

С.К. Корб¹, Л.В. Большаков²

¹г. Нижний Новгород, Русское энтомологическое общество (Нижегородское отделение)

²г. Тула, Русское энтомологическое общество (Тульское отделение)

К познанию систематики палеарктических сатирид рода *Coenonympha* Hübner, [1819] (Lepidoptera: Satyridae)

S.K.Korb, L.V.Bolshakov. **To the knowledge of systematic of palaeartic satyrids from the genus *Coenonympha* Hübner, [1819] (Lepidoptera: Satyridae).**

SUMMARY. A review of genera of Coenonymphina, based on male and female genitalia as well as molecular analysis of COI and EF1 α genes is given, with a brief overview of generic structure of Palaearctic Coenonymphina and an identification key. Treatment of *Coenonympha* «extra lato» (sensu Kodandaramaiah, Wahlberg, 2009) is considered unjustified, with outer position of morphologically distinct *Triphysa* Zeller, 1850. Considering the paraphyly of *Coenonympha*+*Lyela* cluster, generic status of *Lyela* Swinhoe, 1908 is preserved, with *Coenonympha* Hübner, [1819] (s.l.) split into 3 genera: *Coenonympha* (s.str.) (monotypic, with type species *Papilio geticus* Esper, 1794), *Disommata*, **gen.n.** (monotypic, with type species *Coenonympha nolckeni* Erschoff, 1874) and *Chortobius* [Dunning et Pickard], 1858, **stat. rest.** (all other species, with type species *Papilio pamphilus* Linnaeus, 1758). It is supposed that the North American *C. haydenii* (Edwards, 1872) and Chinese *Sinonympha amoena* Lee, 1974 may belong to either nominate or their own subgenera of *Coenonympha*.

Род *Coenonympha* Hübner, [1819], имеющий голарктическое распространение, до настоящего времени остается недостаточно изученным. Последняя ревизия рода на основании внешних признаков бабочек и строения гениталий самцов была опубликована Д. Дэвенпортом [Davenport, 1941], с тех пор его внутренняя таксономическая структура так и остается на уровне середины прошлого века. Такая ситуация является следствием кажущейся однородности *Coenonympha*, прежде всего, по признакам крылового рисунка, отчасти и по строению гениталий [Porter et al., 1995; Bozano, 2002; Cassel, Tammaru, 2003; Захарова и др., 2006а, б; Захарова, 2008; Besold et al., 2008].

Нами в ходе каталогизации фауны булавоусых чешуекрылых бывшего СССР сделана попытка построения более современной системы Satyrinae (в составе Satyridae sensu Kuznetsov et Stekolnikov, 2001) [Корб, Большаков, 2011]. При этом отмечено, что традиционные системы подсемейства, отдельных триб и родов в значительной степени базировались на явных гомоплазиях в крыловых рисунках. Даже фрагментарное изучение гениталий таких групп, как *Satyrus* s.l., *Erebia* s.l., *Coenonympha* s.l., показывает, что в них входят некоторые внешне схожие виды с сильными генитальными различиями, позволяющими не только предпринимать внутривидовое деление, но и разводить виды по разным родам. Такие выводы обычно подтверждаются результатами молекулярно-генетических исследований, за исключением некоторых случаев, когда эти исследования носят фрагментарный и предварительный характер, выполняются с методическими погрешностями, а также в русле идеологии «объединения».

Поэтому нами отвергнуто «объединение» с *Coenonympha* родов *Triphysa* Zeller, 1850 и *Lyela* Swinhoe, 1908 [Kodandaramaiah, Wahlberg, 2009], противоречащее вполне очевидным фактам, в первую очередь, сильным различиям между этими родами в строении генитальных структур самцов, а также с явно предварительным характером результатов молекулярного исследования в ор. cit. Нами было отмечено, что «род состоит минимум из двух групп такого [родового] ранга, но пока принимается в традиционном объеме» [Корб, Большаков, 2011: 46]. В итоге в каталоге расположение видов *Coenonympha* s.l. базировалось на системах Д. Дэвенпорта и Ю.П. Коршунова с необходимыми дополнениями и изменениями, учитывающими результаты собственных исследований видов, наиболее «отклоняющихся» по генитальным признакам.

