

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ КРЫМСКОГО ЭНДЕМИКА *AGRODIAETUS PLJUSHTCHI* (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE) НА ОСНОВЕ ДАННЫХ ПО КАРИОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ И МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНЕТИКЕ

© 2007 г. В. А. Лухтанов¹, Ю. И. Будашкин²

¹С.-Петербургский государственный университет, С.-Петербург 199034, Россия
e-mail: lukhtanov@mail.ru

²Карадагский природный заповедник НАН Украины, Феодосия 98188, Крым
Поступила в редакцию 05.12.2005 г.

Для выяснения происхождения и систематического положения таксона *Aradiactus pljushtchi* и родственных видов группы *A. damone* проанализированы данные по распространению, кариотипам, экологическим особенностям и полиморфизму митохондриальной ДНК. Вероятно, общий предок видов группы появился на территории Малой Азии более чем 1.2–1.8 млн. лет назад в позднем плиоцене. В раннем плейстоцене представитель группы проник в Крым и дал начало *A. pljushtchi*. Другая ветвь, возникшая от общего малоазиатского предка, через Переднюю Азию 0.8–1.2 млн. лет назад проникла в Центральную Азию и Сибирь, где дала всер частично симпатрических форм. Относительно недавно представители среднеазиатско-сибирской линии попали в Восточную Европу, где их ареалы приблизились к территории, занятой *A. pljushtchi*, но не перекрылись с ней. Установлено, что кариотип с гаплоидным числом хромосом $n = 67$ является апоморфией комплекса *A. damone*, однако он не видоспецифичен и не может быть использован для различения отдельных таксонов внутри комплекса. Сходство кариотипов не является серьезным основанием для сведения таксона *A. pljushtchi* в подвиды к *A. damone*, как это предполагалось ранее. Данные по биологии свидетельствуют об обособленности *A. pljushtchi*, а филогенетический анализ показал, что между *A. pljushtchi* и *A. damone* нет близкого родства.

Обитающие в горах Крыма бабочки-голубянки рода *Agrodiaetus* Hübner 1822 долгое время были предметом таксономической путаницы. После выхода в свет книги Некрутенко (1985), подытожившей изучение булавоусых чешуекрылых Крыма, утвердилось представление, что здесь обитает только один вид этого рода с голубой окраской крыльев у самцов, но определяемый по-разному: как *A. actis* (Herrich-Schäffer [1851]) (Мелиоранский, 1897; Коршунов, 1972, под вопросом), как *A. damone krymaeus* (Sheljuzhko 1928) (Bollow, 1931), как *A. damone* (Eversmann 1841) (Коршунов, 1964, 1972) или как *A. poseidon krymaeus* (Forster, 1961; Коршунов, 1972). Сам Некрутенко (1985) принял в своей книге правильность определения Форстера (Forster, 1961) и Коршунова (1972, partim), вследствие чего довольно продолжительное время в фаунистической литературе по Крыму фигурировал только лишь *A. poseidon krymaeus* (Будашкин, Ефетов, 1986; Некрутенко, Плющ, 1986; Будашкин, 1987, 1990; Ефетов, Будашкин, 1990). Позднее нами было подтверждено мнение Коршунова (1972) и было установлено, что в действительности в Крыму обитают два вида из рода *Agrodiaetus*, имеющих сходную голубую окраску крыльев самцов. Один из них, встречающийся в

горах восточной части полуострова, относится к *A. damocles krymaeus* (Dantchenko, 1997; Будашкин, 2003). Другой таксон, эндемичный для горы Ай-Петри на юге Крыма, был описан как новый для науки вид *Agrodiaetus pljushtchi* Lukhtanov et Budashkin 1993 (Budashkin, Lukhtanov, 1993). Тем не менее, последующие цитогенетические исследования (Kandul, 1997) показали, что по числу хромосом и структуре кариотипа *A. pljushtchi* не отличим от широко распространенного в юго-восточной Европе и юго-западной Сибири *A. damone* (Eversmann 1841). На этом основании было предложено рассматривать Ай-Петринскую популяцию в ранге подвида: *Agrodiaetus damone pljushtchi*. В настоящее время вопрос о статусе и родственных связях этого таксона не решен: он считается либо подвидом *A. damone* (Dantchenko, 1997; Eckweiler, Häuser, 1997; Kudrna, 2002; Будашкин, 2003), либо самостоятельным видом (De Prins, Eversen, 1996; Kandul et al., 2004).

