

Родственные связи и эволюция голубянок подсемейства *Lycaeninae* (Lepidoptera, Lycaenidae)

А.Б. Жданко

Подсемейство *Lycaeninae* хорошо обособлено и представляет собой группу бабочек в подавляющем большинстве с яркой оранжево-красной окраской. Представители этого подсемейства встречаются в Старом и Новом свете в основном между 40° и 50° с. ш. В Палеарктике по нашим и литературным данным обитает 50 видов, в Неарктике 33 (Howe, 1975). Нами были исследованы признаки внешней морфологии имаго, генитальных структур всех известных видов Старого света, проанализированы ареалы и собраны данные по кормовым растениям большинства из них. Из неарктической фауны изучены гениталии у 9 видов, в том числе типовых видов родов *Tharsalea* (*arota* Boisd.), *Epidemia* (*epixanthe* Boisd.), *Gaeides* (*xanthoideus* Boisd.), *Chalceria* (*rubides* Bhg.) Из-за недостатка материала в настоящей работе не рассматривается видовой состав этих родов.

Кормовые растения неарктических видов приводятся по упомянутой выше сводке В. Хоу (Howe). Работа в основном выполнена по материалам коллекций Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург). В 50-70-е годы ярко проявлялось стремление к чрезмерному дроблению таксонов - создание мелких и монотипических родов (Higgins, Riley, 1970). В 80-е и начале 90-х годов в этом аспекте наметилась обратная тенденция (Жданко, 1983а; Некрутенко, 1985; Kudrna, 1987; Abrega, 1993). В этих работах предлагается вернуться к "старой системе", то есть отнести все европейские виды к роду *Lycaena* F. По нашему мнению, это не совсем оправдано без сравнительного анализа строения гениталий самцов и особенно самок всех известных палеарктических родов. Особенно это касается материалов по морфологии гениталий памиро-тибетских видов, данные по которым до последнего времени практически отсутствовали. Настоящая работа в большей мере восполняет этот пробел. Наши исследования позволили уточнить таксономический ранг и родственные связи отдельных видов и групп видов, выявить плезиоморфные и апоморфные признаки, что в целом является первой попыткой реконструкции филогении всего подсемейства.

Подсемейство *Lycaeninae*, так же как и *Theclinae*, несомненно, относится к наиболее древним группам голубянок. Центр его видового разнообразия находится в горных районах Передней и Центральной Азии. В *Lycaeninae* нет хорошо обособленных групп ранга триб, как в *Theclinae*, но, в отличие от последнего, мы находим в нем более ярко выраженную дивергенцию окраски и рисунка крыльев, что в целом дает очень пеструю картину. Это обстоятельство сильно затрудняет составление определителей родов по внешним признакам, так как внешнее сходство бабочек часто не соответствует строению их гениталий, которые у голубянок гораздо стабильнее внешних признаков. По этой причине в известных современных определителях (Ольшванг, Баранчиков, 1982; Коршунов, 1985) таблицы родов не приводятся.

Для обоснования предлагаемой здесь системы подсемейства *Lycaeninae* необходимо остановиться на анализе плезиоморфных и апоморфных признаков строения гениталий, выявленных в процессе работы.

Плезиоморфные признаки. 1. Присутствие зубчиков на дистальном конце вальвы и реже на ее внутренней поверхности. 2. Юкта маленькая, с короткими лопастями (1-й, и 2-й признаки встречаются у подавляющего большинства видов из различных родов в самых различных сочетаниях). 3. Юкта соединяется с вальвой по ее верхнему краю (признак также характерен для большинства видов подсемейства, но с различными особенностями крепления боковых лопастей юксты). В большинстве родов они крепятся к вальве впереди основания юксты: *Thersamonia* Vrtv. (Жданко, 1994а), *Thersamonolycaena* Vrtv. (Жданко, 1993а), *Athamanthia* Zhd. (Жданко, 1993б), в некоторых - сзади: *Hyracanana* Beth.-Bak., *Lycaena* F. (Жданко, 1983а) и редко напротив основания (*Heodes* Dalm.). 4. Массивный, расширенный в верхней части тегумен. Встречается у некоторых *Lycaena*, *Hyracanana*, а также у *Epidemia* Scudd. и *Gaeides* Scudd. (= *Chalceria* Scudd.). В целом надо сказать, что этот признак более характерен для неарктических видов подсемейства. 5. Длинный саккус. Хотя этот признак и не обладает достаточным таксономическим весом, тем не менее он включается в комплекс признаков, характеризующих примитивность группы. 6. Склеротизация верхней части антрума (признак имеется в голарктических родах *Lycaena*, *Thersamonolycaena*, *Epidemia*). 7. Питание гусениц на травянистых гречишных (*Rumex*, *Polygonum*). Анализ кормовых растений большинства видов показал, что наименее продвинутые

виды живут именно на этих растениях. В процессе эволюции отдельные виды стали переходить на другие кормовые растения, даже из других семейств.

Апоморфные признаки. 1. Отсутствие каких-либо зубчиков или зубцов на вальве. 2. Сильно вытянутые дистальные концы юксты (только у видов *Thersamonia*). 3. Крепление боковой лопасти юксты к внутренней поверхности вальвы. Встречается только у видов *Thersamonia*. 4. Срастание генитальных пластинок, в некоторых случаях приводящее к образованию единого склерита (встречается в специализированных родах *Athamanthia*, *Hyrceanana*, *Epidemia*, *Tharsalea*). 5. Отсутствие склеротизации антрума - признак характерный для продвинутых групп: *Thersamonia*, *Athamanthia*, *Epidemia*, *Tharsalea*.

