

ДВА НОВЫХ ПОДВИДА *MELITAEA ORNATA* CHRISTOPH, 1893 (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) ИЗ ЕВРОПЫ И СРЕДНЕЙ АЗИИ

С.К. КORB¹, Б.В. Страдомский², Г.В. Кузнецов³

[Korb S.K., Stradomsky B.V., Kuznetsov G.V. Two new subspecies of *Melitaea ornata* Christoph, 1893 (Lepidoptera, Nymphalidae) from Europe and Middle Asia]

¹Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая 28, г. Сыктывкар, Республика Коми, 167982, Россия. E-mail: stanislavkorb@list.ru

²Институт аридных зон ЮНЦ РАН, пр. Чехова 41, Ростов-на-Дону, 344006, Россия. E-mail: bvstr@yandex.ru

³Ул. Борьбы, 4–24, Волгоград, 400006, Россия. E-mail: gen-mash@mail.ru

¹ Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Division of RAS, Kommunisticheskaya str. 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982, Russia. E-mail: stanislavkorb@list.ru

² Institute of Arid Zones, Southern Science Centre of RAS, Chekhov av. 41, Rostov-on-Don, 344006, Russia. E-mail: bvstr@yandex.ru

³ Borba str., 4–24, Volgograd, 400006, Russia. E-mail: gen-mash@mail.ru

Ключевые слова: шашечницы, *Melitaea ornata*, систематика, молекулярные исследования, новые подвиды

Key words: checkerspot butterflies, *Melitaea ornata*, systematics, molecular investigations, new subspecies

Резюме. В настоящем сообщении молекулярными методами показывается, что на территории Северного Тянь-Шаня обитает вид *Melitaea ornata* Christoph, 1893; вид *M. phoebe* (Goeze, 1779) на Северном Тянь-Шане не обнаружен. Описываются два новых подвида *M. ornata*: *M. o. adversaria* **ssp.n.** с типовым местонахождением «Киргизия, Киргизский хр., окр. пос. Ала-Тоо, 1100 – 1200 м» и *M. o. reliquiae* **ssp.n.** с типовым местонахождением «Волгоградская обл., Ольховский р-н, с. Каменный Брод». Показано, что возраст подвидов *M. ornata* составляет приблизительно 100 тыс. лет.

Summary. Molecular methods have shown that the North Tian-Shan territory is inhabited by only one species *Melitaea ornata* Christoph, 1893; *M. phoebe* (Goeze, 1779) is not recorded from the North Tian-Shan. Two new subspecies of *M. ornata* are described: *M. o. adversaria* **ssp.n.** with the type locality «Kirghizia, Kirghiz Mts., Ala-Too settlement vicinity, 1100 – 1200 m» and *M. o. reliquiae* **ssp.n.** with the type locality «Russia, Volgograd Prov., Olkhovsky distr., Kamenny Brod». It is shown that the age of these *M. ornata* subspecies is about 100.000 years.

В опубликованной недавно ревизии рода *Melitaea* [van Oorschot, Coutsis, 2014: 59-61] таксон *M. ornata* Christoph, 1893 синонимизирован с *M. phoebe* (Goeze, 1779); для Урала эти авторы приводят *M. telona* Fruhstorfer, 1908 [op. cit.: 63]. Описанный более ста лет назад [Christoph, 1893] таксон *ornata* долгое время считался, а некоторыми авторами считается до сих пор, подвидом *M. phoebe* [Tuzov, 1993; Lukhtanov, Lukhtanov, 1994; Коршунов, Горбунов, 1995 и др.] или его синонимом [Bogdanov et al. 2000; Gorbunov, 2001; van Oorschot, Coutsis, 2014 и др.]. После работы [Hesselbarth et al., 1995] для Юга России и Кавказа стал указываться вид из группы «*phoebe*» *Melitaea punica* Oberthür, 1876 [Bogdanov et al. 2000; Korb, 2005; Gorbunov, Kosterin, 2007]. Генетические и морфологические исследования [Wahlberg, Zimmermann, 2000; Russell et al., 2007; Leneveu et al., 2009] показали видовую самостоятельность таких таксонов, как *M. punica* и *M. telona* Fruhstorfer, 1908, которые до недавнего времени считались подвидами *M. phoebe*; также выяснилось, что *M. punica* является обитателем Северной Африки, а в Западной Европе и на Ближ-