В настоящей работе мы рассматриваем родовую систематику *Coenonympha* s.l. и близких палеарктических родов подтрибы Coenonymphina уже с учетом генитальных структур самцов почти всех из-

вестных видов, самок ряда видов, а также результатов филогенетического анализа структур ДНК, альтернативного проводившемуся ранее [Kodandaramaiah, Wahlberg, 2009]. В систематике *Coenonympha* s.l. мы придаем второстепенное значение внешним признакам бабочек, но не можем отрицать существования внутривидовых группировок очень схожих и действительно во всех отношениях близких видов, которые (в других родах) часто рассматриваются как секции. Однако для столь детального разделения рода необходим молекулярно-генетический анализ всех видов и наиболее «хороших» подвидов.

Для выполнения работы использованы материалы главным образом из коллекций С.К. Корб (Нижегород) (далее обозначены СК) и А.В. Цветаева (ныне — в Зоологическом Музее МГУ, Москва) (далее — ЗММУ), а также результаты молекулярно-генетического анализа.

Краткий таксономический и морфологический обзор

Coenonympha Hübner, [1819] (типовой вид: *Papilio geticus* Esper, 1794 — младший синоним *oedippus* Fabricius, 1787) традиционно считается старшим синонимом таксонов *Chortobius* [Dunning et Pickard], 1858 (типовой вид: *Papilio pamphilus* Linnaeus, 1758), *Acoenonympha* Korb, 2004, nom. nudum (типовой вид: *Hipparchia sunbecca* Eversmann, 1843) и *Sicca* Verity, 1853 (типовой вид: *Papilio dorus* Esper, 1782) [Hesselbarth et al., 1995]. Как выше отмечено, включение в род *Coenonympha* s.l. таксонов *Triphysa* и *Lyela* нами не принимается.

В настоящее время следующие 32 вида включаются в род *Coenonympha* s.l.: *C. oedippus* (Fabricius, 1787) (гениталии самца исследованы: Рис. 1; гениталии самки исследованы), *C. nolckeni* Erschoff, 1874 (гениталии самца исследованы: Рис. 4; гениталии самки исследованы), *C. haydenii* (Edwards, 1872) (гениталии не исследованы, самца — изображены в [Davenport, 1941]), *C. pamphilus* (Linnaeus, 1758) (гениталии самца исследованы: Рис. 5–8; гениталии самки исследованы), *C. thyrasis* (Freyer, 1845) (гениталии самца исследованы, ничем не отличаются от гениталий предыдущего вида, изображены в [Bozano, 2002: 55]), *C. saadi* Kollar, [1849] (гениталии самца исследованы: Рис. 9), *C. mangeri* O.Bang-Haas, 1927 (гениталии самца исследованы: Рис. 10), *C. tullia* (Müller, 1764) (гениталии самца исследованы: Рис. 12, 24–28, в том числе гениталии более или менее дискуссионных североамериканских таксонов *kodiak* Edwards, 1869 (не изображены), *california* Westwood, [1851] (не изображены), *ampelos* Edwards, 