Решение вопроса о таксономическом положении *A. pljushtchi* имеет не только частный интерес для систематики группы, но и более широкое значение. Во-первых, он важен для понимания происхождения фауны Крыма, которая имеет слож-

ный состав. Считается, что она включает как бореальные и неморальные элементы, так и виды-выходцы из южных районов Палеарктики: Закавказья, Малой Азии и Балканского п-ва (Кузнецов, 1929; Биологическое..., 1999; Крыжановский, 2002). Однако в действительности южное происхождение доказано лишь для немногих видов – например, для крымского скорпиона *Euscorpis tauricus* (C.L. Koch 1837) (Fet, 2002). Если таксон *A. pljushtchi* относится к евро-сибирскому виду *A. damone*, то можно ожидать, что он проник в Крым с севера. С другой стороны, подавляющее большинство видов рода *Agrodiaetus* встречается в Малой и Передней Азии (Forster, 1956, 1960, 1961), поэтому южное происхождение таксона *A. pljushtchi* также не исключено. Во-вторых, вопрос о том, является ли *A. pljushtchi* узколокальным эндемичным видом Крыма или только одной из популяций широко распространенного вида *A. damone*, важен для организации мероприятий по охране Ай-Петринской яйлы.

В данном исследовании для выяснения систематического положения и происхождения этого таксона мы применили комплексный подход, включающий анализ оригинальных данных по распространению, кариотипам и экологическим особенностям бабочек, а также литературных данных (Kandul et al., 2004; Lukhtanov et al., 2005) по полиморфизму митохондриальной ДНК. В исследование помимо таксона *A. pljushtchi* были включены все основные представители комплекса *A. damone*, составляющие, по нашим данным, монофилетическую группу видов (Kandul et al., 2004).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Биотопы и фенология видов изучены методом визуальных наблюдений во время экспедиций по Крыму, Алтаю, Казахстану, Киргизии, Узбекистану, Таджикистану, Туркмении и Ирану в период с 1988 по 2005 гг. Анализ географического распространения сделан на основании обработки собственных сборов и коллекций Зоологического института РАН. В Крыму наиболее детально были изучены горные районы от Батилимана на западе до Феодосии на востоке, с тщательным обследованием Ай-Петринской яйлы, Бабуган-яйлы, массива Чатырдаг, Караби-яйлы и восточной части главной гряды Крымских гор между Судак и Коктебелем. Изучены также более или менее не затронутые хозяйственной деятельностью человека степные районы полуострова, в основном на Керченском п-ве (Опук, Казантип, Чауда), но также и в Северной (Присивашье) и Западной (Тарханкут) частях Крыма.

Для определения кормовых растений гусениц использовали два метода: наблюдение за самками, откладывающими яйца (с последующим сбором и определением растений) и сбор гусениц с кормовых растений (с последующим их выращиванием до стадии имаго).

Для цитологического анализа использовали самцов на стадии имаго. Семенники, которые располагаются в пятом сегменте брюшка со спинной стороны, извлекали, фиксировали в смеси 96%-ного этанола и ледяной уксусной кислоты (3 : 1) и хранили в фиксаторе в течение 1–8 мес при температуре +4°C. Отпрепарированные гонады красили 2%-ным ацетоорсеином в течение 20–40 сут при комнатной температуре. Кариотипы исследовали на стадиях первой (MI) и второй (MII) метафазы мейоза, используя оригинальную методику (Lukhtanov et al., 2006). Микрофотографии метафазных пластинок делали с помощью фотонасадки МФН-11 и микроскопа Carl Zeiss Amplitval с использованием иммерсионного объектива 100х.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Географическое распространение и экологические особенности таксонов группы *A. damone*

Наши сборы и наблюдения подтвердили широкое географическое распространение большинства таксонов группы *A. damone*, за исключением *pljushtchi* (рис. 1). *A. damone altaicus* (Elwes 1899) был встречен в северо-восточном Казахстане в Карагандинской и Восточно-Казахстанской областях, а также на Алтае (Россия). *A. juldusus* (Staudinger 1886) был собран в юго-восточном Казахстане (Джунгарский, Заилийский, Кунгей и Терской Алатау) и в северо-восточной Киргизии (Киргизский хребет и бассейн оз. Иссык-Куль), *A. iphigenides* (Staudinger 1886) – в различных районах Киргизии, Восточного Узбекистана и Южного Казахстана. *A. phyllides* (Staudinger 1886) был встречен во многих локалитетах Киргизии, Восточного Узбекистана, Южного Казахстана, Таджикистана, Туркмении и северо-восточного Ирана, часто симпатрично с *A. iphigenides* и с *A. karatavicus* (Lukhtanov 1990). Более локально распространен *A. karatavicus*, который является эндемиком гор Каратау в южном Казахстане.