нем Востоке встречается *M. telona*. Дальнейшие исследования [Tóth, Varga, 2010; Кузнецов, Страдомский, 2010; Tóth, Varga, 2011; Кузнецов, 2011] показали, что южнорусские и европейские популяции второго вида принадлежат к одному таксону, старейшим пригодным названием которого является *M. ornata*. Новейшие молекулярные исследования [Tóth et al., 2014] показали самостоятельность *M. ornata* и *M. telona*.

То, что в Южной Европе и Северо-Западной Азии обитает два вида-двойника группы *M. phoebe*, обсуждается давно; они приводились под разными названиями: *M. telona*, *M. ornata*, *M. ogygia* Fruhstorfer, 1908, *M. epipunica* Verity, 1919 [Russel et al., 2007; Varga et al., 2005; Wahlberg, 2000; etc.]. В последние годы проблемам идентификации этих видов посвящено несколько работ [Tóth, Varga, 2010, 2011; Tóth et al., 2014], выделены диагностические признаки и обозначен неотип *M. phoebe* [Tennent, Russel, 2010]; обозначение неотипа имеет первостепенное значение для понимания объема вида и разделения видов-двойников внутри группы: гусеница обозначенного неотипа имеет черную голову (гусеница второго вида-



Рис. 1: 1 – Филогенетическое дерево группы *Melitaea phoebe*, построенное на основе анализа различий последовательностей ДНК гена COI с применением метода максимального сходства; 2 – Филогенетическое дерево группы *Melitaea phoebe*, построенное на основе анализа различий последовательностей ДНК гена EF-1a с применением метода максимального сходства; 3 – Распространение *M. ornata* в текущее время и предполагаемое распространение в прошлом (ок. 150 – 100 тыс. лет назад), черный кружок – популяция в Волгоградской области; 4 – *Melitaea phoebe saturata* Staudinger, 1892, лектотип ♂, гениталии; 5 – *Melitaea ornata adversaria* ssp.n., паратип ♂, гениталии

двойника имеет красную голову).

На Северном Тянь-Шане встречаются бабочки, по внешним признакам относящиеся к *M. ornata*. Для этих бабочек традиционно применяется название *saturata* Staudinger, 1892. Однако детальное сравнение собранного нами на Тянь-Шане материала с типовыми экземплярами *saturata* показало, что они относятся к разным видам. Этот факт послужил обоснованием молекулярной проверки собранного нами на Тянь-Шане материала. В результате этой проверки оказалось, что тянь-шанские популяции *Melitaea* из группы *phoebe* относятся к виду *ornata*.

Для анализа использован экземпляр *ornata* (Kyrgyzstan, Ala-Too, 1100 m, 02.06.2014, S. Korb). Обработку образцов тканей, амплификацию участков митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI) ДНК и ядерного гена Elongation Factor 1-alpha (EF-1a), а также секвенирование амплифицированных фрагментов проводили аналогично процедурам, описанным ранее [Водолажский, Страдомский, 2008].

Для получения ПЦР-продуктов COI использовали прямой праймер (5'-GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G-3') и обратный праймер (5'-TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA-3'), для Ef-1a – прямой праймер (5'-TAC CAT CGA GAA GTT CGA GAA G -3') и обратный праймер (5'-GCC ACC CCT TGA ACC AGG GCA T -3').

Анализ первичных нуклеотидных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit Sequence Alignment Editor.

Полученные последовательности сравнивали с результатами исследования COI и Ef-1a генов, представленных в работе [Tóth et al., 2014] для *M. ornata* и *M. phoebe* с применением алгоритма Maximum Likelihood с помощью программы MEGA6 [Tamura et al., 2013], и графически представляли в виде ML-клатограмм.

