

Исследование филогенеза подрода *Polyommatus* (s. str) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) с использованием маркеров mtДНК. Часть I

Phylogenetic analysis of subgenus *Polyommatus* (s. str) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) based on mtDNA markers. Part I

Д.И. Водолажский¹, Б.В. Стадомский²
D.I. Vodolazhsky¹, B.V. Stradomsky²

¹Южный научный центр РАН, пр. Чехова, 41, Ростов-на-Дону 344006 Россия

²Ростовское отделение Русского энтомологического общества, а/я 3318, Ростов-на-Дону 344092 Россия

1South Scientific Centre RAS, Chekhov str., 41, Rostov-on-Don 344006 Russia. E-mail: vodolazhski@mmbi.krinc.ru

2Rostov branch of Russian Entomologic Society, PO Box 3318, Rostov-on-Don 344092 Russia. E-mail: bvstr@yandex.ru

Ключевые слова: *P. icarus*, *P. icadius*, *P. eros*, филогенез, ген COI.

Key words: *P. icarus*, *P. icadius*, *P. eros*, phylogeny, COI gene.

Резюме. Изучение нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК гена COI показало высокую внутри- и межпопуляционную генетическую однородность таксонов *Polyommatus* (s. str.). Сравнительный анализ структуры гена COI изученных экземпляров показал наличие всего лишь трех четко обособленных групп. Приоритетными видами в этих группах являются *P. eros* (Ochsenheimer, 1808), *P. icarus* (Rottemburg, 1775) и *P. icadius* (Grum-Grshimailo, 1890). Наиболее филогенетически древней является группа *P. eros*. Отмечен высокий уровень генетической близости таксонов этой группы. Различия в последовательностях ДНК между *P. eros*, *P. eroides* (Frivaldszky, 1835), *P. eroides tshetverikovi* Nekrutenko, 1977, *P. meoticus* Zhdanko et Stshurov, 1998, *P. eroides erotulus* Nekrutenko, 1985 и *P. kamtshadalis taimyrensis* Korshunov, 1982 составляют от 0.0% до 0.3%. Такой уровень различий позволяет считать их только подвидами *P. eros* и исключает возможность рассматривать их в ранге самостоятельных видов.

Ранее разные авторы уже подчиняли *P. eros* следующие таксоны: *P. eroides*, *P. eroides tshetverikovi* и *P. kamtshadalis taimyrensis*.

Мы также изменяем статус двух таксонов: *P. eros erotulus* Nekrutenko, 1985 и *P. eros meoticus* Zhdanko et Stshurov, 1998 **stat. nov.**

Самой эволюционно молодой ветвью подрода *Polyommatus* (s. str.) является группа *P. icarus*. В рамках данной работы мы находим в составе *P. icarus* несколько подвидов. Экземпляры номинативного подвида *P. icarus icarus* отмечены нами от южной (Италия: Трентино) до северо-восточной Европы (Россия: Коми). Обитающие на юго-востоке западной Палеарктики (Иран) экземпляры относятся к *P. icarus persica* (Bienert, [1870]). Южнорусские бабочки по последовательности ДНК гена COI занимают переходное место между *P. icarus icarus* и *P. icarus persica*.

Неожиданными оказались результаты молекулярно-генетических исследований группы промежуточной между *P. eros* и *P. icarus*. Старшим таксоном этой группы является *P. icadius*. По морфологическим признакам имаго этой группы очень

близки бабочкам *P. icarus*. Однако генетически группа *P. icadius* оказалась значительно ближе к *P. eros*, чем к *P. icarus*. Близкими по последовательности ДНК гена COI к номинативному подвиду *P. icadius icadius* (Grum-Grshimailo, 1890) оказались бабочки с Северного Тянь-Шана и Джунгарского Алатау.

Мы обнаружили на Большом Кавказе бабочек с геном COI очень близким к *P. icadius*. Ранее эти голубянки были описаны как *P. elena fominae*. Наши исследования определяют необходимость переподчинения этого таксона: *P. icadius fominae* Stradomsky, 2005. *P. shchurovi* Stradomsky, 2006 отличается морфологически от *P. icadius fominae*, но обе симпатричные формы имеют одинаковую нуклеотидную последовательность ДНК COI. Следовательно, *P. icadius fominae* = *P. shchurovi* Stradomsky, 2006 **syn. nov.**

Abstract. A study direct sequences of mtDNA COI gene has shown a high intra- and interpopulation genetic homogeneity in *Polyommatus* (s. str.) taxa. As a comparative analysis of structure of COI gene of studied species demonstrates, there are only three well-defined groups with such priority groups as *P. eros* (Ochsenheimer, 1808), *P. icarus* (Rottemburg, 1775) and *P. icadius* (Grum-Grshimailo, 1890). The group of *P. eros* being the phylogenetically oldest, its taxa show a high level of genetic affinity. Differences in DNA sequences between *P. eros*, *P. eroides* (Frivaldszky, 1835), *P. eroides tshetverikovi* Nekrutenko, 1977, *P. meoticus* Zhdanko et Stshurov, 1998, *P. eroides erotulus* Nekrutenko, 1985, and *P. kamtshadalis taimyrensis* Korshunov, 1982 make up 0.0% to 0.3%. This level of differences allows us to consider them as subspecies of *P. eros* and eliminate the possibility of considering them as independent species.

Previously, various authors have already subordinated *P. eroides*, *P. eroides tshetverikovi*, and *P. kamtshadalis taimyrensis* to *P. eros*.

Also, the authors revise the status of two taxa: *P. eros erotulus* Nekrutenko, 1985 and *P. eros meoticus* Zhdanko et Stshurov, 1998 **stat. nov.**

The group of *P. icarus* is the evolutionary youngest group of subgenus *Polyommatus* (s. str.). As part of

the present some were defined three subspecies within *P. icarus*. The authors have spotted specimens of the nominate subspecies *P. icarus icarus* from Southern Europe (Italy: Trentino) to North-Eastern Europe (Russia: Komi Republic). The specimens from the south-east of the Western Palaearctic (Iran) belong to *P. icarus persica* (Biernert, [1870]). By the sequence of mtDNA COI gene, South-Russian specimens occupy an intermediate position between *P. icarus icarus* and *P. icarus persica*.

Quite unexpected results were obtained from molecular-genetical studies of a group intermediate between *P. eros* and *P. icarus*. *P. icadius* being the oldest taxon of this group, morphologically its imagoes are very close to those of *P. icarus*. However, genetically the group of *P. icadius* turned to be far closer to *P. eros* than to *P. icarus*. The specimens from Dzungarian Alatau and Northern Tien Shan were closely related to the nominate subspecies *P. icadius icadius* (Grum-Grshimailo, 1890) by DNA COI gene.

At the Greater Caucasus Mountain Range the authors found out specimens with COI gene that is very close to *P. icadius*. Formerly the Blue butterflies in question were described as *P. elena fominae*. It is the authors' opinion that the taxon need to be revised as following: *P. icadius fominae* Stradomsky, 2005. Morphologically *P. shchurovi* Stradomsky, 2006 differs from *P. icadius fominae*, but both sympatric forms have identical sequence of DNA COI. Hence, *P. icadius fominae* = *P. shchurovi* Stradomsky, 2006 **syn. nov.**

Введение

Подрод *Polyommatus* (s. str.) является одним из самых молодых и эволюционно прогрессивных таксонов надвидового уровня подсемейства Polyommatinae. Обилие описанных таксонов видового статуса при отсутствии четких критериев их дифференциальной диагностики, наличие поразительно высокого количества новоописанных видов, сводимых в конечном итоге к синонимам, значительная несогласованность таксономических взглядов на *Polyommatus* (s. str.), существующая между большинством специалистов, буквально требовали проведения дополнительных исследований. В последнее время активно развиваются молекулярно-генетические подходы к изучению таксономии и филогении биологических объектов, в том числе и голубянок. Так, с использованием маркеров митохондриальной ДНК детально изучена филогения такого чрезвычайно богатого видовыми таксонами подрода, как *Agrodiaetus* [Wiemers, 2003; Kandul et al., 2004; Lukhtanov et al., 2005]. Применение этими авторами достаточно нового для зоологии метода позволило в значительной степени преодолеть тот тупик, в который зашли такие исследования видовой специфичности, которые основывались как на традиционных морфологических методах, так даже и на более прогрессивном критерии – изучении строения гениталий. К сожалению, данные по молекулярно-генетическому исследованию подрода *Polyommatus* (s. str.) на настоящий момент в высшей степени малочисленны, фрагментарны и не систематичны. В этой связи, в

настоящем цикле работ осуществлена попытка ревизии существующих таксономических и филогенетических взглядов на подрод *Polyommatus* (s. str.) с применением метода изучения нуклеотидной последовательности митохондриальной ДНК гена, кодирующего первую субъединицу фермента цитохромоксидазы (COI).