Чрезвычайно локально распространен *A. pljushtchi*. Известный ареал этого таксона ограничен всего двумя небольшими участками приречных обрывов на южной кромке Ай-Петринской яйлы в западной части горного Крыма и занимает в общей сложности площадь не более нескольких десятков гектаров. Несмотря на интенсивные и длительные поиски (см. материал и

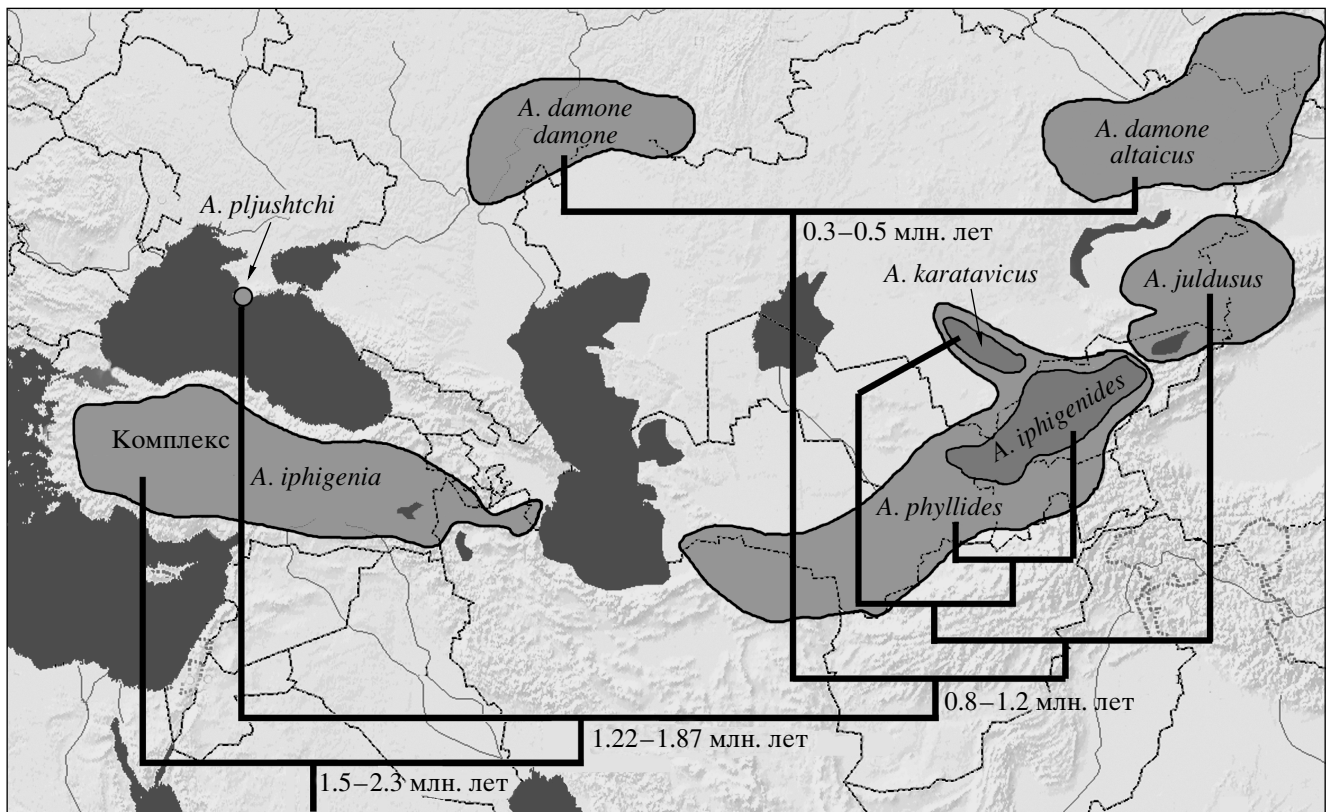


Рис. 1. Географическое распространение (наши данные) и филогения (по: Kandul et al., 2004; Lukhtanov et al., 2005) таксонов группы *A. damone* и сестринского комплекса *A. iphigenia*. Числа около точек ветвления показывают предполагаемый возраст соответствующих дихотомий. Более темной заливкой показаны области совместного обитания *A. phyllides* с *A. iphigenides* и *A. karatavicus*.

методы), мы не смогли обнаружить этот таксон в других местах Крыма.

По литературным данным (Dantchenko, 1997), *A. damone damone* встречается в Поволжье и на Южном Урале.

Данные по кормовым растениям гусениц, вольтинности и биотопам изученных таксонов суммированы в табл. 1, в которой, помимо оригинальных данных, представлена также информация, полученная из литературы.