1871 (не изображены), *ochracea* Edwards, 1861 (не изображены), *inornata* Edwards, 1861 (Рис. 28); гениталии самки исследованы), *caeca* Staudinger, 1886 (гениталии самца исследованы: Рис. 24)), *C. symphita* Lederer, 1870 (гениталии не исследованы, самца — изображены в [Некрутенко, 1990]), *C. rhodopensis* Elwes, 1900 (гениталии не исследованы, самца — изображены в [Bozano, 2002: 52]), *C. corinna* (Hübner, 1804) (гениталии самца исследованы: Рис. 15), *C. elbana* Staudinger, 1901 (гениталии не исследованы, самца — изображены в [Bozano, 2002: 54]), *C. fettigii* (Oberthür, 1874) (гениталии не исследованы, самца — изображены в [Bozano, 2002: 52]), *C. austauti* (Oberthür, 1881) (гениталии не исследованы, самца — изображены в [Bozano, 2002: 52]), *C. dorus* (Esper, 1782) (гениталии самца исследованы: Рис. 14), *C. vaucheri* Blachier, 1905 (гениталии самца исследованы: Рис. 12), *C. arcania* (Linnaeus, 1761) (гениталии самца исследованы: Рис. 17; гениталии самки исследованы), *C. gardetta* (de Prunner, 1798) (гениталии самца исследованы: Рис. 18), *C. darwiniana* Staudinger, 1871 (гениталии самца исследованы, не изображены, так как данный таксон, предположительно, является гибридом *C. arcania* x *C. gardetta* [Wiemers, 1998], строение гениталий отличается от *gardetta* лишь в небольших деталях [Bozano, 2002: 47]), *C. orientalis* (Rebel, 1910) (гениталии не исследованы, самца — изображены в [Bozano, 2002: 48]), *C. arcanioides* (Pierret, 1837) (гениталии не исследованы, самца — изображены в [Bozano, 2002: 48]), *C. leander* (Esper, 1784) (гениталии самца исследованы, изображены: Рис. 16; самки не исследованы, изображены в [Некрутенко, 1990]), *C. hero* (Linnaeus, 1761) (гениталии самца исследованы: Рис. 19; гениталии самки исследованы), *C. glycerion* (Borkhausen, 1788) (гениталии самца исследованы: Рис. 20; гениталии самки исследованы), *C. mongolica* Alphéraky, 1881 (гениталии самца исследованы: Рис. 11), *C. mahometana* Alphéraky, 1881 (гениталии самца исследованы: Рис. 22), *C. sunbecca* (Eversmann, 1843) (гениталии самца исследованы: Рис. 21), *C. decolorata* Wagner, 1913 (гениталии не исследованы; возможно, является гибридом *C. sunbecca* x *C. mahometana*), *C. iphioides* Staudinger, 1870 (гениталии не исследованы, самца — изображены в [Bozano, 2002: 40]), *C. amaryllis* (Stoll, 1782) (гениталии самца исследованы: Рис. 23; гениталии самки исследованы), *C. sinica* Alphéraky, 1888 (гениталии самца исследованы, мало отличаются от гениталий *C. semenovi*, не изображены), *C. semenovi* Alphéraky, 1887 (гениталии самца исследованы: Рис. 11).