Результаты исследований показали, что *M. ornata* и *M. phoebe* образуют на обоих клатограммах две независимые ветви (рис. 1: 1, 2). Причем изученный нами экземпляр располагался в кладах *M. ornata* как для COI-, так и Ef-1a-генов, т.е. и по митохондриальному, и по ядерному маркерам может быть характеризован исключительно, как *M. ornata*.

Из Средней Азии ничего, похожего на *M. ornata*, никогда не описывалось. Единственный таксон, описанный из прилегающего региона – *Melitaea phoebe alatauica* Wagner, 1913 (омоним названия *Melitaea alatauica* Staudinger, 1881; заменено В. Внуковским на название *M. phoebe wagneri* Wnukowsky, 1929) (типовое местонахождение: «Schlucht Tal di» [Wagner, 1913: 89]). Согласно пояснению Ф. Вагнера [Wagner, 1913: 25],

ущелье Талди находится к северу от г. Джаркент в междуречье рек Усек и Тышкан. Нами проводились сборы в этом локалитете в 2010 г.; собранные экземпляры из группы *M. phoebe* относятся только к *M. phoebe*, других видов мы не собирали. Типовой материал *alatauica* Wagner, 1913 нам найти не удалось, однако фотографическое изображение типов, опубликованное в первоописании, не оставляет сомнений в том, что этот таксон относится к *M. phoebe*. Любопытно, что сравнивал его Ф. Вагнер с *M. ornata* (см. Wagner, 1913: Fig. 5, 6), однако где был собран экземпляр, использованный Ф. Вагнером для сравнения, не указано. Учитывая все вышесказанное, описываем новый подвид *M. ornata* из Северного Тянь-Шаня.

Распространение вида (рис. 1: 3) является классическим примером ледниковой дизъюнкции. Днепровское оледенение в период своего максимума (ок. 150 тыс. лет назад) покрывало большую часть Европы и спускалось на юг широкими языками, разорвавшими перигляциальные биотопы (в которых, очевидно, и обитала предковая форма *M. ornata* – как и других плейстоценовых чешуекрылых) на обширные фрагменты: по р. Волга практически до территории современного Волгограда (граница подземного оледенения зафиксирована еще южнее – в Астраханской области) (волгоградская дизъюнкция ареала *M. ornata*); по Уральскому хр. – до его южных отрогов (южноуральская дизъюнкция ареала *M. ornata*); по Карпатам и частично по р. Днестр (македонско-румынская дизъюнкция ареала *M. ornata*) [Чистяков и др., 2000]. Ледник отступил приблизительно 100 тыс. лет назад; это время с определенной степенью приближения можно считать возрастом всех четырех дизъюнкций (с приближением потому, что ледниковые щиты отступали неравномерно, следовательно, фактический возраст каждой отдельной дизъюнкции различен, но не может различаться больше чем на 10 тыс. лет). Учитывая возраст волгоградской дизъюнкции, точечный характер распространения и уровень различий, волгоградскую популяцию вида описываем как отдельный подвид.

ОПИСАНИЯ НОВЫХ ПОДВИДОВ

***Melitaea ornata adversaria* ssp.n.** (цвет. таб.: 3, 4, 7)

Типовой материал. Голотип ♂, 12.06.2014, Киргизия, Киргизский хр., окр. пос. Ала-Тоо, 1100-1200 м, leg. С. Корб. Паратипы: 23♂, 12♀, 2.06–15.06.2014, там же, leg. С. Корб; 62♂, 29.05–02.06.2015, там же, leg. С. Корб; один из них (идентификационный музейный номер ILN04) секвенирован. Голотип передан для хранения в Зоологический институт РАН (С.-Петербург), паратипы: секвенированный экземпляр хранится в коллекции Института аридных зон Южного Научного Центра РАН (Ростов-

на-Дону), остальные экземпляры – в коллекциях авторов.