В подсемействе *Lycaeninae* выявлены три основные эволюционные ветви. К первой из них относятся роды *Thersamonolycaena*, *Thersamonia*, *Gaeides*, *Heodes*. Первый по нашему мнению, является одним из наиболее древних в подсемействе. Это подтверждают такие особенности как сложное и разнообразное строение гениталий, крупные размеры имаго, наиболее ясные гиатусы между видами, широкая олигофагия. Все виды этого рода обитают в мезофитных стациях, а гусеницы живут на травянистых растениях из семейства гречишных (*Polygonaceae*). Центр видового разнообразия рода находится в пределах горных систем Памира и Тянь-Шаня. В этом роде, в отличие от других, виды хорошо различаются по внешним признакам. Например, по окраске и рисунку трудно предположить, что *T. (dispar) Haw.*, *T. (kasyapa) Moore* и *T. (standfussi) Gr.-Gr.* относятся к одному роду. Строение же гениталий достаточно определенно показывает их принадлежность к данному таксону (Жданко, 1993a). В гениталиях самцов выделяется своим строением юкста. Она, как правило, средних или крупных размеров, с тонким S-образным основанием, обычно с широкими боковыми лопастями, которые крепятся к вальве перед ее основанием. Кроме того, у всех видов имеется длинный саккус. Строение гениталий самок отличается склеротизацией антрума, который несколько изогнут в верхней части. Наиболее сильно склеротизация развита у *T. dispar*, *T. (splendens) Stgr.*, *T. (violacea) Stgr.*, у части видов (*T. (alciphron) Rott.*), *T. standfussi*, *T. (panava) Koll.*, *T. (svenhedini) Nordstrom*, *T. (aeolus) Wyatt*, *T. aeolides* Churk.) она развита слабее и совсем не выражена у *T. kasyapa* и *T. (zariaspa) Moore*, которые и по внешним признакам, пожалуй, являются самыми специализированными видами рода *Thersamonolycaena*. Другой особенностью является сложное, сильно склеротизованное образование, которое расположено на вентральной поверхности антрума. В связи с тем, что оно не имеет специального названия в литературе, мы предлагаем называть его антрумальным выростом (*antri appendix*) (рис. 1). Этот склерит отличается разнообразной формой и обычно крупными размерами, дистальный его конец обычно выдается за заднюю границу VIII сегмента. По нашему мнению антрумальный вырост гомологичен антевагинальной пластинке, хотя и расположен несколько проксимальнее остиума. Во всех других родах этого подсемейства имеется склеротизованная антевагинальная пластинка, берущая свое начало от нижнего края остиума. Следует особо остановиться на систематическом положении *T. alciphron*. Ранее его относили к *Heodes* (Krzywicki, 1959; Higgins, Riley, 1970; Коршунов, 1972, 1985; Eckweiler, Hofmann 1980; Коршунов, Горбунов, 1995). Это объясняется тем, что диагнозы родов в семействе строили исключительно на основании изучения гениталий самцов. Исследование гениталий самок показало, что этот вид, бесспорно, относится к роду *Thersamonolycaena*. Наличие зубца на верхнем крае вальвы (признак, характерный для видов *Heodes*) является примером узкого параллелизма (Кузнецов, Стекольников, 1986). Схема разделения родов *Thersamonolycaena* и *Heodes* показано на рис. 2. Вид *Phoenicurusia (margelanica) Stgr.* ранее (Жданко, 1993) ошибочно был помещен нами в род *Thersamonolycaena*. Кроме *Ph. margelanica*, к этому роду, по-видимому, относится и *Ph. euphratica* Eckw. *Phoenicurusia* отличается от *Thersamonolycaena* очень коротким саккусом, наличием соединяющей пластинки между вальвами, более массивным тегуменом оригинального строения, а также тем, что *Phoenicurusia margelanica* освоил ксерофитные биотопы, с чем связан переход его гусениц на петрофильные растения (курчавка - *Atraphaxis*).

Род *Thersamonia*, в отличие от *Thersamonolycaena*, представляет собой компактную группу, как по внешним признакам, так и по гениталиям обоих полов (гиатусы между видами сравнительно небольшие, самцы различаются главным образом формой вальвы). В настоящее время в роде известно 15 видов, и он является самым крупным в Палерактике таксоном из *Lycaeninae*. Центр видового разнообразия рода находится в Гирканской провинции на севере Ирана. Интенсивное видообразование в этой группе, по-видимому, началось тогда, когда климат в Азии стал становиться суше, в связи с чем лесо-луговые ландшафты стали вытесняться аридными. По этой причине гусеницы большинства видов рода приспособились к питанию на акантолимонах (*Acantholimon*, *Plumbaginaceae*) - растениях, родственных гречишным (Жданко, 1994a).

Thersamonia относится к продвинутым группам, в связи с наличием ряда апоморфных признаков. Для гениталий самца характерны тонкий тегумен, короткий саккус, сравнительно тонкие ветви гнатоса. Обращает на себя внимание оригинальное строение юксты. Она, в отличие от юксты других родов, всегда очень крупная, с утолщенным основанием и длинными, плавно изогнутыми дистальными концами. Для поддержания такого крупного склерита в определенном положении произошло изменение и в креплении его к вальве. Боковые лопасти юксты крепятся здесь не к верхнему краю вальвы, а к ее внутренней поверхности в самой расширенной части, что значительно укрепляет положение огромной юксты. Строение гениталий самок отличается полностью перепончатый антрум и сильно вогнутая вовнутрь склеротизованная антевагинальная пластинка, которая образует своеобразный вагинальный синус. На его внутренней поверхности у остиума имеется вырост, дистальный конец которого обычно выступает за пределы вагинального синуса. Большинство этих признаков аутопоморфны и надежно отличают род *Thersamonia* от других в подсемействе.