Кариотипы

Впервые были изучены кариотипы *A. juldusus*, *A. karatavicus* и *A. phyllides askhabadicus* Forster 1960. Полученные результаты (табл. 2, рис. 2) основаны на анализе метафазных пластинок у двух, четырех и двух особей, соответственно. Исследование *A. juldusus*, *A. karatavicus* и *A. phyllides* (данная работа), а также четырех других таксонов группы *damone* (табл. 2) показало, что все они на стадии МІ имеют одинаковое число бивалентов $n = 67$ и одинаковую структуру кариотипа: в наборе содержится два крупных, один средний и 64 мелких бивалента (рис. 2). Первый бивалент

по площади незначительно крупнее второго, второй бивалент в 1.2–1.5 раза крупнее третьего. Мелкие элементы составляют по размерам плавный ряд. Соответственно, у каждого из исследованных видов на стадии МІІ у было обнаружено приблизительно по 67 хромосом. Точный подсчет числа хромосом на стадии МІІ был затруднен вследствие их чрезвычайно мелких размеров.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее неожиданный результат нашего исследования – это обнаружение одинаковых кариотипов у всех 7 изученных таксонов из группы *A. damone*, включая *A. pljushtchi* (табл. 2). Выявленная ситуация крайне необычна для *Agrodiaetus*, поскольку во всех остальных комплексах этого рода каждый вид имеет своеобразный кариотип, а в целом род демонстрирует уникальное разнообразие хромосомных чисел – от $n = 10$ до $n = 134$ в гаплоидном наборе (Lukhtanov, Dantchenko, 2002; Lukhtanov et al., 2005). В комплексе *A. iphigenia* (Herrich-Schäffer [1847]), который является сестринским по отношению к комплексу *A. damone* (Kandul et al., 2004), также наблюдается большое разнообразие видоспецифичных карио-

Таблица 1. Экологические характеристики таксонов, входящих в комплекс *A. damone*

Таксон	Кормовое растение гусениц	Число генераций в течение года	Предпочитаемый биотоп	Высота биотопа над ур. м., м	Источник
<i>A. pljushtchi</i>	<i>Hedysarum tauricum</i>	1	Скалистые обнажения	1000–1200	Наши данные
<i>A. damone damone</i>	<i>H. grandiflorum</i>	2	Равнинные и предгорные степи	0–400	Dantchenko, 1997
<i>A. damone altaicus</i>	<i>H. gmelini</i>	1	Равнинные, предгорные и горные степи	300–2500	Наши данные
<i>A. karatavicus</i>	<i>Hedysarum</i> ssp.	1	Горные степи и сухие разнотравья	800–2000	Наши данные
<i>A. juldusus</i>	<i>H. aculeatum</i>	1	Горные степи и сухие разнотравья	500–2000	Zhdanko, 1997; наши данные
<i>A. iphigenides</i>	<i>Hedysarum</i> ssp.	1	Горные степи и сухие разнотравья	800–3000	Наши данные
<i>A. phyllides</i>	<i>Hedysarum</i> ssp.	3–4	Различные типы аридных и семиаридных биотопов в предгорьях и горах	100–3000	Наши данные

Таблица 2. Кариотипы таксонов, входящих в комплекс *A. damone*

Таксон	Место сбора изученного материала	Число бивалентов в мейозе, <i>n</i>	Структура кариотипа на стадии МI	Источник
<i>A. pljushtchi</i>	Украина, Крым, г. Ай-Петри	67	2L + 1M + 64S	Kandul, 1997
<i>A. damone damone</i>	Россия, Саратовская обл., Вольск	67	2L + 1M + 64S	Lukhtanov et al., 1997
<i>A. damone altaicus</i>	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., хр. Саур	67	2L + 1M + 64S	Lukhtanov, Dantchenko, 2002
<i>A. karatavicus</i>	Казахстан, Чимкентская обл., хр. Каратау, г. Минжилги	67	2L + 1M + 64S	Наши данные
<i>A. juldusus</i>	Казахстан, Джунгарский Алатау, гор. Копал	67	2L + 1M + 64S	Наши данные
<i>A. iphigenides</i>	Киргизия и Узбекистан	67	2L + 1M + 64S	Lukhtanov, Dantchenko, 2002
<i>A. phyllides askhabadicus</i>	Иран, провинция Хорасан, пос. Чакане	67	2L + 1M + 64S	Наши данные

Примечание. L – крупный бивалент, M – средний по размерам бивалент, S – мелкий бивалент.