Необходимо сразу оговорить круг обследуемых объектов – представителей подрода *Polyommatus* (s. str.). Характерным отличительным признаком этого подрода является следующий критерий: «у самца ункус имеет месяцевидное утолщение на внутренней поверхности (при рассмотрении сбоку)» [Жданко, 1993]. При рассмотрении с вентральной стороны гениталий самцов *Polyommatus* (s. str.) этот специфичный для изучаемого подрода признак выглядит как резко ограниченное полусферическое расширение лопасти ункуса в ее базальной половине (рис. 1) [Стадомский, 2005a].

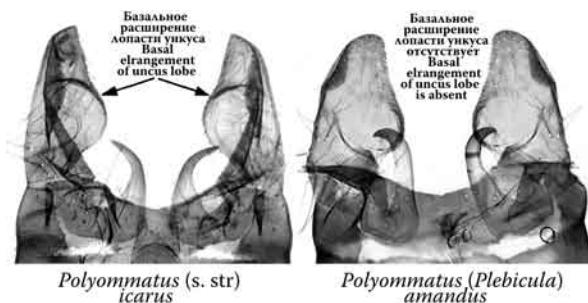


Рис. 1. Гениталии самцов *Polyommatus* (s. str.) и *Polyommatus* (*Plebicula*): ункус, вид с дорсальной стороны.
Fig. 1. *Polyommatus* (s. str.) and *Polyommatus* (*Plebicula*) males genitals: uncus, ventral view.

Методы исследования

Все исследованные экземпляры *Polyommatus* хранятся в музее Южного научного Центра Российской Академии наук (ЮНЦ РАН, г. Ростов-на-Дону). Экземплярам присвоены идентификационные музейные номера.

Данные этикеток изученных экземпляров приведены в приложении.

Обработка материала и амплификация

Образцы тканей *Polyommatus* доставляли в лабораторию молекулярной генетики объединенного отдела морских и экосистемных исследований ЮНЦ РАН, где их охлаждали до -20°C и хранили в банке тканей вплоть до проведения экстракции ДНК.

Суммарная геномная ДНК выделялась с использованием стандартного фенол/хлороформного метода органической экстракции в соответствующей модификации [Маниатис и др., 1984] с добавлением протеиназы К и дитиотреитола [Корниенко и др., 2001].

Участок гена COI митохондриальной ДНК амплифицировали с использованием метода полимеразной цепной реакции (ПЦР).

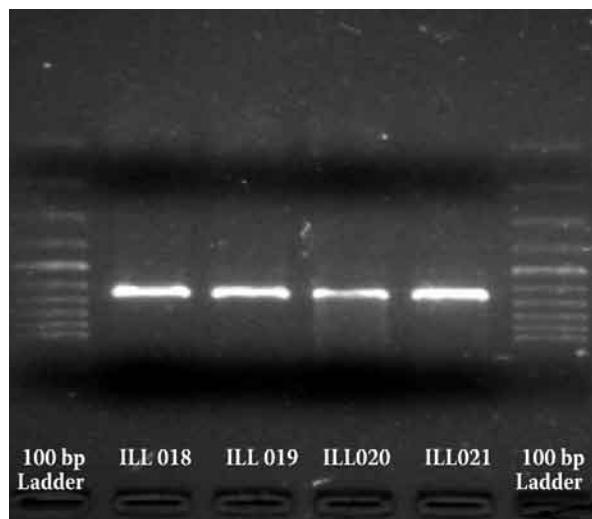
Объем ПЦР смеси составлял 50 мкл и содержал 1,5 мм MgCl₂, 5 pmol каждого праймера, 200 μM dNTP, 10 mM Tris-HCl (pH 8,3), 50 мМ KCl, 10-50 нанограммов (1-5 μl) геномной ДНК, и 1,5 единицы TaqDNA полимеразы. Для получения ПЦР-продуктов использовали следующие праймеры: прямой

(PolF 5'- TAG CGA AAA TGA CTT TTT TCT A -3') и обратный (PolR 5'- AAG AAT GAG GTA TTG AGG TTT C -3'). Структура праймеров была подобрана на основании данных EMBL GenBank (Acceptance numbers GenBank AY556994, AY556968).

Амплификацию проводили с помощью термоциклира Mastercycler gradient («Eppendorf») с использованием следующей программы:

94°C 4 мин
94°C 40 сек
58°C 40 сек 36 циклов
72°C 40 сек
4°C Hold

Полученные ПЦР-продукты разделяли методом гель-электрофореза в 2%-ой агарозе в присутствии бромида этидия.



Очистку ПЦР-продуктов перед проведением второй секвенирующей амплификации проводили с использованием колонок MSB Spin PCRapace (Invitek).

Секвенирование

Секвенирование амплифицированных фрагментов проводили с использованием флуоресцентно меченых ddNTP ("DNA Sequencing Kit, BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction"; Applied Biosystems, USA). Продукты реакции очищали от флуоресцентно меченых ddNTP на колонках CentriSep (Applied Biosystems, USA).

Разделение амплифицированных фрагментов проводили с помощью автоматического секвенатора ABI PRISM 3100 (Applied Biosystems). Определение первичной нуклеотидной последовательности проводили с помощью программного пакета "DNA Sequencing Analysis Software", версия 3.7. Анализ первичных нуклеотидных последовательностей проводили с использованием прикладной программы BioEdit Sequence Alignment Editor версии 7.0.5.3 [Hall, 1999]. Отличия первичных нуклеотидных последовательностей определялись количественно, с использованием параметрической модели Kimura-2 [Kimura, 1980], и графически представлялись в виде NJ - кладограммы [Saitou, Nei, 1987].

Результаты и обсуждение

Анализ полученных результатов исследования нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК гена COI показал очень высокую степень как

внутри-, так и межпопуляционной генетической однородности исследованных таксонов. Так, в типовом для подрода виде *P. icarus* (Rottemburg, 1775) (а точнее, для его номинативного подвида *P. icarus icarus*) различия между экземплярами из южной (область Трентино, Италия) и северо-восточной Европы (республика Коми, Россия) составили лишь 0.2%. Для географически близко расположенных популяций подрода *Polyommatus* (s. str.), локализованных, например, в Карачаево-Черкесии (4 экз.) или же в дельте р. Дон (3 экз.), внутритаксонные различия вообще отсутствовали (= 0.0%). Такая генетическая однородность явно свидетельствует в пользу эволюционной молодости изучаемых таксонов.

В то же время, морфологические и даже генитальные различия между особями внутри этих популяций были такими существенными, что позволяли описывать отдельные таксоны как подвидового, так даже и видового статуса [Страдомский, 2005; Стадомский, 2006]. Тем не менее, высокая пластичность фенотипа и зависимость морфологических признаков от изменений физических факторов среды обитания у дневных булавоусых бабочек давно известна [Яхонтов, 1935]. В последние годы появились дополнительные данные о влиянии на фенотипические характеристики имаго *P. icarus* видовой принадлежности кормового растения его гусениц, а также химического состава кормовой базы [Knüttel, Fiedler, 2000; Knüttel, 2003].

Таким образом, можно заключить, что за некоторые видоспецифичные признаки могут быть ошибочно приняты частные варианты фенотипа, определяемые особенностями развития отдельного экземпляра либо даже популяции, существующей в однородных, но специфичных условиях. В этой связи необходимо также принимать во внимание широчайшее географическое распространение подрода *Polyommatus* (s. str.), его приспособленность к самым разнообразным климатическим условиям и полифагию, присущую многим его представителям. В данных условиях особенно важен выбор молекулярно-биологического маркера, применяемого в качестве объективного критерия при таксономической и филогенетической ревизии таксона. Использование весьма консервативного и практически не зависящего от влияния внешней среды митохондриального гена COI в данном случае представляется особенно оправданным.