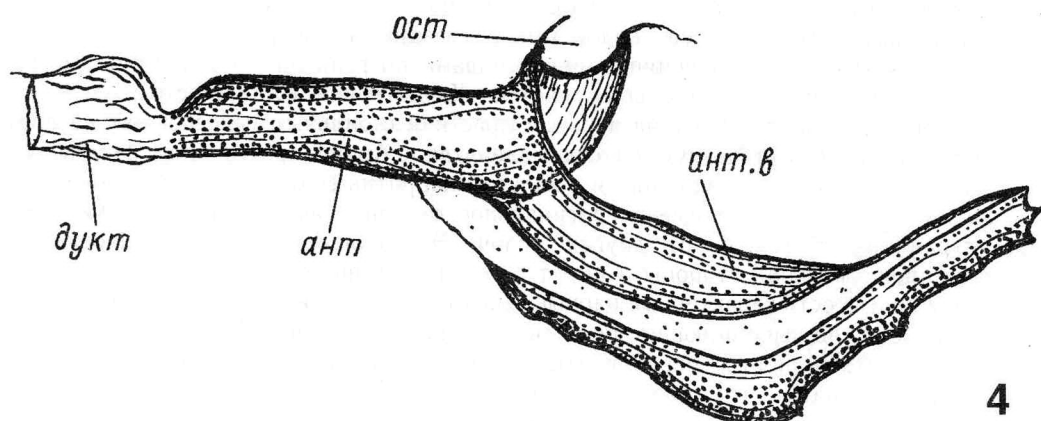


Рис. 1. Детали строения гениталий самки *Thersamonolycaena dispar* Hw.: Ост – остиум, ант – антрум, ант. в – антральный вырост.

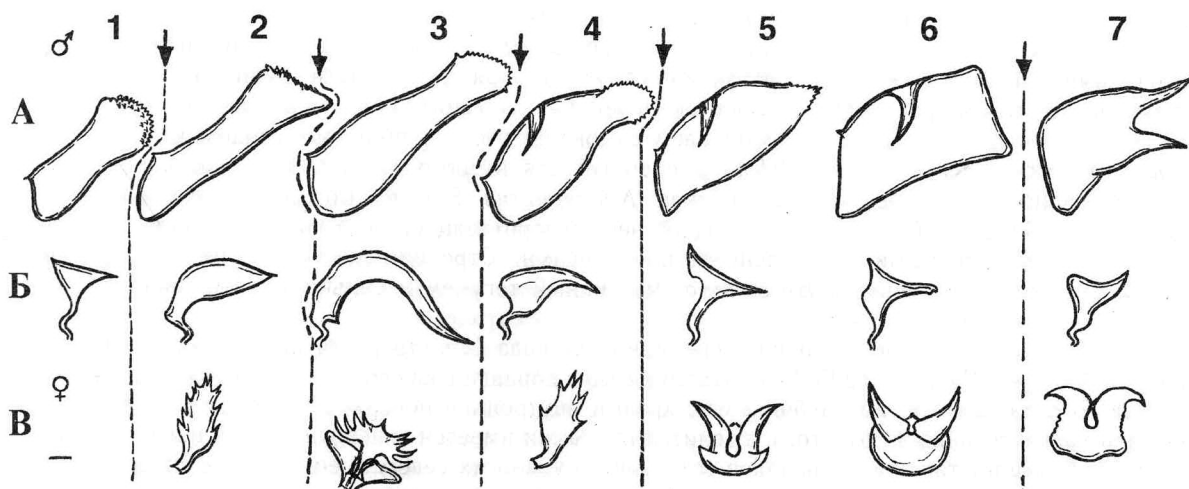


Рис. 2. Разделение на роды части подсем. Лусаеипае на основе строения гениталий по горизонтали: а - вальвы, б - юксты, в - 2-4 (антральные выросты), 5-7 (антевагинальные пластинки); по вертикали: 1 - *Lycaena phlaeas* L., 2 - *Phoenicurusia margelanica* Stgr., 3 - *Thersamonia thersamon* Esp., 4 - *Thersamonolycaena alciphron* Rott., 5 - *Heodes tityrus* Poda, 6 - *H. virgaurea* L., 7 - *H.* (подрод *Paleochrysophanus*) *hippotoe* L.

По внешним признакам виды американского рода *Gaeides* наиболее сходны с видами *Thersamonolycaena*, но имеют существенные отличия в гениталиях. У самца заметен массивный тегумен, а оба конца эдеагуса загнуты вниз. Кроме того, в гениталиях самки обращает на себя внимание заметная склеротизация поствагинальной пластинки, а также сильно вытянутые VII и IX сегменты брюшка. Гусеницы многих видов живут на травянистых гречишных, что говорит о древности группы.

Род *Heodes* с центром видового разнообразия в Малой Азии представлен 6 видами, обитающими в Палеарктике: *H. virgaurea* L., *H. ottomanus* Lsf., *H. tityrus* Poda, *H. submontana* Sp., *H. hippothoe* L., *H. candens* H.-S. В Неарктике также обитают представители этого рода например, *H. cupreus* Edw. Все виды живут на травянистых гречишных, есть только одно указание, что *H. tityrus* может жить на *Sarathamnus* (Schwarz, 1949); по-видимому, то же растение имел в виду и Я. Тыкач, упоминая для этого вида астрагал (?!) (Тыкач, 1959). Систематическое положение рода не совсем ясно, но несомненно то, что это одна из древнейших групп подсемейства, так как она включает большинство плезиоморфных признаков, перечисленных выше. Бабочки всех видов хорошо различимы по расцветке и имеют довольно крупные размеры (до 40 мм). Различия между видами по гениталиям самцов ясные в связи с разнообразным строением их отдельных частей. Характерной особенностью здесь являются крупные широкие вальвы с зубцом на верхнем крае или с сильным рассечением на дистальном конце (подрод *Paleochrysophanus*). Юкста маленькая, обычно треугольной формы, с тонким основанием, ее боковые лопасти крепятся к вальвам напротив ее основания. Строение гениталий самок сходное у всех видов и имеет оригинальное строение антевагинальной пластинки, что хорошо ограничивает таксон от других родов. Эта склеротизованная пластинка сильно разрослась с проксимальной стороны и имеет плоскую или выпуклую кнаружи поверхность, на которой снизу иногда есть характерные парные выросты, не идентичные антрумальному выросту у *Thersamonolycaena*, но выполняющие, по-видимому, ту же функцию. Из апоморфных признаков необходимо отметить полностью перепончатый антрум, что сближает этот род с *Thersamonia*. Но все-таки надо признать, что системе подсемейства этот род должен стоять рядом с *Thersamonolycaena*.