типов – от $n = 13$ у *A. iphigenia* до $n = 52$ у *A. rovs-hani* (Dantchenko et Lukhtanov 1994) (Lukhtanov et al., 2005). Совпадение кариотипов было бы объяснимо, если бы все таксоны группы *A. damone* относились к одному биологическому виду. Однако это не так. Об этом свидетельствует тот факт, что *A. iphigenides* и *A. phyllides*, легко различающиеся по окраске крыльев, имеют симпатрическое распространение (Lukhtanov, Lukhtanov, 1994) и согласно нашим полевым наблюдениям во многих местах встречаются в одном биотопе в одно и то же время, не образуя никаких переходных форм. Кроме того, *A. damone* и *A. iphigenides*, хотя и аллопатричны, настолько различны морфологически, что всегда ранее относились не только к

разным видам, но и к совершенно разным группам видов (Eckweiler, Häuser, 1997). По-видимому, отдельным видом является и *A. karatavicus*, принципиально отличающийся от всех остальных таксонов окраской крыльев самцов в ультрафиолетовой части спектра (Lukhtanov et al., 2005). Таким образом, комплекс *A. damone* включает несколько видов. Кариотип $n = 67$ является апоморфией этого комплекса, однако он не видоспецифичен и не может быть использован для различения отдельных таксонов внутри комплексов. В свете этой находки становится понятным, что сходство кариотипов не является серьезным основанием для сведения таксона *A. pljushtchi* в подвиды к

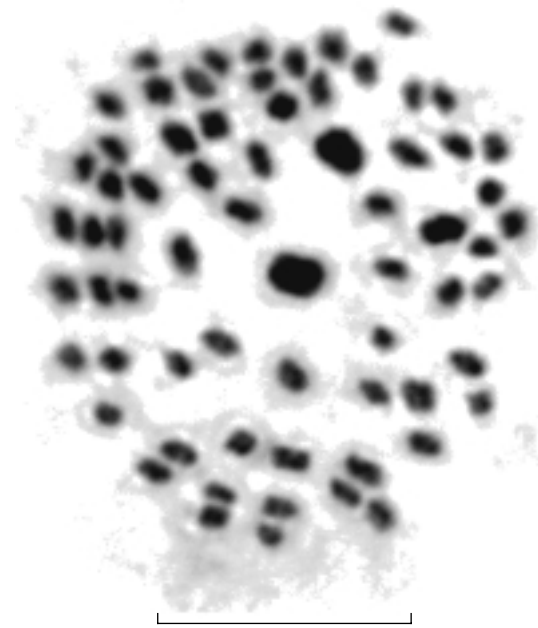


Рис. 2. Кариотип *A. phyllides askhabadicus* в метафазе I мейоза ($n = 67$, шкала соответствует 10 мкм).

A. damone, как это предполагалось ранее (Kandul, 1997).

Другой неожиданный результат – отсутствие *A. pljushtchi* в центральной и восточной части Крымской гряды. То, что мы не смогли обнаружить *A. pljushtchi* в центральной, наиболее высокой части Крымских гор (на Бабуган-яйле и Чатырдаге), может объясняться отсутствием или редкостью (по крайней мере оно не найдено нами) кормового растения гусениц – копеечника крымского *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd. (Fabaceae). Сложнее объяснить отсутствие *A. pljushtchi* на востоке гряды – между Судакком и Коктебелем, где *H. tauricum* местами весьма обычен. Вероятно, причина заключается в том, что горы востока Крыма низкие, не превышают по высоте 800 м над ур. м, в то время как *A. pljushtchi* – настоящий горный вид, обитающий на высотах не ниже 1000 м. *A. damone* по сравнению с *A. pljushtchi* является более эврибионтным видом. Он может быть встречен в разных высотных поясах – от сухих степных низкогорий и предгорий на уровне моря до криофитных, тундроподобных степей в высокогорьях (табл. 1).

Другие данные по биологии также свидетельствуют об обособленности *A. pljushtchi* от остальных таксонов комплекса. Так, *A. pljushtchi* – моновольтинный вид, хотя обитающие рядом популяции *A. damone tanaïs* (Dantchenko et Pljushtch 1993) (Донецкая обл.), *A. damone irinae* (Dantchenko 1997) (Дон) и *A. damone damone* (Волга) бивольтинны. Бабочки *A. pljushtchi* обитают на скалистых обрывах, не выходя на ровные участки, в то

время как все остальные виды группы обычны на равнинных или выположенных территориях.