Локализация исследованных экземпляров подрода *Polyommatus* (s. str.) представлена на рис. 2 (color plate 1) и охватывает большую часть западной Палеарктики. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей ДНК гена COI изученных экземпляров с помощью филогенетических моделей показал наличие всего лишь трех четко обособленных групп в дендрограмме (color plate 1: рис. 3). Приоритетными видовыми таксонами в этих группах являются *P. eros* (Ochsenheimer, 1808), *P. icarus* и *P. icadius* (Grum-Grshimailo, 1890). Максимально близкой к внешней группе сравнения, а соответственно, наиболее филогенетически древней является группа *P. eros*. В первую очередь обращает на себя внимание высокая степень генетической близости таксонов, входящих в эту группу. Так, различия в последовательностях ДНК между *P. eros*, *P. eroides*

(Frivaldszky, 1835), *P. eroides tshetverikovi* Nekrutenko, 1977, *P. meoticus* Zhdanko et Stshurov, 1998, *P. eroides erotulus* Nekrutenko, 1985 и *P. kamtschadalis taimyrensis* Korshunov, 1982 составляют от 0.0% до 0.3% в различных парных комбинациях этих таксонов (рис. 6). Фактически такой уровень различий позволяет считать их подвидами приоритетного вида *P. eros* и исключает возможность рассматривать их в ранге самостоятельных видов. Морфологически перечисленные таксоны очень близки (color plate 1: рис. 4). Также большое сходство имеют и гениталии самцов этих подвидов [Стадомский, 2005а].

Разными авторами ряд таксонов группы *P. eros* уже был переподчинен этому приоритетному виду:

- *P. eros eroides* (Frivaldszky, 1835):

"*Lycaena Eros v. Eroides* Friv." Heydenreich 1851: 309.

"*Eros. O. Var. Eroides, Friv.*" [Круликовский, 1891: 223].

- *P. eros tshetverikovi* Nekrutenko, 1977:

"*Polyommatus eros tshetverikovi* Nekrutenko, 1977" [Carbonell, 1993: 229].

"*P. eros* ssp. *tshetverikovi* Nekrutenko, 1977" [Tshikolovets, 2003: 60].

- *P. eros taimyrensis* Korshunov, 1982:

"*P. eros* ssp. *taimyrensis* Korshunov, 1982" [Tshikolovets, 2003: 60].

Дополнительно мы также изменяем статус двух таксонов.

- *P. eros erotulus* Nekrutenko, 1985.

"*Polyommatus eroides erotulus*" [Некрутенко, 1985: 34].

"*Polyommatus erotulus* Nekrutenko" [Carbonell, 1993: 229].

"*Polyommatus erotulus*" (= *Polyommatus eros delessei* Carbonell, 1993: 232) [Tuzov et al., 2000: 191].

- *P. eros meoticus* Zhdanko et Stshurov, 1998 **stat. nov.**:

"*Polyommatus meoticus* Zhdanko et Stshurov" [Жданко, 1998: 49].

"*P. eros* ssp. *tshetverikovi* Nekrutenko, 1977 (= *Polyommatus meoticus* Zhdanko et Stshurov)" [Tshikolovets, 2003: 60].

Наиболее эволюционно молодой ветвью подрода *Polyommatus* (s. str.) является группа *P. icarus* (color plate 1: рис. 3). Относительно небольшие различия в гене COI (рис. 6), а также наличие переходных промежуточных форм свидетельствуют о том, что представители этой группы должны рассматриваться в рамках одного вида *P. icarus*, включающего несколько таксонов подвидового уровня. В рамках данной работы мы можем констатировать наличие в составе *P. icarus* нескольких подвидов. Экземпляры номинативного подвида *P. icarus icarus* отмечены нами от южной до северо-восточной Европы (color plate 1: рис. 2). Обитающие на юго-востоке западной Палеарктики (Иран) экземпляры резко отличаются по габитусу от номинативного подвида (color plate 2: рис. 5), но имеют близкое к *P. icarus icarus* строение гена COI. В свое время они были описаны как "*Lycaena Icarus var. persica*" Bienert, [1870]: 29 и в дальнейшем отмечались в составе этого же вида: «*Lycaena icarus m. persica*» [Яхонтов, 1935: 152]. Последующее сведение этого таксона в младшие синонимы к *P. kashgharensis bienerti* Bálint, 1992 можно считать невалидным, т.к. данное в первоописании название таксона "persica" должно быть

подчинено старейшему по приоритету виду, а именно *P. icarus*. Таким образом, валидным необходимо считать *P. icarus persica* (Bienert, [1870]) (= *bienerti* Bálint, 1992).

Обитающие на юге России представители *P. icarus* характеризуются морфологическими признаками, промежуточными между *P. icarus icarus* и *P. icarus persica* (color plate 2: рис. 5). По нуклеотидной последовательности ДНК гена COI эти экземпляры также занимают переходное место между *P. icarus icarus* и *P. icarus persica* (color plate 1: рис. 3).

Неожиданными оказались результаты молекулярно-генетических исследований промежуточной между *P. eros* и *P. icarus* группы. Старшим по приоритету описания таксоном этой группы является *P. icadius*. По всем классическим морфологическим признакам (цвету крыльев, отсутствию краевой каймы на крыле, форме гениталий) имаго этой группы очень близки, а иногда и идентичны бабочкам *P. icarus* (color plate 2: рис. 5). Тем не менее, генетически (по строению гена COI) экземпляры группы *P. icadius* оказались значительно ближе к *P. eros*, чем к *P. icarus* (color plate 2: рис. 5; рис. 6). Так, отличия нуклеотидных последовательностей ДНК гена COI номинативного подвида *P. icadius icadius* и ближайшего к нему *P. eros meoticus* составляют всего лишь 0.8%. В то же время, отличие *P. icadius icadius* от *P. icarus icarus* достигает 2.1%.

В работе Wiemers & Fiedler [2007] на основе анализа громадного материала (236348 межвидовых сравнений) показано, что в 95% случаев межвидовые различия последовательностей ДНК у голубянок составляют 1.9% и более. Для молодых видов этот порог, несомненно, может быть ниже. Следовательно, уровень различий около 2% (рис. 6), а также расположение на разных ветвях дендрограммы (color plate 1: рис. 3) однозначно указывают на видовую самостоятельность *P. icadius*. Генетически близкими к экземплярам номинативного подвида *P. icadius icadius* (Grum-Grshimailo, 1890) оказались бабочки, обитающие в горах Северного Тянь-Шаня и Джунгарского Алатау (*P. icadius* ssp.). Различия последовательностей ДНК составило 0.5-0.7%.

Несомненный интерес вызывает также факт обнаружения на Большом Кавказе бабочек с геном COI очень близким к *Picadius*. Отличие последовательностей ДНК составило лишь от 0.0 до 0.5% (color plate 2: рис. 5; рис. 6). Кавказские экземпляры относились к недавно описанному таксону подвидового уровня *Polyommatus elena fominae* Stradomsky, 2005, имеющему близкие к *P. icarus* морфологические признаки (color plate 2: рис. 5). Однако результаты изучения молекулярно-биологических маркеров определяют необходимость переподчинения этого подвидового таксона: *P. icadius fominae* Stradomsky, 2005. Так же недавно был описан еще один таксон видового уровня – *P. shchurovi* Stradomsky, 2006, обитающий симпатрично с *P. icadius fominae*, но резко отличающийся от этого таксона по габитусу (color plate 2: рис. 5) и биологическим характеристикам. Тем не менее, различия в структуре гена COI у экземпляров этих таксонов отсутствовали. Таким образом, необходимо сделать вывод о том, что *P. icadius fominae* = *P. shchurovi* Stradomsky, 2006 **syn. nov.**,

Исследование филогенеза подрода *Polyommatus* (s. str) с использованием маркеров мтДНК Color plate 1