Ко второй эволюционной ветви мы относим род *Lycaena* с видами *L. phlaeas* L., *L. kiyokoae* Sak., *L. helle* H.-S., *L. irmae* Bailey, *L. tseng* Ob., *L. li* Ob., *L. ouang* Ob., *L. pang* Ob. Первые три широкие олигофаги на травянистых гречишных (данные по остальным видам отсутствуют), однако есть сведения, что гусеницы голарктического вида *L. phlaeas* развиваются еще на душице (*Origanum vulgare*) (сем. Labiatae) (Koch, 1963). Центром видового разнообразия этого небольшого рода является Тибет. Если по внешности и гениталиям самцов бабочки хорошо различаются, то по гениталиям самок они очень близки и, как в предыдущих родах, показывают обособленность этого таксона. Такие плезиоморфные признаки, как маленькая юкста, вальва с зубчиками, длинный саккус, склеротизация антрума, говорят о древности группы. Из апоморфных признаков отметим практически полностью перепончатые гениталии самки. Виды *L. phlaeas* и *L. helle* очень близки по строению гениталий самок, по этой причине мы сводим в синонимы к *Lycaena* таксон *Helleia* Vrtv., 1943, выделенный для второго из них. *L. li*, имея внешность, которая напоминает представителей рода *Neozephyrus* Sib. et Ito, по гениталиям самок, безусловно, близок к *Lycaena*, отличаясь от него склеротизацией верхней части дуктуса и более заметными разделенными генитальными пластинками. Строение же гениталий самцов имеет некоторое сходство с видами *Hurcanana*: массивный тегумен и сильно уменьшенная вальва с зубчатым заворотом.

В силу оригинального строения гениталий для вида *L. pang* ранее был выделен отдельный подрод *Apangea* Zhdanko, 1995. В гениталиях самца обращает на себя внимание мощный тегумен, вальва со сложными рядами зубчиков по краю и внутренней поверхности, и эдеагус, оба конца которого загнуты вниз. Кроме того, в гениталиях самки имеется склеротизация и в верхней части дуктуса. Большинство этих признаков встречается у многих североамериканских видов.

Внетропическая область южного полушария также имеет представителей, которые близки к роду *Lycaena*. Южноафриканские виды *L. orus* Cramer и *L. clarki* Dickson, а также новозеландские *L. salustius* (Fab.) и *L. feredayi* (Bates). По мнению японского исследователя Сибатани (Sibatani, 1974), эти две пары видов заслуживают, как минимум подродового статуса, с чем вполне можно согласиться. По-видимому, очень древним таксоном является монотипический род *Boldenaria* Zhdanko, 1995 из Новой Зеландии. По морфологии этот вид близок к роду *Lycaena* s. str.

К другой эволюционной ветви относятся североамериканские роды *Epidemia*, *Tharsalea* и азиатские *Hurcanana* и *Athamanthia*. Род *Epidemia* как бы является промежуточным звеном

между *Lycaena* и *Hyrceanana*. По внешним признакам он ближе к первому, а по гениталиям (рис.3) имеет признаки и первого, и второго. У самца заметен массивный тегумен, его гнатос, саккус и эдеагус как у *Hyrceanana*, а юкста, ункус и вальва схожи с таковыми у *Lycaena*. У самок антрум заметно склеротизован, а генитальные пластинки образуют стеригму. Таким образом, мы видим здесь сочетание примитивных и продвинутых признаков. Гусеницы этого вида живут на клюкве, что само по себе необычно для данного подсемейства. Можно предположить, что в условиях пищевой конкуренции в сырых заболоченных биотопах, где обычно растут травянистые гречишные, этот вид нашел новое кормовое растение, по-видимому, имеющее подходящий биохимический состав. Обобщая все сказанное, род *Epidemia* можно назвать достаточно сильно специализированным.

Другой также специализированный американский род *Tharsalea*, по-видимому, отделился от основного ствола позже предыдущего. Типовой вид *T. arota* отличается как необычной внешностью (напоминает виды *Strymon*), так и строением гениталий. У самца (рис. 4) выделяется своим необычным строением тегумен, расширенный в нижней и средней частях, а также сильно округленный ункус. Строение же гениталий самок несколько напоминает род *Athamanthia*. Генитальные пластинки здесь также сросшиеся, причем поствагинальная имеет склеротизацию, а дистальный конец антевагинальной очень сильно вытянут в виде копыта. Антрум и дуктус перепончатые. Имеется только небольшая склеротизованная бляшка у основания семенного протока. Пищевая специализация этого вида также весьма оригинальна, его гусеницы живут на смородине (*Ribes*).

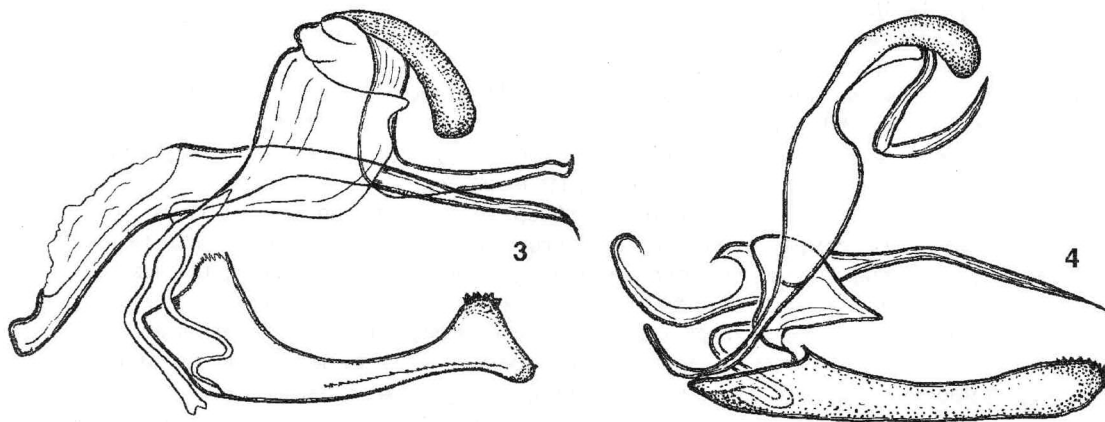


Рис. 3-4. Гениталии самцов (вид сбоку). 3 - *Epidemia helloides* Boisid., 4 - *Tarsalea arota* Boisid.