Индивидуальная изменчивость гениталий самцов. Гениталии самцов рода *Coenonympha* и близких родов в отечественной литературе освещены неполно. Наибольшее число видов (7) представлено Ю.П. Некрутенко [1990] в монографии по фауне Кавказа, при этом на рисунках видно очень высокое сходство их генитальных структур. Из более широких обзоров следует выделить работу П.Ю. Горбунова [Горбунов, 2001], где изображены гениталии всего 3 видов *Coenonympha*, но можно убедиться в существенных отличиях генитальных структур *C. oedippus*; помимо этого, там изображены гениталии самцов двух видов *Triphysa*, позволяющие оценить степень различий между этими двумя родами. Из иностранных работ, помимо вышеупомянутой Д. Дэвенпорта [Davenport, 1941], можно отметить прекрасно иллюстрированный обзор Дж. Бозано [Bozano, 2002], где изображены (но довольно мелко

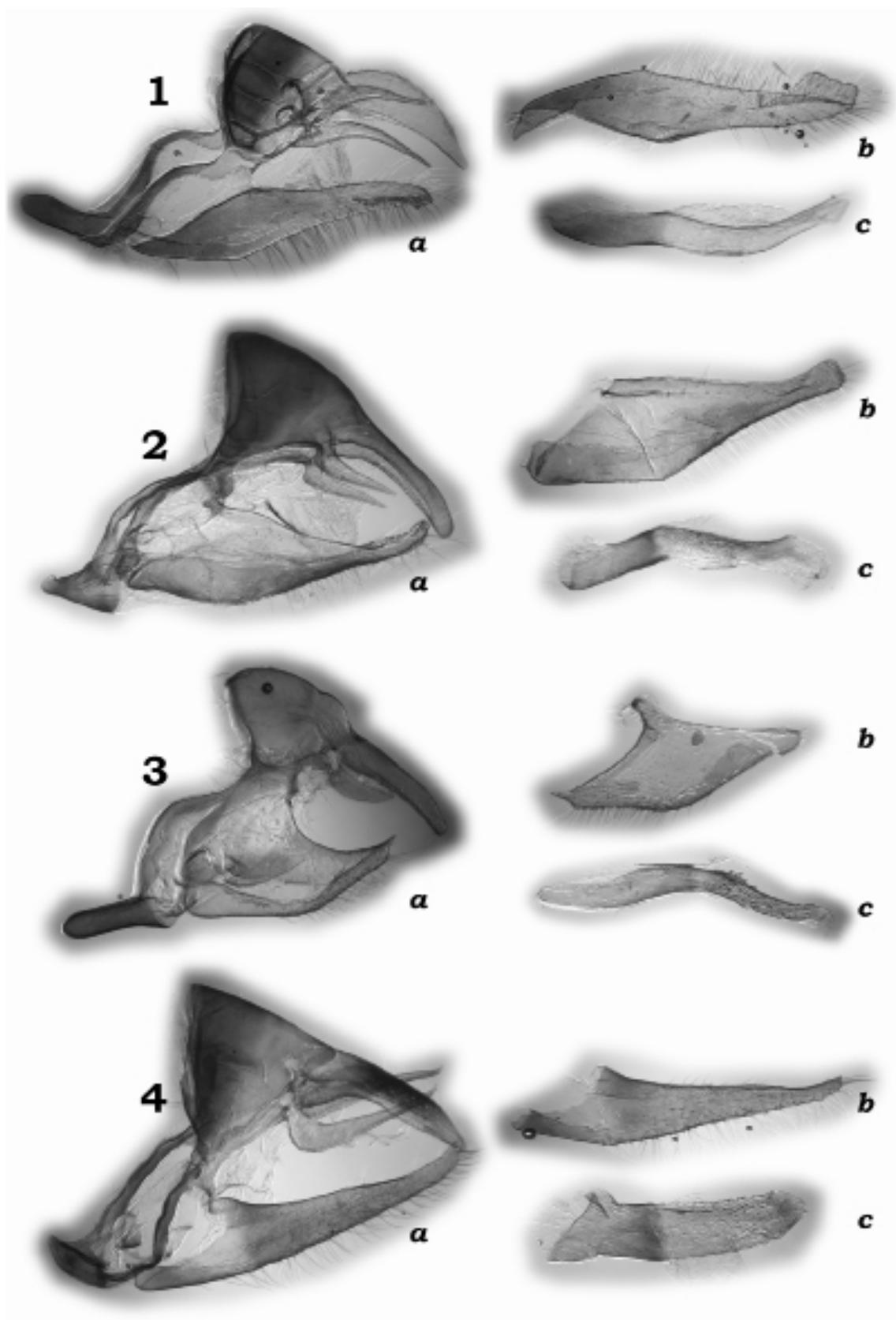


Рис. 1–4. Гениталии самцов родов *Coenonympha*, *Lyela*, *Triphysa* Zeller: а — общий вид (эдеагус и левая вальва удалены), б — левая вальва, вид изнутри, с — эдеагус. 1 — *C. oedippus* (Fabricius, 1787), Приморский край, Барабаш-Левада (СК). 2 — *L. tyops* (Staudinger, 1881), Казахстан, правый берег р. Или 4 км С. Капчагая (СК). 3 — *T. glacialis* Bang-Haas, 1912, синтип, Arasagun-gol, Sajon (Museum für Naturkunde, Berlin, Германия). 4 — *C. nolckeni* Erschoff, 1874, Киргизия, Суусамырская долина (СК)