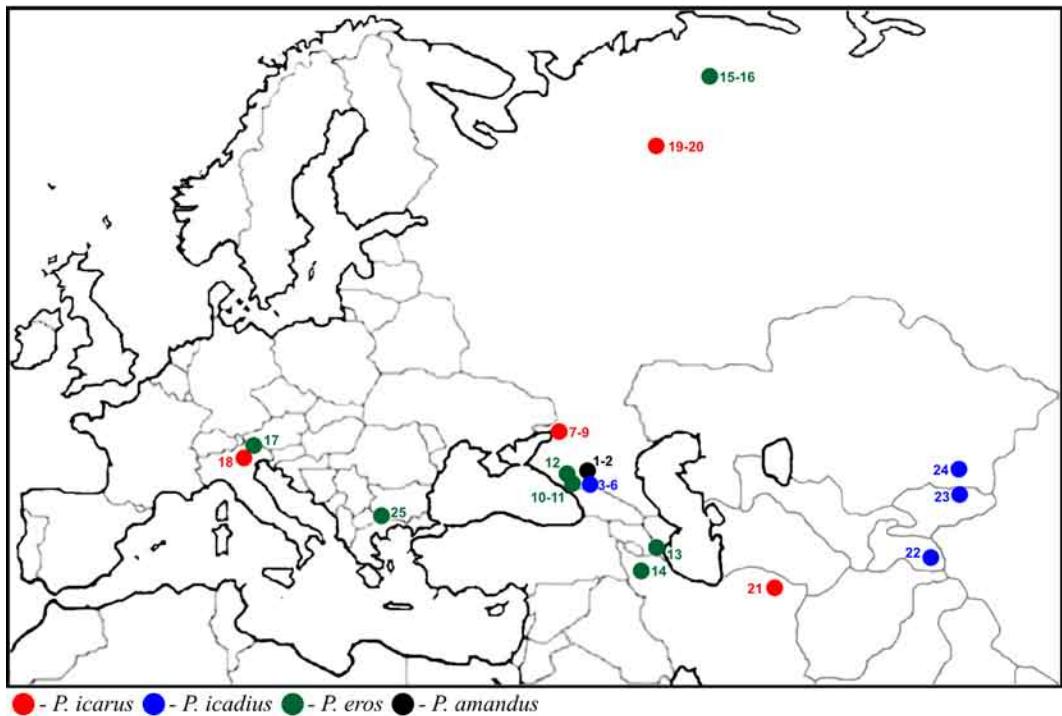


Рис. 2. Локализация изученных экземпляров *Polyommatus* (см. Приложение).
Fig. 2. Localization of examined specimens of *Polyommatus* (see Appendix).

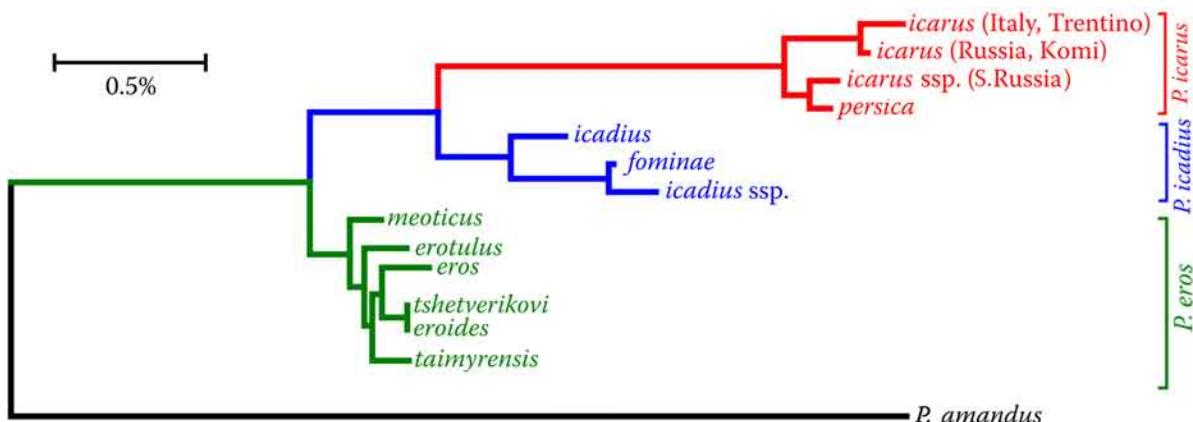


Рис. 3. Подрод *Polyommatus* (s. str.): филогенетическое дерево на основе анализа различий последовательностей ДНК гена COI с применением метода ближайших соседей.
Fig. 3. Subgenus *Polyommatus* (s. str.): phylogenetic tree based on the neighbor-joining (NJ) method of analysis of COI DNA sequences.

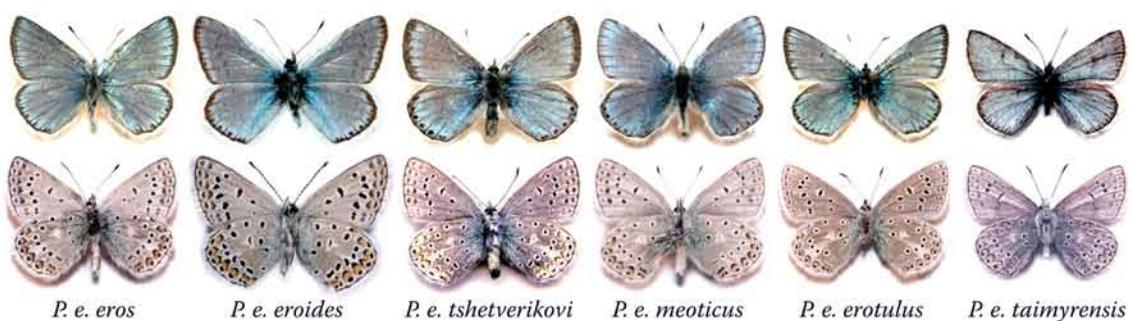


Рис. 4. Группа *Polyommatus eros*: самцы, верхняя и нижняя сторона.
Fig. 4. *Polyommatus eros*-group: males, upperside and undersize.

Color plate 2 Исследование филогенеза подрода *Polyommatus* (s. str) с использованием маркеров мтДНК