Представители оставшихся двух таксонов хорошо обособлены и наиболее четко отличаются от остальных родов в подсемействе по внешности и особенно по гениталиям обоих полов. Виды *Hyrceanana* и *Athamanthia* обитают в сходных экологических нишах (ксерофитные биотопы) и, кроме того, являются узкими олигофагами (часто монофагами!). Первые живут на *Polygonum* spp. (Zhdanko, 1997), а вторые на курчавках (*Atraphaxis*). Морфологическая эволюция этих групп шла разными путями, особенно это хорошо заметно в строении вальв. У *Hyrceanana* они сложного строения, сильно уменьшенные, с развитыми на внутренней стороне зубчатыми структурами. У *Athamanthia* вальва простого строения и, наоборот, сильно вытянута, с характерной выемкой на дистальном конце и полукруглой пластинкой на внутренней стороне (Жданко, 1993б). Также хорошо просматривается изменение массивного тегумена у *Hyrceanana* к более тонкому у *Athamanthia*. Строение гениталий самок более примитивные у *Hyrceanana* (Некрутенко, 1983) (генитальные пластинки разделены или частично срослись) и более специализированное у *Athamanthia*, у которого генитальные пластинки плотно срастаются, образуя стеригму. В обоих родах полностью отсутствует склеротизация антрума (апоморфный признак). Род *Hyrceanana* - примитивный, реликтовый, но специализированный таксон имеющий памиро-алайский горный ареал. Его морфологические признаки и распространение говорят о том, что он давно отделился от материнского ствола. *Athamanthia*, безусловно, более молодой таксон, а небольшие гнатусы между видами свидетельствуют об активно идущем видообразовании в этой группе. Об этом же говорит и его довольно широкий ареал, который охватывает практически всю Переднюю Азию. Центр видового разнообразия рода находится на Тянь-Шане. Представители *Athamanthia*, по-видимому, лучше приспособились к прогрессирующей аридизации ландшафтов Азии, чем виды

Hyracanana, и поэтому, кроме горных районов, заселили значительную территорию: от Ирана и Турции на западе до Монголии на востоке.

Род *Melanolycaena* *Sibatani*, 1974, описанный из Новой Гвинеи, имеет внешний облик, характерный для большинства видов субтропиков и тропиков (передние крылья парусовидные, заострены на вершине с почти прямым внешним краем, задние вытянуты каудально, в анальной области с намеченными хвостиками). В гениталиях самца имеется один хорошо выраженный апоморфный признак: вальва вытянутая, без зубчиков, с внутренней складкой, как у *Athamanthia*. Из плезиоморфных признаков можно отметить небольшую с широкими лопастями юксту. Строение гениталий самок показывает более продвинутое строение, с очень слабой склеротизацией антрумальной области. Яйца, гусеница и куколка находятся на *Muehlenbeckia* (*Polygonaceae*). В целом *Melanolycaena* можно отнести к специализированным таксонам в подсемействе. Он пока единственный род секции *Lycaena*, найденный в тропиках. По нашему мнению, он является "осколком" некогда процветающей группы (?видов, ?родов) дотропической биоты. Сюда, по-видимому, можно отнести и род *Heliophorus* *Geyer*, 1832 из одноименной секции.

Элиот (*Eliot*, 1974) разделил подсемейство *Lycaeninae* на две секции: *Lycaena* и *Heliophorus*. В первой из них мы не рассмотрели еще один род, который, на первый взгляд, напоминает представителей *Heliophorus*, но при детальном осмотре, безусловно, относится к секции *Lycaena*: это род *Nesa* (Жданко, 1995). Он обладает, по всей видимости, реликтовым ареалом, который охватывает горные районы Памира, Гиндукуша и северо-западных Гималаев в пределах Палеарктической области. Вторая секция состоит только из 2 родов: *Heliophorus* *Geyer*, 1832 и *Jophanus* *Draudt*, 1920.

Род *Jophanus* *Draudt*, 1920 из Гватемалы имеет внешний облик имаго, характерный для тропиков (гениталии не исследовались).

Род *Heliophorus* состоит из двух подродов. Номинативный распространен широко: от Северной Индии до Юго-Восточной Азии, то есть, его представители обитают как Палеарктической области, так и в тропиках. Ареал подрода *Kulua* *Zhdanko*, 1995 ограничен тибето-гималайской горной страной в пределах Палеарктики.

После общей характеристики родов, необходимо сказать несколько слов об эволюции генитального аппарата самок, строение которого было взято за основу для реконструкции филогении подсемейства. Изучение копулятивных органов самок видов из различных подсемейств *Lycaenidae* показало, что склеротизация антрума встречается у наиболее древних из них. В связи с этим, мы считаем этот признак (иногда в сочетании с антрумальным выростом) наиболее древним, который, по-видимому, имелся у предков голубянок. Сочетание этих признаков вполне обеспечивало морфо-функциональные требования при копуляции. В целом, эволюция генитальных склеритов шла тремя путями. Первый - это постепенная редукция антрумального выроста, с одновременным расширением верхней части антрума и сохранением его склеротизации. Второй путь - это редукция как антрумального выроста, так и склеротизации антрума, но в этом случае жесткость полового аппарата при копуляции обеспечивается за счет сильно увеличенной с проксимальной стороны, склеротизованной антевагинальной пластинки. Нередко на ее вентральной стороне имеются выросты, выполняющие ту же функцию, что и антрумальный вырост. Третий путь ведет к общему упрощению строения антевагинальной пластинки и сращиванию ее с поствагинальной, что обеспечивает жесткость всей конструкции. При этом склеротизация антрума становится необязательной, что мы и наблюдаем в продвинутых группах (*Athamanthia*, *Tharsalea*). Филогенетические отношения родовых таксонов в подсемействе *Lycaeninae* показаны на рис. 5.