Описание. Длина переднего крыла голотипа 21 мм, паратипов 19.5 – 23 мм. Верхняя сторона крыльев яркого красно-оранжевого цвета с розовым оттенком, с характерным для видов группы *M. phoebe* рисунком: тонкой краевой черной каймой, антемаргинальной черной краевой перевязью, состоящей из соединенных черных полулунных штрихов (на переднем крыле – с разрывом в ячейке $M_3 - Cu_1$); субмаргинальная перевязь на переднем крыле неполная, в ячейке $M_3 - Cu_1$ соединяется с антемаргинальной. Дискальная перевязь на переднем крыле состоит из крупных черных пятен на переднем крыле, после жилки M_2 обычно разделяется на два ряда пятен; самым крупным пятном перевязи является пятно, расположенное у анального края. На заднем крыле постдискальная перевязь состоит из ряда черных овальных или неправильной формы пятен (базальная сторона) и из ряда черных прямых штрихов, расширяющихся к анальному краю (внешняя сторона), между которыми фоновая окраска едва заметно светлее. Базальный и дискальный рисунок на переднем и заднем крыльях состоит из тонких волнистых черных штрихов. Нижняя сторона переднего крыла того же цвета, что и верхняя, со светлой (белесой или белесо-оранжевой) вершиной. Черные пятна антемаргинального ряда отдельные, полулунной формы, ряд неполный (обычно заканчивается до жилки Cu_1 , реже – Cu_2). Субмаргинальный рисунок представлен черными полулунными штрихами в вершинной части крыла. Дискальный ряд черных пятен полный. Дискальный и базальный рисунок представлены пятью тонкими черными волнистыми штрихами. Нижняя сторона заднего крыла белая или белесая, антемаргинальный рисунок представлен отдельными полулунными черными штрихами; имеется красно-оранжевая субмаргинальная перевязь из полулунных пятен, ограниченных снаружи и изнутри черными полулунными штрихами, соединенными в перевязи. Дискальная красно-оранжевая перевязь слита в ленту неправильной формы, с черной оторочкой по обеим сторонам. В базальной области крыла имеется 3 оранжевых пятна в черной оторочке и два черных мазка в костальной области; по анальному краю имеется три черных мазка. Вдоль дискальной ленты снаружи проходит перевязь из черных мазков. Самка несколько крупнее самца, рисунок крыльев такой же, как у самца, но его элементы немного светлее и более обширные.

Гениталии самца (рис. 1: 4, 5) типичного для группы *M. phoebe* строения.

Диагноз. Новый подвид хорошо отличается от номинативного особенностями окраски и рисунка

крыльев (цвет. таб. VI: 1-4): у номинативного подвиды окраска крыльев не такая яркая и насыщенная, как у *adversaria*, с характерными белесыми вкраплениями на верхней стороне крыльев (их никогда не бывает у нового подвида); крылья нового подвида как снизу, так и сверху темнее, чем у номинативного (у последнего они разных оттенков оранжевого цвета, у *adversaria* – кирпично-красные); элементы крылового рисунка нового подвида значительно ярче и контрастнее, чем у номинативного. В целом бабочки нового подвида выглядят окрашенными более сочно, ярко и контрастно.

Diagnosis. A new subspecies differs well from the nomenotypical one by the wing pattern and coloration: in the nomenotypical subspecies wing coloration is not that bright and rich, as in *adversaria*, with the characteristic whitish spots on the wings upperside (that never present in the new subspecies); the wings of new subspecies in upperside as well as in underside are darker than in nomenotypical one (being brick-red in spite of various orange tones in ssp. *ornata*); the wing pattern in the new subspecies is much brighter and more contrast than in nomenotypical subspecies. In general the butterflies of new subspecies appear richer, brighter and more vivid in color.