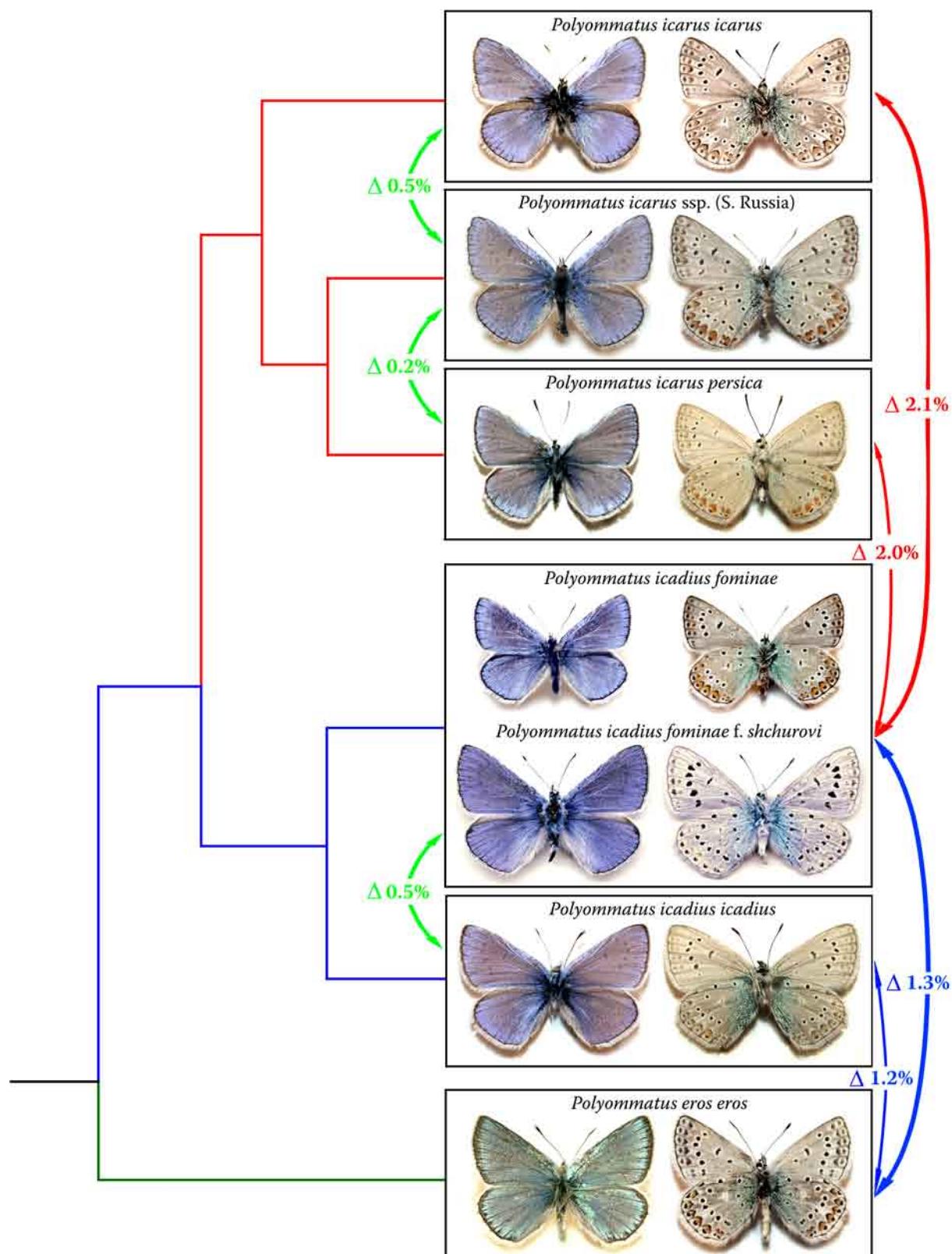


Рис. 5. *Polyommatus icarus*, *P. icadius*, *P. eros*: верхняя и нижняя сторона, различия последовательностей ДНК гена COI.
Fig. 5. *Polyommatus icarus*, *P. icadius*, *P. eros*: upperside, underside, differences between DNA sequences of the COI gene.

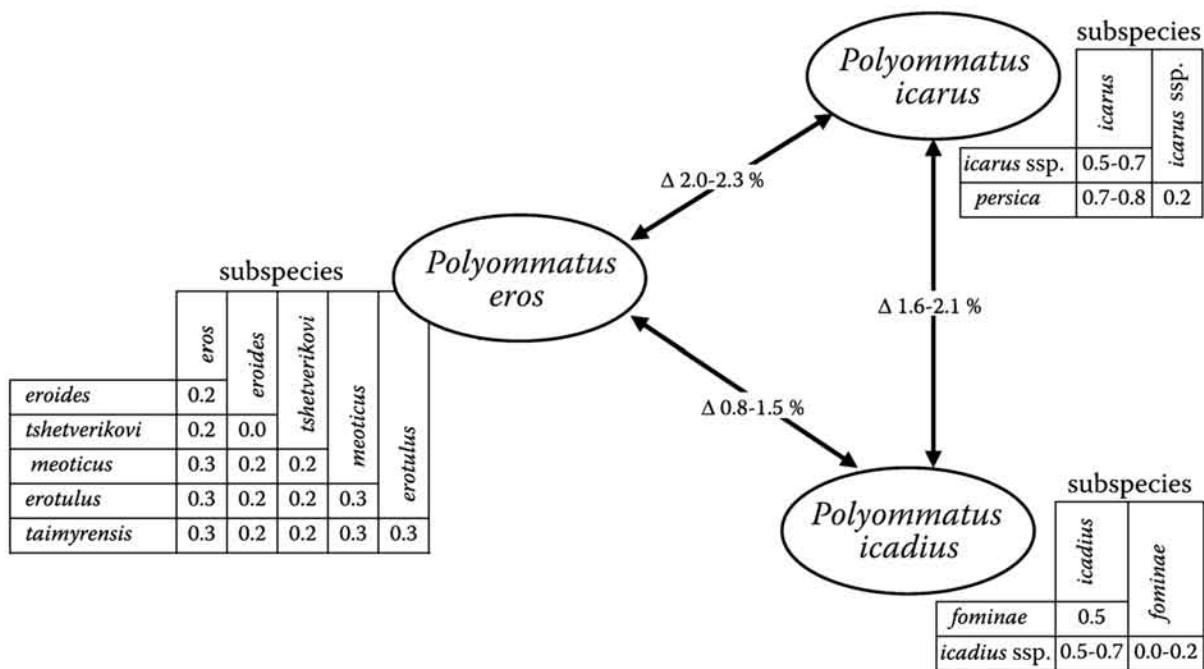


Рис. 6. *Polyommatus* (s. str.): различия последовательностей ДНК гена COI изученных таксонов.
Fig. 6. *Polyommatus* (s. str.): differences between DNA sequences of the COI gene in examined taxa.

а название таксона *shchurovi* может быть применено лишь при обозначении очень светлой на исподне крыльев формы: *P. icadius fominae* f. *shchurovi*.

Факт наличия двух генераций типичной темной мелкой формы *P. icadius fominae* при том, что обитающие в среднем на 1000 м выше в более boreальных условиях бабочки крупной светлой формы *shchurovi* образуют лишь одно поколение, свидетельствует об очень высокой морфологической, экологической и биологической пластиности видов *Polyommatus*, а также о ведущей роли среди обитания при формировании зачастую очень несходных между собой форм в рамках одного вида.

Подводя итог настоящей работы, необходимо сделать вывод о том, что применение молекулярно-генетических методов исследования позволило в значительной степени упорядочить таксономию подрода *Polyommatus* (s. str.). Были выявлены филогенетические связи между таксонами и возможная эволюция этой группы: предковая форма → *P. eros* → *P. icadius* → *P. icarus*.

Благодарности

Авторы выражают благодарность заведующему объединённым отделом морских и экосистемных исследований ЮНЦ РАН члену-корреспонденту РАН Д.Г. Матишову за всестороннюю помощь и содействие при проведении исследований, Ю.Г. Арзанову (г. Ростов-на-Дону) и В.В. Чиколовцу (г. Киев) за оказанную методологическую помощь, а также W. ten Hagen (Германия), М.Б. Мархасеву (г.

Москва), В.С. Окулову (г. Ижевск), А.Г. Татаринову (г. Сыктывкар) и В.И. Щурову (г. Краснодар) за помощь с набором фактического материала и плодотворную дискуссию.

Литература

- Жданко А.Б. 1998. Новые виды голубянок из родов *Callophrys* Billb. и *Polyommatus* Latr. (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE) из Азии и Кавказа // Вестн. КазГУ, сер. Биологическая. 5: 46-52.
- Жданко А.Б. 1993. Нутовая голубянка *Polyommatus icadius* (Lepidoptera, Lycaenidae), ее систематика, биология и распространение // Зоол. журн. 72(7): 80-83.
- Корниенко И.В., Водолажский Д.И., Вейко В.П., Щербаков В.В., Иванов П.А. 2001. Подготовка биологического материала для молекулярно-генетических идентификационных исследований при массовом поступлении неопознанных тел. Ростов-на-Дону: Ростиздат. 256 с.
- Круликовский А. 1891. Опыт каталога чешуекрылых Казанской губернии. I. Rhopalocera. // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscow IV: 200-251.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Д. 1984. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 480 с.
- Некрутенко Ю.П. 1985. Новые таксоны голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae) из Закавказья и Средней Азии // Вестн. зоологии. 4: 29-35.
- Страдомский Б.В. 2005а. Голубянки подсемейства Polyommatinae Европейской России, Центрального и Западного Кавказа. Ростов-на-Дону. 148 с.
- Страдомский Б.В. 2005б. Новый подвид *Polyommatus elena* Stradomsky et Arzanov, 1999 (Lepidoptera: Lycaenidae) из субальпийского пояса Западного Кавказа // Кавказский энтомол. бюлл. 1(2): 151-152.
- Страдомский Б.В. 2006. *Polyommatus shchurovi* sp.n. (Lepidoptera: Lycaenidae) с высокогорья Западного Кавказа // Кавказский энтомол. бюлл. 2(2): 215-216.
- Страдомский Б.В., Тузов В.К., Полумордвинов О.А. 2006. Сравнительная характеристика некоторых таксонов группы *Polyommatus eros* (Lepidoptera: Lycaenidae) с описанием *P. pacificus* Stradomsky et