Филогенетический анализ, основанный на сравнении 1960 нуклеотидных пар митохондриальных генов цитохромооксидазы I и II (COI и COII) (Kandul et al., 2004; Lukhtanov et al., 2005) показал, что таксоны *A. pljushtchi* и *A. damone* не близкородственны (рис. 1). Более того, *A. pljushtchi* стоит в основании всего надвидового комплекса *A. damone sensu lato*, являясь сестринским таксоном по отношению ко всем остальным видам, образующим компактный кластер близкородственных, частично симпатричных форм. Изолированное положение *A. pljushtchi* на филогенетическом дереве было подтверждено как при помощи метода максимальной экономии (97%-ная бутстреп-поддержка), так и метода наибольшего правдоподобия (100%-ная бутстреп-поддержка) и Байесова метода (100%-ная постериорная вероятность) (Kandul et al., 2004; Lukhtanov et al., 2005).

Совокупность фактов – отсутствие близкого филогенетического родства, приуроченность к другой экологической нише вместе с отмеченными ранее морфологическими отличиями (Budashkin, Lukhtanov, 1993) – свидетельствуют в пользу видовой самостоятельности *A. pljushtchi*.

Полученные данные позволяют также сделать достаточно обоснованные предположения о происхождении *A. pljushtchi* и видов группы *A. damone* в целом. В литературе обсуждаются 4 возможных пути проникновения в Крым обитателей из соседних регионов: балканский (с запада), кавказский (с востока), южнорусский (с севера) и малоазиатский (с юга) пути (Дулицкий, 1999). Поскольку таксоны группы *A. damone* не встречаются в настоящее время ни на Балканском п-ве, ни на Кавказе, то балканский и кавказский пути проникновения группы в Крым кажутся маловероятными.

Южнорусский (северный) путь тоже маловероятен по следующим соображениям. Центр таксономического разнообразия группы *A. damone* находится в Средней Азии – далеко к востоку от ареала *A. pljushtchi*. Если эта группа в целом имеет среднеазиатское происхождение, то можно ожидать, что наиболее ранние этапы дивергенции происходили на востоке, а таксоны, возникшие ходе расширения ареала группы на запад (в том числе и *A. pljushtchi*), должны быть самыми молодыми. Действительно, если исключить из рассмотрения *A. pljushtchi*, то в распределении оставшихся ветвей (рис. 1) наблюдается градиент: более ранние дивергенции происходили в юго-восточной части ареала, а более молодые таксоны *A. damone altaicus* и *A. damone damone* возникли на севере и западе. Такое распределение таксонов хорошо соответствует сценарию, согласно которому группа *A. damone* (за исключением *A. pljushtchi*) имеет среднеазиатско-казахстанское проис-

хождение, а впоследствии расширила свой ареал на запад до бассейна Дона. Использование концепции молекулярных часов (Kandul et al., 2004) позволяет сделать следующие примерные оценки: возраст группы *A. damone* (за исключением *A. pljushtchi*) составляет 0.8–1.2 млн. лет; дивергенция азиатских таксонов *A. juldusus*, *A. karatavicus* и *A. iphigenides* произошла 0.55–1.2 млн. лет назад; а возраст наиболее молодых таксонов – западносибирского *A. damone altaicus* и восточноевропейского *A. damone damone* и можно оценить приблизительно в 0.3–0.5 млн. лет.

A. pljushtchi полностью выпадает из этой закономерности: будучи самым западным таксоном, он имеет наиболее раннее происхождение. Его возраст можно оценить в 1.22–1.87 млн. лет, т.е. он возник раньше и с высокой степенью вероятности независимо от среднеазиатско-казахстанского центра происхождения группы *A. damone sensu stricto* (без *A. pljushtchi*). В то же время уникальная синапоморфия *A. pljushtchi* и остальных членов комплекса *A. damone* – высоко специализированный кариотип $n = 67$, – свидетельствуют о том, что они имели единого общего предка.

Принимая во внимание это заключение, обнаруженный паттерн географического распределения таксонов и время их дивергенции, а также тот факт, что все представители сестринской группы *A. iphigenia* встречаются только в Малой Азии (*A. iphigenia* проникает также на юг Балканского п-ва), мы приходим к выводу, что наиболее вероятным был малоазиатский путь. Концепция малоазиатского пути долгое время основывалась на представлении о существовании в позднем плиоцене или даже в раннем плейстоцене Понтийской суши, включавшей территории Южного Крыма, Западной части Малого Кавказа и северной части Малой Азии. Эта концепция подразумевала в значительной мере автохтонное происхождение крымской фауны в пределах Понтиды и была в окончательном виде сформулирована Пузановым (1949) в основном на примере наземных моллюсков. Хотя концепция Понтиды как особого моста не подтверждается данными геологии, связь Крыма с Малой Азией могла осуществляться через осушавшийся шельф в периоды регрессии Черного моря (Гроссет, 1979).