Биология. Бабочки обычны в низкогорьях и нижнем ярусе среднегорий на высотах от 900 до 1500 м. Биотопы (цвет. таб. VI: 8): участки остепненных или сухих лугов, как открытых, так и с зарослями кустарников. Время лёта: последние числа мая – 20-е числа июня. Кормовые растения гусениц: васильки (*Centaurea* sp.).

Этимология. *Adversaria* (лат.) – «противоположная». Название отображает характер распространения бабочки: она обнаружена на противоположной, южной стороне Турана, в противовес номинативному подвиду, обитающему на северной его стороне.

Melitaea ornata reliquiae ssp.n.

(цвет. таб. VI: 5, 6, 11)

Типовой материал. Голотип ♂, 23.05.2015, Волгоградская обл., Ольховский р-н, окр. с. Каменный Брод, leg. Г.В. Кузнецов. Паратипы: 3♂, 23.05.2015, там же, leg. Г.В. Кузнецов; 1♂, 29.04.2015, там же, ex larva, leg. Г.В. Кузнецов. Голотип передан для хранения в Зоологический институт РАН (С.-Петербург), паратипы в коллекциях авторов.

Описание. Длина переднего крыла голотипа 20 мм, паратипов 19-20 мм. Крылья сверху коричневато-оранжевые. Крыловой рисунок верхней стороны переднего крыла представлен черной краевой линией, антемаргинальным черным рисунком, соединяющимся с субмаргинальным в ячейке $M_3 - Cu_1$; дискальная перевязь черных пятен полная, на дискальной жилке пятна слиты

в единое сплошное пятно. В дискальной ячейке три более темных (оранжево-коричневых) пятна, окруженных черными тонкими линиями. На заднем крыле сверху рисунок представлен черной краевой тонкой линией, черным антемаргинальным рядом полулунных штрихов (слитых в сплошную линию); субмаргинальная перевязь из более темных (оранжево-коричневых) пятен, с обеих сторон окруженных черными лунками. Дискальная перевязь представлена черными мелкими пятнами, полная. В базальной части заднего крыла сверху имеется несколько более темных (оранжево-коричневых) пятен, окруженных черными линиями, а также несколько черных пятен и линий. Нижняя сторона переднего крыла того же цвета, что и верхняя, с грязно-белесой вершиной. Рисунок нижней поверхности переднего крыла состоит из черных антемаргинальных лунок, обычно достигающих жилки Cu_1 , постмаргинального рисунка из черных полулунных штрихов в вершинной части и нескольких черных пятен в анальной части, полного ряда черных дискальных пятен и пяти черных дискальных волнистых штрихов (в дискальной ячейке). Нижняя сторона заднего крыла грязно-белесая. Антемаргинальный рисунок состоит из черных полулунных пятен; имеется красно-оранжевая субмаргинальная перевязь из округлых мазков, ограниченных снаружи и изнутри черными полулунными штрихами, соединенными в перевязи. Дискальная красно-оранжевая лента на нижней стороне заднего крыла разделена на отдельные пятна. В базальной области крыла имеется 4 черных мазка; по анальному краю имеется 3 – 5 черных мазка. Вдоль дискальной ленты снаружи проходит перевязь из черных мазков. Самка несколько крупнее самца, рисунок крыльев такой же, как у самца, но его элементы немного светлее и более обширные.

Диагноз. Самый темный подвид, хорошо отличается от номинативного и ssp. *adversaria nova* более темной окраской верха крыльев (цвет. таб. VI: 1-6). Хорошим отличием является окраска нижней поверхности переднего крыла: у номинативного подвида она ярко-оранжевая, у ssp. *adversaria nova* она красно-оранжевая с розоватым оттенком, у нового подвида – красно-коричневая. Субмаргинальная перевязь снизу заднего крыла у нового подвида, в отличие от других, состоит из округлых оранжевых мазков (у других подвигов – из оранжевых полулунных мазков).