- Tuzov, sp. n. // Кавказский энтомол. бюлл. 2(1): 127-130.
- Яхонтов А.А. 1935. Наши дневные бабочки: Определитель. М.: Учпедгиз. 160 с.
- Bienert T. 1870. Lepidopterologische Ergebnisse einer Reise in Persien in den Jahren 1858 und 1859. Leipzig. Inauguraldissertation: 56 pp.
- Carbonell F. 1993. Contribution à la connaissance du genre *Polyommatus* Latreille (1804): le complexe ultraspécifique de *Polyommatus eros-erooides* au Moyen-Orient et en Transcaucasie (Lepidoptera: Lycaenidae). 1 partie. // Linneana belgica. XIV(4): 227-234.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symp. Ser. 41: 95-98.
- Kandul N.P., Lukhtanov V.A., Dantchenko A.V., Coleman J.W.S., Sekercioglu C. H., Haig D., Pierce N.E. 2004. Phylogeny of *Agrodiaetus* Hübner 1822 (Lepidoptera: Lycaenidae) Inferred from mtDNA Sequences of COI and COII and Nuclear Sequences of EF1- α : Karyotype Diversification and Species Radiation // Systematic Biology. 53(2): 278-298.
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // Journ. Mol. Evol. 16: 111-120.
- Knüttel H. 2003. Flavonoidinduzierte phänotypische Plastizität in der Flügelfärbung des Bläulings *Polyommatus icarus* (Lepidoptera: Lycaenidae) und ihre Bedeutung für Partnerwahl und Arterkennung. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades. Universität Bayreuth. 233 ss.
- Knüttel H., Fiedler K. 2000. On the use ultraviolet photography and ultraviolet wing patterns in butterfly morphology and taxonomy // Journal of the Lepidopterists' Society. 54(4): 137-144.
- Lukhtanov V.A., Kandul N.P., Plotkin J. B., Dantchenko A.V., Haig D., Pierce N.E. 2005. Reinforcement of pre-zygotic isolation and karyotype evolution in *Agrodiaetus* butterflies // Nature. 436: 385-389.
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 4: 406 - 425.
- Tshikolovets V.V. 2003. Butterflies of Eastern Europe, Urals and Caucasus. Kyiv, Brno. 176 pp.
- Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Churkin S.V., Dantchenko A.V., Devyatkin A.L., Murzin V.S., Samodurov G.D. & Zhdanko A.B. 2000. Guide to the Butterflies of Russia and Adjacent Territories. Vol. 2. Sofia, Moscow. 580 pp.
- Wiemers M. 2003. Chromosome differentiation and the radiation of the butterfly subgenus *Agrodiaetus* (Lepidoptera: Lycaenidae: *Polyommatus*) – a molecular phylogenetic approach. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades. Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität. Bonn. 203 ss.
- Wiemers M., Fiedler K. 2007. Does the DNA barcoding gap exist? – a case study in blue butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae) // Frontiers in Zoology. 4(8). 16 pp.

Приложение. Исследованные экземпляры видов *Polyommatus*.

Appendix. *Polyommatus* species sampled in this study.

N 1 *Polyommatus (Plebicula) amandus* (Schneider, [1792])
voucher ILL001
cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial.
sex="male"
Russia: Gonachkhir (1900 m), Karachaj-Cherkessia
collection date="31-Jul-2007"
collected by="B. Stradomsky"

1 AATCATAAAG ATATTGGAC ATTATATTTC ATTGTTGGAA TTGAGCAGG AATAGTAGGA
61 ACATCTTAA GAATTTTAAT TGCTATAGAG TTAAAGACTTC CTGGATCTTT AATTTGGAGAT
121 GATCAAAATT ATAACCTCAT TGTTACAGCT CATGCATTA TTAAATTTC TTATTTAGTT
181 ATACCTTAA TAATTGGAGG TTGTTGGCAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGGGACCT
241 GATATAGCTT TCCCTCGATT AAATAACATA AGATTTTGAT TATTACCCC ATCAAATAA
301 CTAACTAATT CTAGAAAGAT TGTAAGAAA GGAGCAGGA CAGGTGAAC AGTTTACCC
361 CCACCTTCAT CTAATATTC ACATAGAGGA TCATCTGAT ATCTAACAT TTTCTCTCTT
421 CATTAGCTG GAATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATCACAC TATTATTAAT
481 ATACGGTTAA ATAAATTTCAT TTTCATGATCAA ATATCACTA TTATTTGAGC AGTGAAGATT
541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA
601 ACTGATC

N 2 *Polyommatus (Plebicula) amandus* (Schneider, [1792])
voucher ILL002
cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial.
sex="female"
Russia: Gonachkhir (1900 m), Karachaj-Cherkessia
collection date="31-Jul-2007"
collected by="B. Stradomsky"

1 AATCATAAAG ATATTGGAC ATTATATTTC ATTGTTGGAA TTGAGCAGG AATAGTAGGA
61 ACATCTTAA GAATTTTAAT TGCTATAGAG TTAAAGACTTC CTGGATCTTT AATTTGGAGAT
121 GATCAAAATT ATAACCTCAT TGTTACAGCT CATGCATTA TTAAATTTC TTATTTAGTT
181 ATACCTTAA TAATTGGAGG TTGTTGGCAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGGGACCT
241 GATATAGCTT TCCCTCGATT AAATAACATA AGATTTTGAT TATTACCCC ATCAAATAA
301 CTAACTAATT CTAGAAAGAT TGTAAGAAA GGAGCAGGA CAGGTGAAC AGTTTACCC
361 CCACCTTCAT CTAATATTC ACATAGAGGA TCATCTGAT ATCTAACAT TTTCTCTCTT
421 CATTAGCTG GAATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATCACAC TATTATTAAT
481 ATACGGTTAA ATAAATTTCAT TTTCATGATCAA ATATCACTA TTATTTGAGC AGTGAAGATT
541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA
601 ACTGATC

N 3 *Polyommatus* (s. str) *icadius fominae* Stradomsky, 2005
voucher ILL003
cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial.
sex="male"
Russia: Gonachkhir (1900 m), Karachaj-Cherkessia
collection date="6-Aug-2006"
collected by="B. Stradomsky"

1 AATCATAAAG ATATCGAAC ATTATACCTT ATTGTTGGAA TTGAGCAGG AATAGTAGGA
61 ACATCTTAA GAATTCTAAT TGCTATAGAA TTGAGAACTC CTGGATCTTT AATTTGGAGAT
121 GATCAAAATT ATAACCTCAT TGTTACAGCT CATGCATTA TTAAATTTC TTATTTAGTT
181 ATACCTTAA TAATCGAGG GTTTGGCAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGGGACCT
241 GACATAGCTT TCCCTCGATT AAATAACATA AGATTTTGAT TATTACCCC ATCAAATAA
301 CTAACTAATT CTAGAAAGAT TGTAAGAAA GGAGCAGGA CAGGTGAAC AGTTTACCC
361 CCACCTTCAT CTAATATTC ACACAGAGGA TCCTCTGAT ATCTAACAT TTTCTCTCTT
421 CATTAGCTG GAATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATCACAC TATTATTAAT
481 ATACGGTTAA ATAAATTTCAT TTTCATGATCAA ATATCACTA TTATTTGAGC AGTGAAGATT
541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA
601 ACTGATC

N 4 *Polyommatus* (s. str) *icadius fominae* Stradomsky, 2005
voucher ILL004
cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial.
sex="male"
Russia: Mts. Musa-Achitara (2400 m), Karachaj-Cherkessia
collection date="13-Aug-2007"
collected by="B. Stradomsky"

1 AATCATAAAG ATATCGAAC ATTATACCTT ATTGTTGGAA TTGAGCAGG AATAGTAGGA
61 ACATCTTAA GAATTCTAAT TGCTATAGAA TTGAGAACTC CTGGATCTTT AATTTGGAGAT
121 GATCAAAATT ATAACCTCAT TGTTACAGCT CATGCATTA TTAAATTTC TTATTTAGTT
181 ATACCTTAA TAATCGAGG GTTTGGCAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGGGACCT
241 GACATAGCTT TCCCTCGATT AAATAACATA AGATTTTGAT TATTACCCC ATCAAATAA
301 CTAACTAATT CTAGAAAGAT TGTAAGAAA GGAGCAGGA CAGGTGAAC AGTTTACCC
361 CCACCTTCAT CTAATATTC ACACAGAGGA TCCTCTGAT ATCTAACAT TTTCTCTCTT
421 CATTAGCTG GAATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATCACAC TATTATTAAT
481 ATACGGTTAA ATAAATTTCAT TTTCATGATCAA ATATCACTA TTATTTGAGC AGTGAAGATT
541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA
601 ACTGATC

