7170
15	QUNO292-08	BOLD	<i>D. picta</i>	Казахстан	Мангыстау	43.1670	54.0080
16	QUNO293-08	BOLD	<i>D. picta</i>	Казахстан	Мангыстау	43.0820	52.3330
17	QUNO294-08	BOLD	<i>D. caucasica</i>	Киргизия	Бишкек	42.8200	74.6600

№	Идентификатор	Ресурс	Вид (ID источника)	Страна	Локалитет	Широта	Долгота
18	QUNO295-08	BOLD	<i>D. caucasica</i>	Киргизия	Бишкек	42.8200	74.6600
19	QUNO296-08	BOLD	<i>D. chinensis</i>	Монголия	Баянхонгор	45.3800	100.0510
20	QUNO297-08	BOLD	<i>D. chinensis</i>	Монголия	Баянхонгор	45.3800	100.0510
21	QUNO298-08	BOLD	<i>D. kabyllaria</i>	Алжир	Illizi env	26.4500	8.4800
22	QUNO299-08	BOLD	<i>D. kabyllaria</i>	Алжир	Tassili Mts.	27.1600	7.1900
23	PHLAF309-11	BOLD	<i>D. cailino</i>	Македония	Radika	41.7890	20.5470

Таблица 3

Количество различий между последовательностями COI тьянь-шанских популяций *Drasteria obscurata* и среднеазиатских популяций *D. caucasica* (в парах нуклеотидов)

№	Проба	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Drasteria obscurata</i>															
1	MK117746 obscurata_Koram	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	MK117747 obscurata_Almaly	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	MK117748 obscurata_Almaly	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	MK117749 obscurata_Almaly	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	MK117750 obscurata_Almaly	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	MK117751 obscurata_Almaly	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	MK117752 obscurata_Almaly	0	0	0	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-
8	MK117753 obscurata_Almaly	0	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-
9	MK117754 obscurata_Almaly	0	0	0	0	1	0	0	0	-	-	-	-	-	-
10	MK117758 obscurata_Bishkek	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	-	-	-	-
11	MK117761 obscurata_Bishkek	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	-	-	-	-
12	MK117762 obscurata_Bishkek	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	-	-	-
13	MK117763 obscurata_Bishkek	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	2	-	-
14	MK117809 obscurata_KZ_Aksuat	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2	-
<i>Drasteria caucasica</i>															
1	MK117767 caucasica_Usek														
2	MK117783 caucasica_Usek	0													
3	MK117784 caucasica_Usek	0	0												
4	MK117786 caucasica_Ili	0	0	0											
5	MK117787 caucasica_Ili	0	0	0	0										
6	MK117766 caucasica_Ili	2	2	2	2	2									
7	QUNO294-08 caucasica_Bishkek	0	0	0	0	0	2								
8	QUNO295-08 caucasica_Bishkek	0	0	0	0	0	2	0							
9	MK117776 caucasica_Kulanak	1	1	1	1	1	3	1	1						
10	MK117796 caucasica_Kulanak	1	1	1	1	1	3	1	1	0					
11	MK117797 caucasica_Toktogul	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3				
12	MK117774 caucasica_Toktogul	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	0			
13	MK117775 caucasica_Toktogul	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	0	0		
14	MK117788 caucasica_Toktogul	1	1	1	1	1	3	1	1	2	2	3	3	3	