Diagnosis. The darkest subspecies, differs from the nomenotypical subspecies and ssp. *adversaria nova* by the darker wings upperside. The forewing underside coloration also makes good difference: in the nomenotypical subspecies it is bright orange, in ssp. *adversaria nova* it has coral tone, and in the new

subspecies it is red-brown. The submarginal belt on the hindwing underside in the new subspecies consists of rounded orange strokes, and in other subspecies it is made up of orange lunules.

Биология. В Волгоградской области населяет меловые склоны рек Дон и Иловля (цвет. таб. VI: 9). Откладка яиц наблюдалась на василек прижаточешуйчатый (*Centaurea adpressa* Ledeb.) и василек русский (*Centaurea ruthenica* Lam.), а после зимовки гусеницы отмечены также на серпухе чертополоховой (*Serratula cardunculus* (Pall.) Schischk.), наголоватке меловой (*Jurinea cretacea* Bunge), васильке Маршалла (*Centaurea marschalliana* Spreng.). За год развивается одно поколение. Лет наблюдается с середины мая (15.05) до начала июня (3.06).

Этимология. Reliquiae – реликтовая; название отражает характер происхождения описываемого подвида.

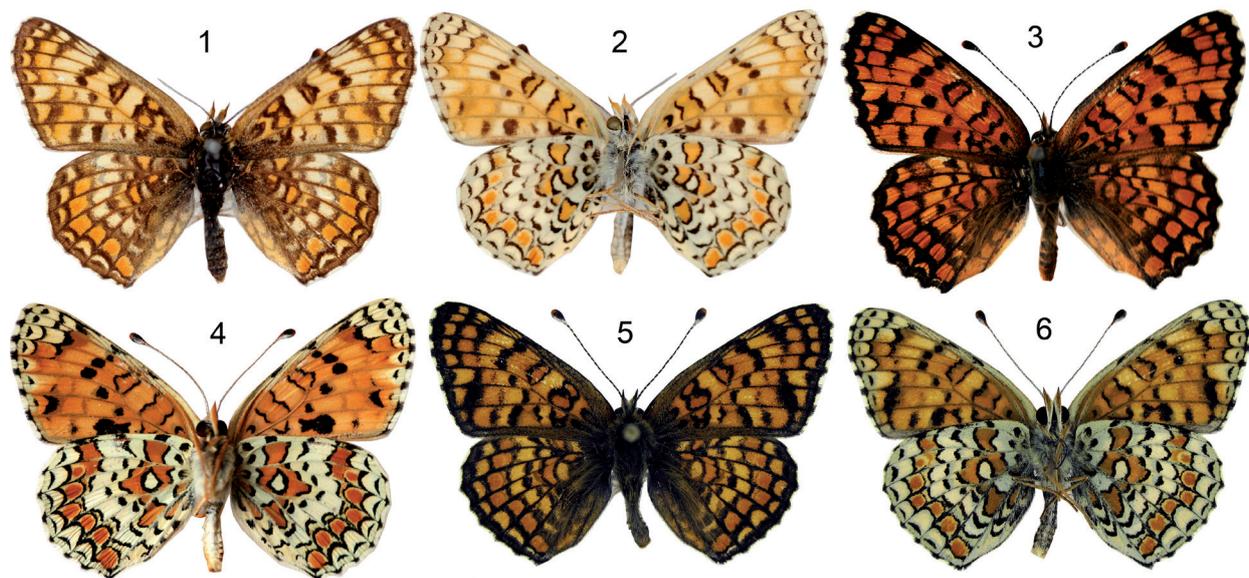
БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В.В. Золотухину (Ульяновский педагогический университет) за предоставление фотографий типовых экземпляров *Melitaea ornata* и любезное разрешение их публикации.