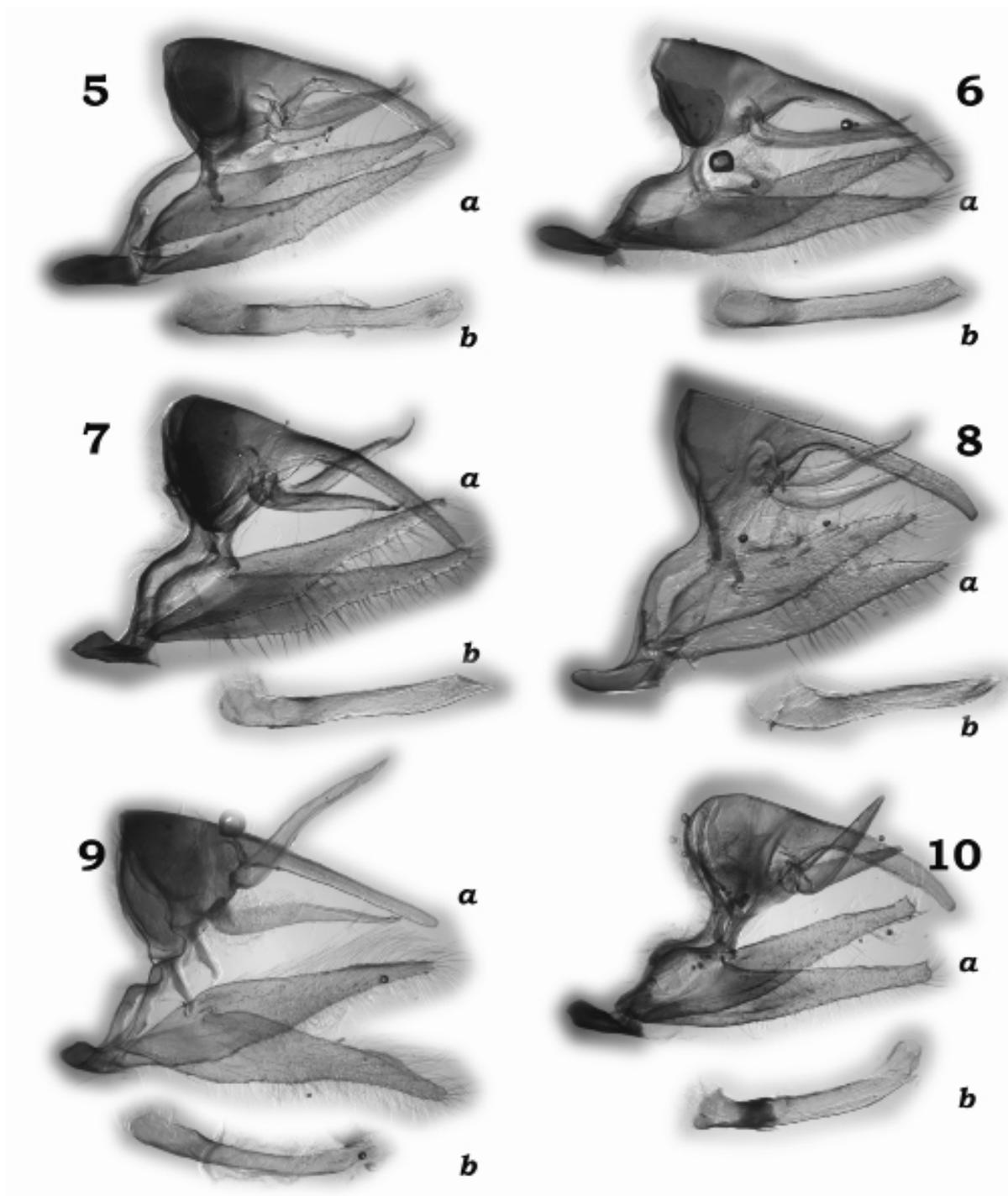


Рис. 5–10. Гениталии самцов *Coenonympha*: а — общий вид (эдеагус удален), б — эдеагус. 5 — 8: *C. pamphilus* (Linnaeus, 1758). 5 — Sweden, Virserum (СК), 6 — Греция, о. Корфу (СК), 7 — Киргизия, хр. Терской Ала-Тоо, с. Кичи-Джаргылчак, 1700 м (СК), 8 — Туркменистан, Кара-Калинский р., ущ. Ай-Дере (СК). 9 — *C. saadi* (Kollar, 1849), Нахичеванская АССР, Орлубад (ЗММУ). 10 — *C. mangeri* O.Bang-Haas, 1927, Афганистан (ЗММУ).