Гипотетический предок Лиценин, по-видимому, имел крупные размеры (до 40 мм и более), сильно развитый грудной отдел, примитивный крыловой рисунок, близкий к таковому у *Thersamonolycaena* *ravana*. На крыльях присутствовал фиолетовый отлив в сочетании с оранжево-красными и голубыми чешуйками. Гениталии самца отличались сложным строением вальвы и небольшой лепестковидной юкстой, а гениталии самки - отдельными генитальными пластинками и выраженной склеротизацией антрума. Эти бабочки обитали в мезофильных биотопах с пышной растительностью: в поймах рек, по берегам озер, по-видимому, чаще в заболоченных стациях. К дифференциации этой древней группы голубянок привело глобальное изменение климата, вызвавшее аридизацию ландшафтов.

Анализ палеонтологических источников (Шварцбах, 1955; Синицин, 1967; Флеров и др., 1974; Бейли, Седдон, 1995) показывает, что выводы относительно появления *Lycaenidae* и, в частности, данного подсемейства в раннем миоцене несколько занижены, хотя появление других семейств чешуекрылых датируется в этой же работе значительно более ранним сроком: "второй

половиной нижнего мела (Сукачева, 1980). Правда, это заявление относится к самым примитивным представителям отряда *Lepidoptera* - подотрядам *Micropterigina* и *Hepialina* (*Incurvarioidea*: Whalley, 1978). Но дело в том, что представители подсемейства *Lycaeninae* - мелкие виды, которые не могут летать на большие расстояния и обычно держатся у своих кормовых растений. Виды этого подсемейства обитают, кроме Голарктики и некоторых тропических областей (Центральная Америка, Новая Гвинея и некоторых др.), также в Новой Зеландии, Южной Америке и Южной Африке. Морфологическое строение имаго из всех этих географических точек показывает их сходство, не выходящее выше, чем за таксономический ранг рода. Таким образом, можно предположить, что эта группа

голубянок имела всесветный ареал до полного расхождения материков, то есть, в нижнем мелу, когда и признается большинством ученых появление цветкового "взрыва". Крупные hiatus между большинством рецентных видов подсемейства свидетельствуют о том, что, по-видимому, множество видов вымерло в более поздние эпохи. И вымерли они в результате изменения климата, который из примерно одинакового на всей территории Земли, становился более жарким у экватора и более холодным у полюсов (Еськов, 1984). Существующие ныне виды (по крайней мере в тропической и субтропической Азии) имеют локальные ареалы, то есть, сохранились в отдельных рефугиумах (обычно в горах). Этот процесс вполне можно объяснить с точки зрения гипотезы "оттесненных реликтов" (Разумовский, 1971; Жерихин, 1978, 1980). Из тропического пояса можно назвать только один процветающий род - *Heliophorus*, который, видимо, хорошо приспособился к современным экваториальным условиям.

По нашему мнению, за более раннее (ранний олигоцен, а не миоцен) происхождение *Lycaeninae* (да и всего семейства *Lycaenidae*), кроме выше указанных причин, говорит и очень тесный симбиоз голубянок с муравьями. В Палеарктике, например, у более половины видов отмечена мирмекофилия и во многих случаях такие отношения настолько тесные, что виды не могут существовать друг без друга. Появление муравьев датируется поздним мелом, а расцвет олигоценом (Расницын, 1980), что косвенным образом подтверждает нашу гипотезу.

Сравнение количества плезиоморфных и апоморфных признаков фаун Старого и Нового света показывает, что родиной подсемейства *Lycaeninae* является территория древней Азии. По-видимому, из Памиро-Тяньшанско-Тибетского региона представители этой группы голубянок распространились по всей Палеарктике, а по существующим в древности "мостам" проникли и в Северную Америку.

Существует мнение (Eliot, 1973), что реликтовая фауна Новой Зеландии образовалась в плейстоценовое время (виды из Азии распространились на указанные территории по существующим мостам, которые образовались в результате обмеления проливов между азиатским материком и вышеуказанным архипелагом). Я же склоняюсь к точке зрения, что это - осколки более древних фаун, которые некогда имели практически панконтинентальные ареалы в олигоценовую эпоху.

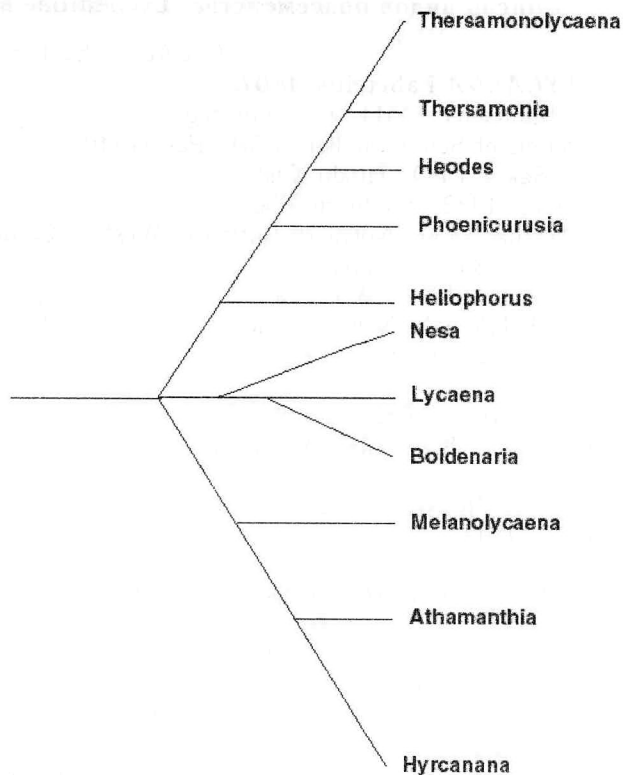


Рис. 5. Филогенетические отношения надвидовых таксонов в подсемействе *Lycaeninae*

Список видов подсемейства Lycaeninae восточного полушария.