ЛИТЕРАТУРА

- Водолажский Д.И., Страдомский Б.В., 2008. Исследование филогенеза подрода *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) с использованием маркеров мтДНК. Часть I // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 4(1). С. 123-130. [Vodolazhsky D.I., Stradomsky B.V., 2008. Phylogenetic analysis of subgenus *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) based on mtDNA markers. Part I. *Caucasian Entomological Bulletin*. 4(1). P. 123-130. In Russian.]
- Корб С.К., 2013. Дневные бабочки Северного Тянь-Шаня. Часть 2. Семейства Nymphalidae, Riodinidae, Lycaenidae. *Эверсманния*. Отд. вып. 4. 74 с. [Korb S.K., 2013. Butterflies (Lepidoptera: Papilioniformes) of the North Tian-Shan. Part 2 // *Eversmannia*. Suppl. IV. 74 p. In Russian.]
- Коршунов Ю., Горбунов П., 1995. Дневные бабочки азиатской части России. Справочник. Екатеринбург: изд-во Урал. Ун-та. 202 с. [Korshunov, Yu., Gorbunov, P., 1995. *Butterflies of the Asian Russia*. A Guide. Ekaterinburg: Ural State University Press, 202 p. In Russian.]
- Кузнецов Г.В., 2011. Некоторые данные по биологии *Melitaea telona* Fruhstorfer, 1908 и *Melitaea robertsi uvarovi* Gorbunov, 1995 (Lepidoptera: Nymphalidae) в Волгоградской области // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 7 (1). С. 83-84. [Kuznetsov G.V. 2011. Some data about biology *Melitaea telona* Fruhstorfer, 1908 and *Melitaea robertsi uvarovi* Gorbunov, 1995 (Lepidoptera: Nymphalidae) on Volgograd region. *Caucasian Entomological Bulletin*. 7(1). P. 83-84. In Russian.]
- Кузнецов Г.В., Страдомский Б.В., 2010. О находении *Melitaea telona* Fruhstorfer, 1908 (Lepidoptera: Nymphalidae) в Волгоградской области // Кавказ-