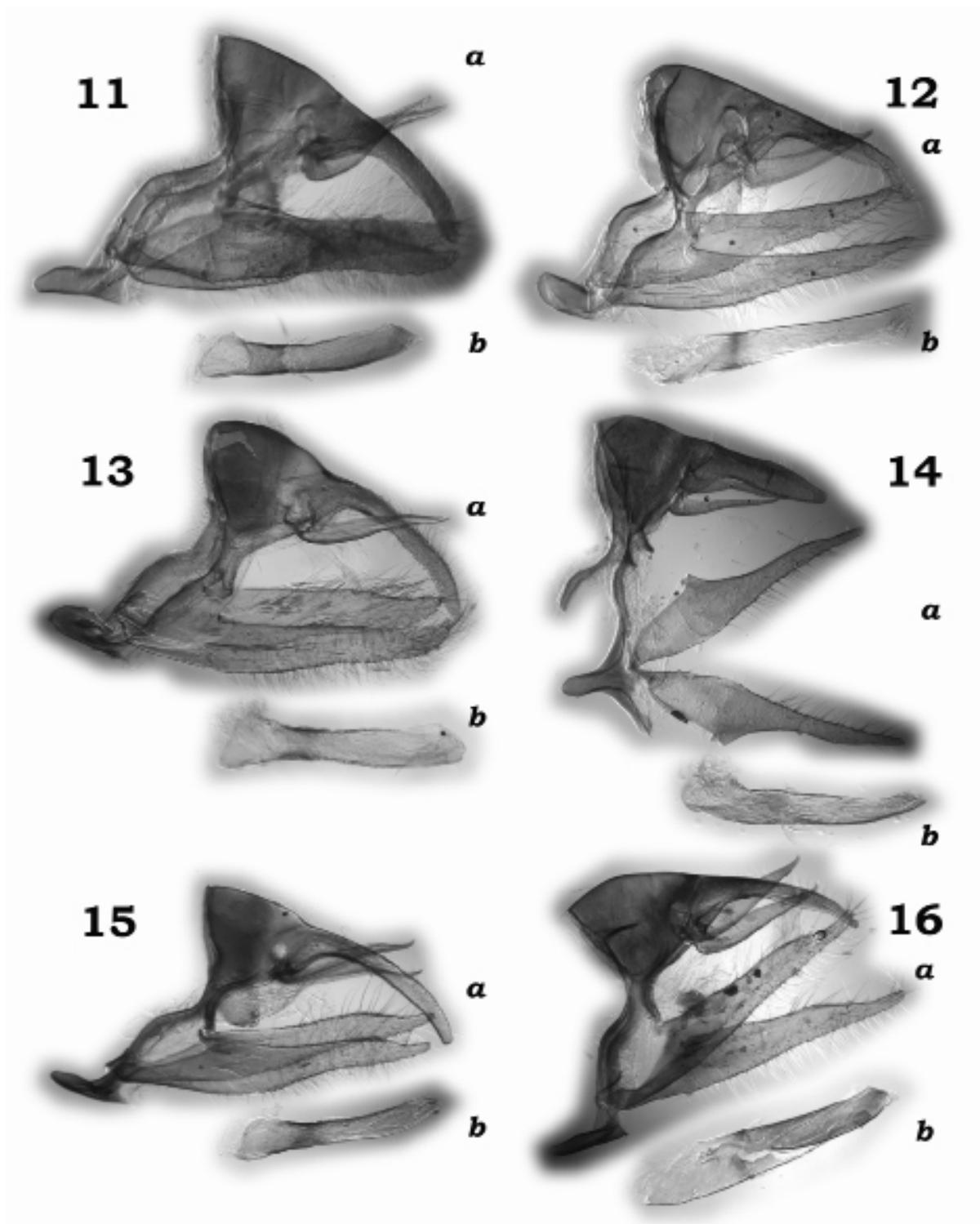


Рис. 11–16. Гениталии самцов *Coenonympha*: а — общий вид (эдеагус удален), б — эдеагус. 11 — *C. semenovi* Alphéray, 1887, Китай, Кукунор (ЗММУ). 12 — *C. tullia chatiparae* Sheljuzhko, 1937, Краснодарский край, кордон Черноречье, 85 км Ю. г. Лабинска (СК). 13 — *C. vaucheri* Blachier, 1905, Марокко, Hautes Atlas, Ouknimaden (ЗММУ). 14 — *C. dorus* (Esper, 1782), Франция, Bettlans (СК). 15 — *C. corinna* (Hübner, 1804), Италия (ЗММУ). 16 — *C. leander* (Esper, [1784]), Турция, пров. Эрзурум, Палаидолен (СК)