LYCAENA Section

Genus **LYCAENA Fabricius, 1807.**

- phlaeas* (Linnaeus, 1761) - Holarctic reg.
- helle* (Dennis et Schiffermuller, 1775) - Palaearctic reg.
- kiyokoae* Sakai, 1980 - Hindu Kush.
- irmae* Bailey, 1932 - Southern Tibet.
- tseng* Oberthur, 1886 - Northern Burma to Western China.
- li* Oberthur, 1886 - W China.
- ouang* Oberthur, 1891 - W China.
- salustius* (Fabricius) - New Zealand.
- feredayi* (Bates) - New Zealand.

Subgenus **Apangea Zhdanko, 1995**

- pang* Oberthur, 1886 - Tibet, W China.

Genus **NESA Zhdanko, 1995**

- sena* Kollar, 1844 - Western Himalaya, Kashmir.

Genus **THERSAMONOLYCAENA Verity, 1957**

- dispar* (Haworth, 1803) - Palaearctic reg.
- violacea* (Staudinger, 1886) - South Siberia Mts.
- splendens* (Staudinger, 1881) - Tien Shan
- pavana* (Kollar, 1844) - W Himalaya, Kashmir, NW India.
- svenhedini* (Nordstrom, 1935) - SW China.
- kasyapa* (Moore, 1865) - W Himalaya, Kashmir, NW India.
- zariaspa* (Moore, 1874) - W Himalaya, Kashmir, NW India.
- standfussi* (Grum-Grshimailo, 1891) - Tibet, W China.
- aeolus* (Wyatt, 1961) - Pamir, Hindu Kush.
- aeolides* Churkin, 1999 - Ghissar.
- alciphron* (Rottemburg, 1775) - NW Africa, W Europa, Caucasus, Middle Asia, W. Siberia.

Genus **HEODES Dalman, 1816**

- tityrus* (Poda, 1761) - Palaearctic reg.
- subalpina* (Speyer, 1851) - Alps Mts.
- virgaureae* (Linnaeus, 1758) - Palaearctic reg.
- Ottomanus* (Lefebvre, 1830) - W Europe.
- hippotoe* (Linnaeus, 1761) - Palaearctic reg.
- candens* (Herrich-Schaffer, 1844) - Caucasus Minor.

Genus **THERSAMONIA Verity, 1919**

- thersamon* (Esper, 1777) - W Europe, Asia Anterior, S Siberia Mts.
- kurdistanica* Riley, 1921 - Armenian Plateau, Talysh.
- alaica* (Grum-Grshimailo, 1888) - Darvaz.
- phoebus* (Blachier, 1905) - NW Africa (Atlas Mts.).
- ochimus* (Herrich-Schaffer, [1851]) - Transcaucasia.
- phaeton* (Freyer, 1852) bona sp. - Armenian Plateau.
- lampon* (Lederer, 1872) Kopet-Dagh.
- peanus* Zhdanko, 1990 - N Iran.
- solskyi* Erschov, 1874 - Ghissar, Darvaz, Tien Shan, Alai.
- alpherakyi* (Grum-Grshimailo, 1888) - E Pamir.
- adithya* (Moore, [1875]) - W Pamir.
- attila* Zhdanko, 1990 - Alai (east).
- thetis* (Herrich-Schaffer, 1851) - Armenian Plateau.
- asabinus* (Herrich-Schaffer, 1851) - Asia Anterior.
- satrap* (Staudinger, 1879) - Armenian Plateau, Talysh.

Genus **PHOENICURUSIA** Verity, 1957

margelanica Staudinger, 1881 – Tien Shan, Ghissar, Darvaz, Alai, W Pamir.
euphratica Eckweiler, 1994 - Mesopotamia.

Genus **ATHAMANTHIA** Zhdanko, 1983

athamantis (Eversmann, 1854) - Kazakhstan, Dzhungarsky Tien Shan.
alexandra (Pungeler, 1901) - N and Dzhungarsky Tien Shan.
issykkuli Zhdanko, 1990 - ? Kashgaria.
etschbergeri Lukhtanov, 1993 - N Tian-Shan (Terskey-Alatau Mts.).
dimorpha (Staudinger, 1881) - Altai, Dzhungarsky Tien Shan.
turgena Zhdanko, 1990 bona sp. - N Tien Shan.
infera (Nekrutenko, 1984) (= *funeraria* Nokr.) - W Tien Shan.
japhetica Nekrutenko et Eifendi, 1983 - Caucasus Minor (Azerbaijan), Kazakhstan.
phoenicurus (Lederer, 1870) - Kopet-Dagh.
transcaucasica (Miller, 1923) bona sp. – Kagysman prov. (E Turkey).
melicertes (Nekrutenko, 1985) bona sp. - Armenian Plateau.
sogdiana Zhdanko, 1990 - S. Gissar.
ruschanica Zhdanko, 1990 - W. Pamir.
dilutior (Staudinger, 1881) - Alai.

Genus **HYRCANANA** Bethune-Baker, 1914

caspia (Lederer, 1869) - Kopet-Dagh.
ophion Hemming, 1933 - W Ghissar.
sartha (Staudinger, 1886) - Ghissar, Alai, Darvaz, W Pamir.
pamira Nekrutenko, 1983 - W Pamir.
sultan (Lang, 1884) (= *sultani* Staudinger, 1901) - Ghissar.
evansi (de Niceville, 1902) – W Hymalaja.

Genus **BOLDENARIA** Zhdanko, 1995

boldenarum (White) - New Zealand.

Heliophorus SectionGenus **HELIOPHORUS** Geyer, 1832

Subgenus **Heliophorus** Geyer, 1832: *epicles* (Godart), *indicus* (Frustorfer), *ila* (Niceville), *kohimensis* (Tytler), *kiana* (Grose Smith), *cantliei* Eliot - N India to SE Asia.

Subgenus **Kulua** Zhdanko, 1995: *tamu* (Kollar), (*brachma* Moore), *androcles* (Doubleday et Hewitson), *oda* (Hewitson), *bakeri* (Evans), *hybrida* (Tytler), *saphir* (Blanchard) - N India to W China.