N 5 *Polyommatus* (s. str) *icadius fominae* Stradomsky, 2005
voucher ILL005
cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial.
sex="male"
Russia: Mts. Musa-Achitara (2400 m), Karachaj-Cherkessia
collection date="15-Aug-2007"
collected by="B. Stradomsky"

1 AATCATAAAG ATATCGAAC ATTATACCTT ATTGTTGGAA TTGAGCAGG AATAGTAGGA
61 ACATCTTAA GAATTCTAAT TGCTATAGAA TTGAGAACTC CTGGATCTTT AATTTGGAGAT
121 GATCAAAATT ATAACCTCAT TGTTACAGCT CATGCATTA TTAAATTTC TTATTTAGTT
181 ATACCTTAA TAATCGAGG GTTTGGCAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGGGACCT
241 GACATAGCTT TCCCTCGATT AAATAACATA AGATTTTGAT TATTACCCC ATCAAATAA
301 CTAACTAATT CTAGAAAGAT TGTAAGAAA GGAGCAGGA CAGGTGAAC AGTTTACCC
361 CCACCTTCAT CTAATATTC ACACAGAGGA TCCTCTGAT ATCTAACAT TTTCTCTCTT
421 CATTAGCTG GAATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATCACAC TATTATTAAT
481 ATACGGTTAA ATAAATTTCAT TTTCATGATCAA ATATCACTA TTATTTGAGC AGTGAAGATT
541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA
601 ACTGATC

N 6 *Polyommatus* (s. str) *icadius fominae* Stradomsky, 2005
voucher ILL006
cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial.
sex="female"
Russia: Mts. Musa-Achitara (2400 m), Karachaj-Cherkessia
collection date="9-Sep-2007" ex pupa
collected by="B. Stradomsky"

1 AATCATAAAG ATATCGAAC ATTATACCTT ATTGTTGGAA TTGAGCAGG AATAGTAGGA
61 ACATCTTAA GAATTCTAAT TGCTATAGAA TTGAGAACTC CTGGATCTTT AATTTGGAGAT
121 GATCAAAATT ATAACCTCAT TGTTACAGCT CATGCATTA TTAAATTTC TTATTTAGTT
181 ATACCTTAA TAATCGAGG GTTTGGCAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGGGACCT
241 GACATAGCTT TCCCTCGATT AAATAACATA AGATTTTGAT TATTACCCC ATCAAATAA
301 CTAACTAATT CTAGAAAGAT TGTAAGAAA GGAGCAGGA CAGGTGAAC AGTTTACCC
361 CCACCTTCAT CTAATATTC ACACAGAGGA TCCTCTGAT ATCTAACAT TTTCTCTCTT
421 CATTAGCTG GAATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATCACAC TATTATTAAT
481 ATACGGTTAA ATAAATTTCAT TTTCATGATCAA ATATCACTA TTATTTGAGC AGTGAAGATT
541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA
601 ACTGATC

N 7 *Polyommatus* (s. str) *icarus* (Rottemburg, 1775) ssp.
voucher ILL007
cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial.
sex="male"
Russia: Azov, Rostov-on-Don area
collection date="3-Jul-2007"
collected by="B. Stradomsky"

1 AATCATAAAG ATATGGAC ATTATACCTT ATTGTTGGAA TTGAGCAGG AATAGTAGGA
61 ACATCTTAA GAATTCTAAT TGCTATAGAA TTGAGAACTC CTGGATCTTT AATTTGGAGAT
121 GATCAAAATT ATAACCTCAT TGTTACAGCT CATGCATTA TTAAATTTC TTATTTAGTT
181 ATACCTTAA TAATCGAGG GTTTGGCAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGGGACCT
241 GACATAGCTT TCCCTCGATT AAATAACATA AGATTTTGAT TATTACCCC ATCAAATAA
301 CTAACTAATT CTAGAAAGAT TGTAAGAAA GGAGCAGGA CAGGTGAAC AGTTTACCC
361 CCACCTTCAT CTAATATTC ACACAGAGGA TCCTCTGAT ATCTAACAT TTTCTCTCTT
421 CATTAGCTG GAATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATCACAC TATTATTAAT
481 ATACGGTTAA ATAAATTTCAT TTTCATGATCAA ATATCACTA TTATTTGAGC AGTGAAGATT
541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA
601 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA

N 8	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>icarus</i> (Rottemburg, 1775) ssp. voucher ILL008 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Russia: Azov, Rostov-on-Don area collection date="11-Oct-2007 ex pupa" collected by="B. Stradomsky"	N 14	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>eros erotulus</i> Nekrutenko, 1985 voucher ILL014 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="female" Iran: S. Tabriz (2800-3050 m), Azarbayjan-e Sharqi collection date="13-Aug-2003" collected by="W. ten Hagen"
1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC	1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC
N 9	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>icarus</i> (Rottemburg, 1775) ssp. voucher ILL009 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="female" Russia: Dugino, Azov distr., Rostov-on-Don area collection date="14-Jul-2007 ex pupa" collected by="B. Stradomsky"	N 15	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>eros taimyrensis</i> Korshunov, 1982 voucher ILL015 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="female" Russia: Polar, Ural, Komi Republic collection date="18-Jul-2005" collected by="V. Okulov"
1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC	1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC
N 10	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>eros ihsenverkovi</i> Nekrutenko, 1977 voucher ILL010 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Russia: pass Krutoj (1760-2900 m), Krasnodar Prov collection date="19-Jul-2007" collected by="V. Shchurov"	N 16	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>eros taimyrensis</i> Korshunov, 1982 voucher ILL016 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Russia: Polar, Ural, Komi Republic collection date="18-Jul-2005" collected by="V. Okulov"
1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC	1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC
N 11	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>eros ihsenverkovi</i> Nekrutenko, 1977 voucher ILL011 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Russia: pass Krutoj (1760-2900 m), Krasnodar Prov collection date="19-Jul-2007" collected by="V. Shchurov"	N 17	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>eros eros</i> (Ochsenheimer, 1808) voucher ILL017 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Italy: Taufers, S. Tirol collection date="06-Jul-2004" identified by="W. ten Hagen"
1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC	1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC
N 12	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>eros meoticus</i> Zhdanko et Stshurov, 1998 voucher ILL012 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Russia: Azish-Tau (1465 m), Adygeya collection date="22-Jul-2006" collected by="V. Shchurov"	N 18	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>icarus icarus</i> (Rottemburg, 1775) voucher ILL018 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Italy: near Trento (500-700 m) collection date="11-May-2005" collected by="B. Stradomsky"
1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC	1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC
N 13	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>eros erotulus</i> Nekrutenko, 1985 voucher ILL013 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Azerbaijan: Mistan (2100 m), Talysh collection date="15-Jul-2003" collected by="I. Plyushch"	N 19	<i>Polyommatus</i> (s. str) <i>icarus icarus</i> (Rottemburg, 1775) voucher ILL019 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Russia: Ukhta, Komi Republic collection date="10-Jul-2005" collected by="A. Tatarinov"
1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC	1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACTTT ATTITTTGGAA TTTGAGCAGG AATAGTAGGA 61 ACATCAATTAA GAATTTCAAT TGCTTGTAGAA TTGAGAACCT CTGGATCATT ATTGGAGAT 121 GATCAAAATT TTAAACTACAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAAATT TTITATAGTT 181 ATACCATTA TAATGGGATTAC TTGTTGGTAACT CTTTAACTCC TTATTTAGTT AGGGACCT 241 GACATAGCCT TCCCCTGATT AAATAAATAAG AGATTTCTG TATTACCTCC ATCATTGATT 301 CTACTAATT CTAGAAAGAT TTGAGAAAAT GGAGGAGGA CAGGATGACG AGTTTACCC 361 CCACCTTCAT CTAAATTCG ACACAGAGGA TCTCTGTAG ATTACGATTT TTCTCTCTT 421 CATTAGCTG GGATTCTTC AATTTTAGGA GCAATTAAAT TTATTCACAC TATCATTAAAT 481 ATACGAGTAA ATAATTATTC TTCTTGATCAA ATATCATTAA TTATTTGGAC AGTAGGAATT 541 ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA 601 ACTGATC