Общий предок всех видов группы *A. damone sensu lato* (включая *A. pljushtchi*) имел, вероятно, кариотип $n = 67$ и появился на территории Малой Азии более чем 1.2–1.8 млн. лет назад, скорее всего в позднем плиоцене. В раннем плейстоцене (около 1.2–1.8 млн. лет назад) этот таксон проник в Крым и дал начало виду *A. pljushtchi*. Другая ветвь, возникшая от общего малоазиатского предка, через Переднюю Азию 0.8–1.2 млн. лет назад проникла в Среднюю Азию и Центральную Азию, где дала веер форм, частично перешедших

к симпатрии. Затем, относительно недавно представители среднеазиатско-сибирской линии эволюции проникли в Восточную Европу, где их ареалы приблизились, но не перекрылись с ареалом *A. pljushtchi* (рис. 1).

В любом случае, независимо от того, по какому сценарию развивались события, мы должны констатировать, что *A. pljushtchi* является относительно древним эндемиком Крыма, реликтом раннего плейстоцена или даже позднего плиоцена.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (06-04-49362) и федеральной программы поддержки ведущих научных школ (НШ-7130.2006.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы, 1999. Симферополь. СОНАТ. 180 с.
- Будашкин Ю.И., 1987. Чешуекрылые. Сообщение 3 // Флора и фауна заповедников СССР. Чешуекрылые Карадагского заповедника. М.: ВИНТИ. С. 32–62. – 1990. Биология *Agrodiaetus poseidon krytaeus* (Shelj.) (Lepidoptera, Lycaenidae) // Вестн. зоологии. № 1. С. 85. – 2003. Новые данные по таксономии, биологии и распространению булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Крыма // Экосистемы Крыма их оптимизация и охрана. Тр. ТНУ. Вып. 13. Симферополь: ТНУ. С. 45–58.
- Будашкин Ю.И., Ефетов К.А., 1986. Новые находки чешуекрылых в Крыму // Вестн. зоол. № 5. С. 86.
- Дулицкий А.И., 1999. Происхождение фауны Крыма // Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. Симферополь: СОНАТ. С. 97–98.
- Ефетов К.А., Будашкин Ю.И., 1990. Бабочки Крыма. Симферополь: Таврия. 112 с.
- Коришонов Ю.П., 1964. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Rhopalocera) горной части и Южного берега Крыма // Энтомол. обозрение. Т. 43. Вып. 3. С. 592–604. – 1972. Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) фауны СССР, II // Энтомол. обозрение. Т. 51. Вып. 2. С. 352–368.
- Гроссет Г.Э., 1979. О происхождении флоры Крыма. Сообщение 2 // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 84. Вып. 2. С. 35–55.
- Крыжановский О.Л., 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищ. научных изданий КМК. 237 с.
- Кузнецов Н.Я., 1929. Об отсутствии в Крыму некоторых элементов его фауны // Докл. АН СССР. С. 321–326.
- Мелиоранский В., 1897. К фауне Macrolepidoptera южного берега Крыма // Horae Soc. Ent. Ross. Т. 31. С. 216–239.
- Некрутенко Ю.П., 1985. Булавоусые чешуекрылые Крыма. Киев: Наукова Думка. 152 с.