Литература

- Бейли Д., Седдон Т., 1995. Доисторический мир. Росмэн, М. 160 с.
 Еськов К.Ю., 1984. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии. Фауногенез и филоценогенез. Наука, М. С. 5-24.
 Жданко А.Б., 1983а. Определитель родов голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae) фауны СССР по гениталиям самцов. Энтомолог. обозр. 1983а, т. 62, вып. 1. С. 716-737.
 Жданко А.Б., 1993а. Систематика и распространение голубянок рода *Thersamonolycaena* Vrtv. (Lepidoptera, Lycaenidae). Энтомолог. обозр., т. 72, вып.1. С. 134-142.
 Жданко А.Б., 1993б. Систематика и распространение голубянок рода *Athamanthia* Zhd. (Lepidoptera, Lycaenidae). Энтомолог. обозр., т. 72., вып.3. С. 664-674.
 Жданко А.Б., 1994а. Систематика и распространение голубянок рода *Thersamon* Vrtv. (Lepidoptera, Lycaenidae). Энтомолог. обозр., т. 73, вып.1. С. 142-152.
 Жданко А.Б., 1995. К систематике родов *Lycaena* L. и *Heliophorus* Geyer (Lepidoptera, Lycaenidae). Энтомолог. обозр., т.74, вып.10. С. 652-661.
 (Жданко А.Б.), Zhdanko A.B., 1997. Food plant in Lycaenidae (Lepidoptera) of Kazakhstan and Middle Asia. Atalanta, v. 28, n. 1/2, pp. 97-110.
 Жерихин В.В., 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). Наука, М. 200 с.
 Жерихин В.В., 1980. Насекомые в экосистемах суши. Историческое развитие класса насекомых, М, Наука, раздел III. С. 189-224.

- Коршунов Ю.П., 1972.** Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) фауны СССР. *Энтомологический обзор*, т.52, вып.1. С.136-154.
- Коршунов Ю.П., 1985.** Булавоусые чешуекрылые Западно-Сибирской равнины. (Общие сведения и определитель). *Пауки и насекомые Сибири, Новосибирск, Новосибирский Гос. Пед. Институт*. С. 32-118.
- Коршунов Ю., Горбунов П., 1995.** Дневные бабочки азиатской части России. (Справочник). *Екатеринбург. Уральский Гос. университет*. С. 202.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1987.** Параллелизмы в эволюции генитального аппарата самцов чешуекрылых (Lepidoptera). *Тр. ВЭО, Л., т. 69. С. 109-127.*
- Некрутенко Ю.П., 1983.** Ревизия рода *Nyrca* (Lepidoptera, Lycaenidae). *Вестн. Зоологии, вып. 3. С.7-16.*
- Некрутенко Ю.П., 1985.** Булавоусые чешуекрылые Крыма. (Определитель). *Киев, Наукова думка*. 152 с.
- Ольшванг В.Н., Баранчиков Ю.Н. ,1982.** Дневные бабочки Урала. (Учебное пособие). *Свердловск, Уральский Гос. университет*. С. 38-61.
- Разумовский С.М., 1971.** О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор. *Бюлл. ГБС АН СССР, т. 82. С. 43-51.*
- Расницын А.П., 1980.** Надотряд Vespidea. *Историческое развитие класса насекомых, М., Наука*. С. 122-127.
- Синицин В.М., 1967.** Введение в палеоклиматологию. *Недра, Л.* 232 с.
- Сукачева И.Д. ,1980.** Отряд Papilionida. Чешуекрылые или бабочки. *Историческое развитие класса насекомых, М., Наука*. С. 110-112.
- Тыкач Я. ,1959.** Маленький атлас бабочек. *Прага*. 97 с.
- Флеров К.К. и др., 1974.** Зоогеография палеогена Азии. *Наука, М.* 300 с.
- Шварцбах М., 1955.** Климаты прошлого. *Иностранная Литература, М.* 283 с.
- Abrega de B.,1993.** Butterflies of Holarctic Region. Part III C.M. Nymphalidae, Libytheidae, Riodinidae and Lycaenidae. *Victoria. Australia*. 524 p.
- Eckweiler W., Hofmann P.,1980.** Verzeichnis iranischer Tagfalter. *Nachr. Entomol. Ver. Apol. Suppl. 1. S. 1-28.*
- Eliot J.N.,1974.** The higher classification of the Lycaenidae, tentative arrangement. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Entomol., v.28, n. 6, pp. 373-505.*
- Higgins L.G., Riley N.D., 1970.** A field guide to the butterflies of Britain and Europe. *Boston*, 380 p.
- Howe W., 1975.** The butterflies of North America. *New-York*, 634 p.
- Koch M., 1963.** Wir betimmen Schmetterlinge I. *Berlin*, 199 S.
- Krzywicki M. ,1959.** Modraszki Lycaenidae, wieleny Erycinidae. Klucze do oznaczania owadów Polski. *Warszawa, PWN, cs. 27, zes. 1-62.*
- Kudrna O., 1987.** Butterflies of Europe. *AULA Verlag Wiesbaden, vol.8, 215 p.*
- Schwarz R., 1949.** Moteli denni. *Praga, 2, 146 s.*
- Sibatani A., 1974.** A new genus for two new species of Lycaeninae (s. str.)(Lepidoptera: Lycaenidae) from Papua New Guinea. *J. Aust. Ent., n.13, pp. 95-110.*
- Whalley P., 1978.** New taxa of fossil and recent Micropterygidae with a discussion of their evolution and a comment on the evolution of Lepidoptera (Insecta). *Ann. Transvaal Mus., vol. 31, n. 8, pp. 71-90.*

Summary

Zhdanko A.B. The phylogeny and evolution of the Lycaeninae (Lepidoptera, Lycaenidae)

The relationship and origin of some subgenera within the subfamily Lycaeninae on the basis of male and female genitalia structures are discussed. The plesiomorphic and apomorphic characters are analyzed. The list of all Lycaeninae species occurring in the Eastern hemisphere is given.