N 20	<i>Polyommatus (s. str) icarus icarus</i> (Rottemburg, 1775) voucher IIL020 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Russia: Ukhta, Komi Republic collection date="10-Jul-2005" collected by="A. Tatarinov"	N 23	<i>Polyommatus (s. str) icadius</i> (Grum-Grshimailo, 1890) ssp. voucher IIL023 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Kirgizstan: Chon-Kemin riv. (1700 m), Zailijsky Mts. collection date="10-Jun-2003" identified by="B. Stradomsky"
1	AATCATAAAG ATATTGGAAC ATTATACCTT ATTGAGGAGG TTGAGCAGG AATAGTAGGA	1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACCTT ATTGAGGAGG TTGAGCAGG AATAGTAGGA
61	ACATCAATTA GAATTCATAAT TGCTATAGAA TTGAGAACCC CTGGATCATT AATGGAGAT	61	ACATCAATTA GAATTCATAAT TGCTATAGAA TTGAGAACCC CTGGATCCTT AATGGAGAT
121	GATCAAATTG ATAATACCTAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAATTTT TTGATAGTT	121	GATCAAATTG ATAATACCTAT TGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAATTTT TTGATAGTT
181	ATACCACTTA TAATGGAGG ATTGGTAAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGAGCACCT	181	ATACCACTTA TAATGGAGG ATTGGTAAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGAGCACCT
241	GACATAGCCT TCCCTCGATT AAATAATATA AGATCTGTG TATTACCTCC ATCATTGATT	241	GACATAGCCT TCCCTCGATT AAATAATATA AGATCTGTG TATTACCTCC ATCATTGATT
301	CCACTTTCAT CTAGAAAGAT TGAGAAAAT GGGGAGGAA CAGGATGAC AGTTATCCC	301	CCACTTTCAT CTAGAAAGAT TGAGAAAAT GGGGAGGAA CAGGATGAC AGTTATCCC
361	CATTTAGCTG CTAAATTTGC ACACAGAGGA TCTTCTGTAG ATTAGCAAT TTCTCTCTT	361	CATTTAGCTG CTAAATTTGC ACACAGAGGA TCTTCTGTAG ATTAGCAAT TTCTCTCTT
421	ATACGGATAA ATAATTTATC CTTGTACAA ATATCAATT TTATTTGAGC AGTAGGAATT	421	ATACGGATAA ATAATTTATC CTTGTACAA ATATCAATT TTATTTGAGC AGTAGGAATT
481	ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA	481	ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA
541	601 ACTGATC	541 ACTGATC	601 ACTGATC
N 21	<i>Polyommatus (s. str) icarus persica</i> (Bienert, 1870) voucher IIL021 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Iran: N Torbat-e-Heydariyeh (1700 m), Khorasan collection date="30-Jul-1998" collected by="W. ten Hagen"	N 24	<i>Polyommatus (s. str) icadius</i> (Grum-Grshimailo, 1890) ssp. voucher IIL024 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="female" Kazakhstan: near Kapchagaj, Dzhungarsky Mts. collection date="8-May-2007" identified by="B. Stradomsky"
1	AATCATAAAG ATATTGGAAC ATTATACCTT ATTGAGGAGG TTGAGCAGG AATAGTAGGA	1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACCTT ATTGAGGAGG TTGAGCAGG AATAGTAGGA
61	ACATCAATTA GAATTCATAAT TGCTATAGAA TTGAGAACCC CTGGATCATT AATGGAGAT	61	ACATCAATTA GAATTCATAAT TGCTATAGAA TTGAGAACCC CTGGATCATT AATGGAGAT
121	GATCAAATTG ATAATACCTAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAATTTT TTGATAGTT	121	GATCAAATTG ATAATACCTAT TGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAATTTT TTGATAGTT
181	ATACCACTTA TAATGGAGG ATTGGTAAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGAGCACCT	181	ATACCACTTA TAATGGAGG ATTGGTAAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGAGCACCT
241	GACATAGCCT TCCCTCGATT AAATAATATA AGATCTGTG TATTACCTCC ATCATTGATT	241	GACATAGCCT TCCCTCGATT AAATAATATA AGATCTGTG TATTACCTCC ATCATTGATT
301	CCACTTTCAT CTAGAAAGAT TGAGAAAAT GGGGAGGAA CAGGATGAC AGTTATCCC	301	CCACTTTCAT CTAGAAAGAT TGAGAAAAT GGGGAGGAA CAGGATGAC AGTTATCCC
361	CATTTAGCTG GGATTCTTC ACACAGAGGA GCAATTAACT TTATACAC TATCATTAT	361	CATTTAGCTG GGATTCTTC ACACAGAGGA GCAATTAACT TTATACAC TATCATTAT
421	ATACGGATAA ATAATTTATC CTTGTACAA ATATCAATT TTATTTGAGC AGTAGGAATT	421	ATACGGATAA ATAATTTATC CTTGTACAA ATATCAATT TTATTTGAGC AGTAGGAATT
481	ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA	481	ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA
541	601 ACGGATC	541 ACGGATC	601 ACGGATC
N 22	<i>Polyommatus (s. str) icadius icadius</i> (Grum-Grshimailo, 1890) voucher IIL022 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Tajikistan: lake Dunkeldyk (4100 m), S.-E. Pamir collection date="20-Jul-1996" collected by="A. Sotshivko"	N 25	<i>Polyommatus (s. str) erooides</i> (Frivaldszky, 1835) voucher IIL025 cytochrome oxidase subunit I, (coI) gene, mitochondrial. sex="male" Bulgaria: Dibriniske (1500-1600 m), Pirin Mts. collection date="05-Jul-1999" collected by="M. Markhasiov"
1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACCTT ATTGAGGAGG TTGAGCAGG AATAGTAGGA	1	AATCATAAAG ATATGGAAC ATTATACCTT ATTGAGGAGG TTGAGCAGG AATAGTAGGA
61	ACATCAATTA GAATTCATAAT TGCTATAGAA TTGAGAACCT CTGGATCCTT AATGGAGAT	61	ACATCAATTA GAATTCATAAT TGCTATAGAA TTGAGAACCT CTGGATCCTT AATGGAGAT
121	GATCAAATTG ATAATACCTAT CGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAATTTT TTGATAGTT	121	GATCAAATTG ATAATACCTAT TGTTACAGCT CATGCATTAA TTATAATTTT TTGATAGTT
181	ATACCACTTA TAATGGAGG ATTGGTAAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGAGCACCT	181	ATACCACTTA TAATGGAGG ATTGGTAAAC TGATTAGTC CTTAAATTT AGGAGCACCT
241	GACATAGCCT TCCCTCGATT AAATAATATA AGATCTGTG TATTACCTCC ATCATTGATT	241	GACATAGCCT TCCCTCGATT AAATAATATA AGATCTGTG TATTACCTCC ATCATTGATT
301	CCACTTTCAT CTAGAAAGAT TGAGAAAAT GGGGAGGAA CAGGATGAC AGTTATCCC	301	CCACTTTCAT CTAGAAAGAT TGAGAAAAT GGGGAGGAA CAGGATGAC AGTTATCCC
361	CATTTAGCTG GGATTCTTC ACACAGAGGA TCTTCTGTAG ATTAGCAAT TTCTCTCTT	361	CATTTAGCTG GGATTCTTC ACACAGAGGA TCTTCTGTAG ATTAGCAAT TTCTCTCTT
421	ATACGGATAA ATAATTTATC CTTGTACAA ATATCAATT TTATTTGAGC AGTAGGAATT	421	ATACGGATAA ATAATTTATC CTTGTACAA ATATCAATT TTATTTGAGC AGTAGGAATT
481	ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA	481	ACAGCATTAT TATTACTTTT ATCTTACCT GTATTAGCTG GAGCAATTAC TATATTATTA
541	601 ACTGATC	541 ACTGATC	601 ACTGATC