- Некрутенко Ю.П., Плющ И.Г., 1986. Новая находка *Agrodiaetus poseidon* (Herrich-Schäffer, 1851) (Lepidoptera, Lycaenidae) в Крыму // Вестн. зоол. № 4. С. 41.
- Пузанов И.И., 1949. Своеобразие фауны Крыма и ее происхождение // Учен. зап. Горьковского гос. ун-та. Вып. 14. С. 5–32.
- Bollow C., 1931. *Lycaena* // Die Grossschmetterlinge der Erde. Suppl. zu Bd. 1. S. 254–296.
- Budashkin J.I., Lukhtanov V.A., 1993. Eine neue Art der Untergattung *Agrodiaetus* von der Krim (Lepidoptera, Lycaenidae) // Atalanta. Bd. 24. H. 1–2. S. 85–88, 326–327.
- Dantchenko A.V., 1997. Notes on the biology and distribution of the *damone* and *damocles* species-complexes of the subgenus *Polyommatus* (*Agrodiaetus*) (Lepidoptera, Lycaenidae) // Nachr. entomol. Ver. Apollo. Suppl. 16. S. 23–42.
- De Prins W., Iversen F., 1996. Family Lycaenidae // The Lepidoptera of Europe. Stenstrup: Apollo Books. P. 205–209.
- Eckweiler W., Häuser H., 1997. An illustrated checklist of *Agrodiaetus* Hübner, 1822, a subgenus of *Polyommatus* Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) // Nachr. entomol. Ver. Apollo. Suppl. 16. S. 113–168.
- Fet V.Y., 2002. The Crimean scorpion, *Euscorpion tauricus* (C.L.Koch, 1837) (Scorpiones: Euscorpionidae): an endemic species supported by mitochondrial DNA evidence // Arthropoda Selecta. V. 11. № 4. P. 271–276.
- Forster W., 1956. Bausteine zur Kenntnis der Gattung *Agrodiaetus* Scudd. (Lep. Lycaen.). I. // Zeitschr. Wien. Entomol. Ges. Bd. 41. S. 42–61, 70–89, 118–127. – 1960. Idem. II. Ibid. Bd. 45. S. 105–142. – 1961. Idem. Ibid. Bd. 46. S. 8–13, 38–47, 74–94, 110–116.
- Kandul N.P., 1997. The karyology and the taxonomy of the blue butterflies of the genus *Agrodiaetus* Hübner, [1822] from the Crimea (Lepidoptera: Lycaenidae) // Atalanta Bd. 28. H. 1–2. S. 111–119.
- Kandul N.P., Lukhtanov V.A., Dantchenko A.V., Coleman J.W.S. et al., 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 // Syst. Biol. V. 53. № 2. P. 278–298.
- Kudrna O., 2002. The distribution atlas of European butterflies // Oedipus. № 20. P. 1–342.
- Lukhtanov V.A., Dantchenko A.V., 2002. Principles of highly ordered metaphase I bivalent arrangement in spermatocytes of *Agrodiaetus* (Lepidoptera) // Chromosome Research. V. 10. № 1. P. 5–20.
- Lukhtanov V.A., Dantchenko A.V., Kandul N.P., 1997. Die Karyotypen von *Polyommatus* (*Agrodiaetus*) *damone* und *P. (A.) damocles rossicus* nebst einigen Problemen bei *Agrodiaetus* (Lepidoptera, Lycaenidae) // Nachr. entomol. Ver. Apollo. Suppl. 16. S. 43–48.
- Lukhtanov V.A., Kandul N.P., Plotkin J.B., Dantchenko A.V. et al., 2005. Reinforcement of pre-zygotic isolation and karyotype evolution in *Agrodiaetus* butterflies // Nature. V. 436. P. 385–389.
- Lukhtanov V.A., Lukhtanov A.G., 1994. Die Tagfalter Nordwestasiens. Markleuthen: Herboliana. 440 s.
- Lukhtanov V.A., Vila R., Kandul N.P., 2006. Rearrangement of the *Agrodiaetus dolus* species group (Lepidoptera, Lycaenidae) using a new cytological approach and molecular data // Insect Syst. Evol. V. 37. № 3. P. 325–334.
- Zhdanko A.B., 1997. Lycaenid foodplants in Kazakhstan and Middle Asia (Lepidoptera, Lycaenidae) // Atalanta. Bd. 28. H. 1–2. S. 97–110.

THE ORIGIN AND TAXONOMIC POSITION OF THE CRIMEAN ENDEMIC *AGRODIAETUS PLJUSHTCHI* (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE) BASED ON THE DATA ON KARYOLOGY, ECOLOGY, AND MOLECULAR PHYLOGENETICS

V. A. Lukhtanov¹, Yu. I. Budashkin²

¹St. Petersburg State University, St. Petersburg 199034, Russia

e-mail: lukhtanov@mail.ru

²Karadagh Nature Reserve, Ukrainian National Academy of Sciences, Feodosiya 98188, Crimea, Ukraine

The geographical ranges, karyotypes, ecological preferences, and polymorphism of mitochondrial DNA were analyzed to reveal the origin and taxonomic position of *Agrodiaetus pljushtchi* and related species of the *A. damone* species group. According to the data obtained, the common progenitor of these species originated in Asia Minor in the late Pliocene, 1.2–1.8 million years ago. In the early Pleistocene (0.8–1.2 million years ago), a representative of this group penetrated into the Crimea and gave rise to *A. pljushtchi*. Another branch originated from the common ancestor penetrated to Central Asia and Siberia and gave rise to a sheaf of partially sympatric taxa. Recently, representatives of the Central Asian – Siberian lineage occupied Eastern Europe and approached, but did not overlap the area of *A. pljushtchi*. The karyotype $n = 67$ is an anamorph of the *A. damone* species complex. However, this karyotype is not species-specific and cannot be used to distinguish taxa within the complex. The similarity of karyotypes is not a sufficient argument to consider *A. pljushtchi* and *A. damone* as conspecific taxa. The data on natural history support the isolated position of *A. pljushtchi*, and the phylogenetic analysis shows that *A. pljushtchi* and *A. damone* are not closely related.