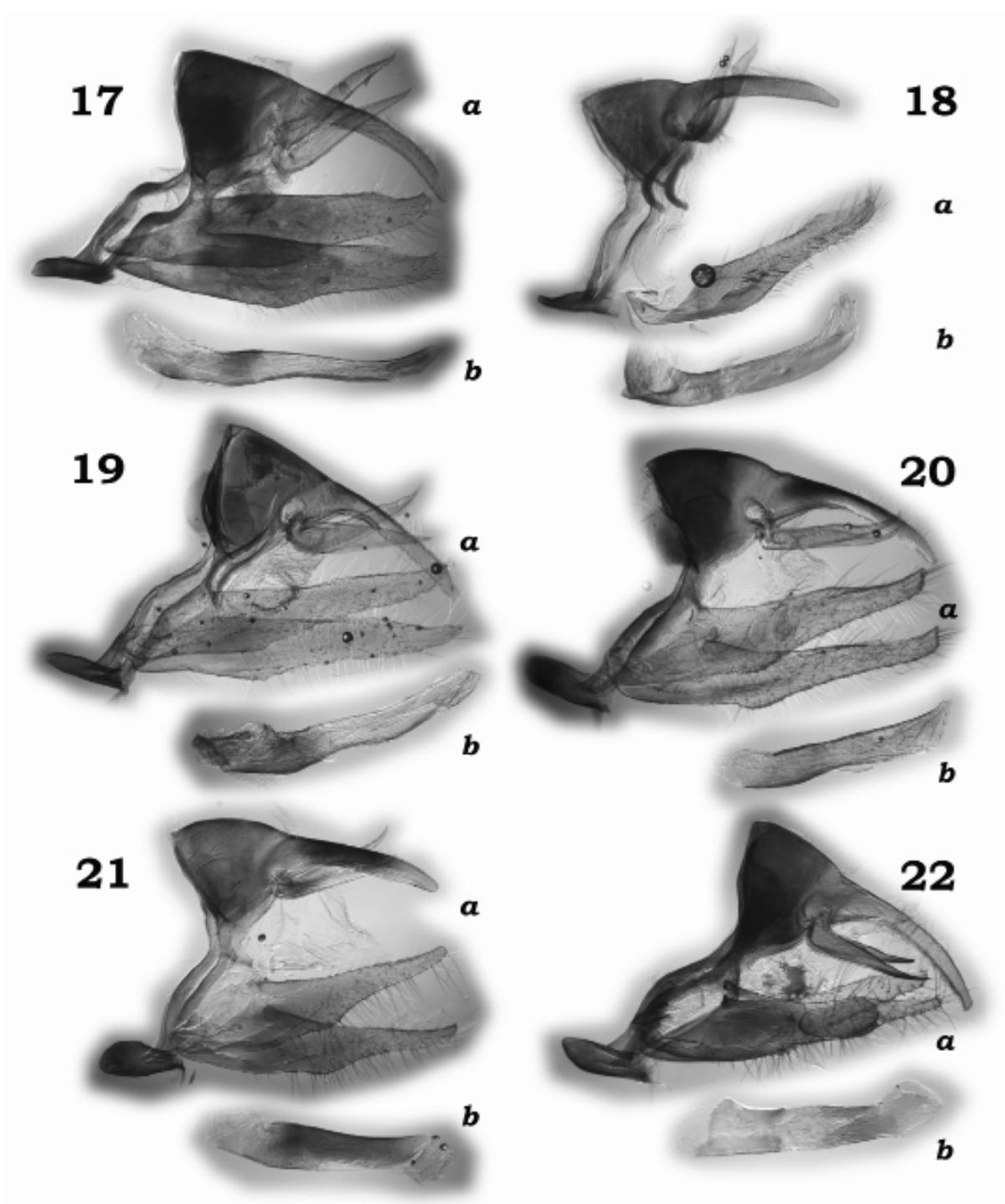


Рис. 17–22. Гениталии самцов *Coenonympha*: а — общий вид (эдеагус удален), б — эдеагус. 17 — *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761), Саратовская обл., п. Синенькие (СК). 18 — *C. gardetta* (de Prunner, 1798), Франция, Col du Granon (СК). 19 — *C. hero* (Linnaeus, 1761), Нижегородская обл., Выкса (СК). 20 — *C. glycerion* (Borkhausen, 1788), Нижегородская обл., Выкса (СК). 21 — *C. sunbecca* (Eversmann, 1843), Киргизский хр., ущ. Чон-Куурчак (СК). 22 — *C. mahometana* Alphéraky, 1881, Киргизия, пер. Долон (СК)