- ский энтомологический бюллетень. Т. 6 (2). С. 193-194. [Kuznetsov G.V., Stradomsky B.V., 2010. About finding *Melitaea telona* Fruhstorfer, 1908 (Lepidoptera: Nymphalidae) in Volgograd region. *Caucasian Entomological Bulletin*. 6(2). P. 193-194. In Russian.]
- Чистяков А.А., Макарова Н.В., Макаров В.И., 2000. Четвертичная геология. М.: ГЕОС. 303 с. [Chistyakov A.A., Makarova N.V., Makarov V.I., 2000. *Quaternary geology*. М.: GEOS. 303 p. In Russian.]
- Bogdanov P.V., Churkin S.V., Devyatkin A.L., Dantchenko A.V., Murzin V.S., Samodurov G.D., Tuzov V.K., Zhdanko A.B., 2000. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Vol. 2. Sofia, Moscow: Pensoft. 580 pp.
- Christoph H., 1893. Lepidoptera nova faunae Palaearcticae // Deutsche entomol. Z. Iris. Bd. 6 (1). S. 86-96.
- Fruhstorfer H., 1908. Neue *Argynnis* und *Melitaea* // Int. entomol. Z. Bd. 1 (41). S. 310.
- Gorbunov P.Y., 2001. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). Ekaterinburg: Thesis Press. 320 p.
- Gorbunov P., Kosterin O., 2007. The butterflies Hesperioidea and Papilionoidea of North Asia - Asian part of Russia - in nature. Vol. 2. Moscow: Rodina and Fodio, 2007. 408 p.
- Hesselbarth G., van Oorschot H., Wagener S., 1995. Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder. Vocholt: S.Wagener. 1198 S + 847 S.
- Korb S.K., 2005. A catalogue of butterflies of the ex-USSR, with remarks on systematics and nomenclature. N.Novgorod: Korb press. 158 p.
- Leneuve J., Chichvarkhin A., Wahlberg N., 2009. Varying rates of diversification in the genus *Melitaea* (Lepidoptera: Nymphalidae) during the past 20 million years // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 97. P. 346-361.
- Lukhtanov V.A., Lukhtanov A.G., 1994. Die Tagfalter Nordwestasiens (Lepidoptera: Diurna) // Herbiopoliana. Bd. 3. 440 S.
- Russel P., Tennent W.J., Pateman J., Varga Z., Benyamini D., Pe'er G., Bölint Z., Gascoigne-Pees M., 2007. Further investigations into *Melitaea telona* Fruhstorfer, 1908 (= *ogygia* Fruhstorfer, 1908 = *emipunica* Verity, 1919) (Lepidoptera: Nymphalidae), with observations on biology and distribution // Entomologist's Gazette. Vol. 58. P. 137-166.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., and Kumar S., 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Molecular Biology and Evolution. Vol. 30. P. 2725-2729.
- Tennent J., Russel P.J.C., 2010. Designation of a neotype for the nominal taxon *Papilio phoebe* [Denis & Schiffermüller], 1775 (Lepidoptera, Nymphalidae) // Entomologist's Gazette. Vol. 61. P. 147-153.
- Tóth J.P., Varga Z., 2010. Morphometric study on the genitalia of sibling species *Melitaea phoebe* and *M. telona* (Lepidoptera: Nymphalidae) // Acta zool. Acad. Sci. Hungar. Vol. 56 (3). P. 273-282.
- Tóth J.P., Varga Z., 2011. Inter- and intraspecific variation in the genitalia of the "*Melitaea phoebe* group" (Lepidoptera, Nymphalidae) // Zool. Anz. Vol. 250. P. 258-268.
- Tóth J.P., Bereczki J., Varga Z., Rota J., Sramky G., Wahlberg N., 2014. Relationships within the *Melitaea phoebe* species group (Lepidoptera: Nymphalidae): new insights from molecular and morphometric information // Systematic Ent. Vol. 39. P. 749-757.
- Tuzov V.A., 1993. The synonymic list of butterflies from the ex-USSR. Moscow: Rosagroservice. 74 p.
- van Oorschot H., Coutsis J.G., 2014. The genus *Melitaea* Fabricius, 1807 (Lepidoptera: Nymphalidae, Nymphalinae) Taxonomy and systematics with special reference to the male genitalia. Pardubice: Tshikolovets Publications. 360 p.
- Varga Z., Szaby S., Kozma P., 2005. *Melitaea ogygia kovasci* Varga, 1967 (Lepidoptera, Nymphalidae) in the Pannonian region: taxonomy, bionomy, conservation biology // Studies on the Ecology and Conservation of butterflies in Europe. Vol. 2. P. 65-68.
- Wagner F., 1913. Beitrag zur Lepidopterenfauna des Iligebietes sowie des Sary-Dschas (Asia centr.) // Entomol. Mitteilungen. Bd. 2. S. 22-30, 50-62, 88-95, 112-126, 153-157, 185-190, 244-254, 285-288.
- Wahlberg N., 2000. The ecology and evolution of Melitaeine butterflies. Helsinki: Helsinki University. 121 p.
- Wahlberg N., Zimmermann M., 2000. Pattern of phylogenetic relationships among members of the tribe Melitaeini (Lepidoptera: Nymphalidae) inferred from Mitochondrial DNA sequences // Cladistics. Vol. 16. P. 347-363.



1-11. *Melitaea ornata* Christoph, 1893 и *M. phoebe* (Goeze, 1779). 1, 2 – *Melitaea ornata*, синтип самец (фото: В.В. Золотухин); 3, 4 – голотип *Melitaea ornata adversaria* ssp. nova (фото: С.К. Корб); 5, 6 – голотип *Melitaea ornata reliquiaae* ssp. nova (фото: Г.В. Кузнецов); 7, 8 – *Melitaea ornata adversaria* ssp. nova, в природе (7) и биотоп (8) (фото: С.К. Корб); 9, 11 – *Melitaea ornata reliquiaae* ssp. nova, биотоп (9) и гусеница в природе, (11) типовое местонахождение (фото: Г.В. Кузнецов); 10 – *M. phoebe*, гусеница (Волгоградская обл.) (фото: Г.В. Кузнецов)