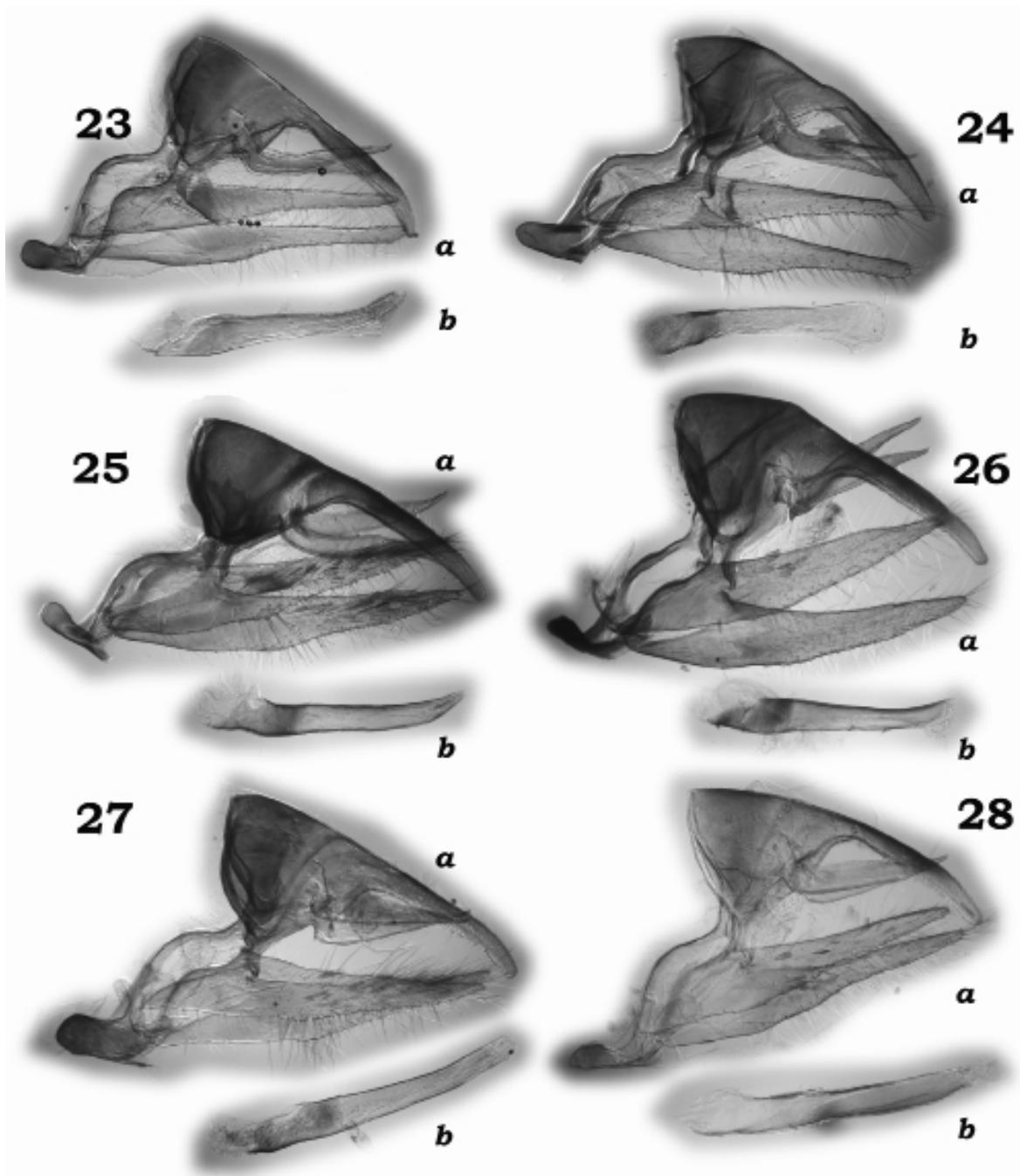


Рис. 23–28. Гениталии самцов *Coenonympha*: а — общий вид (эдеагус удален), б — эдеагус. 23 — *C. amaryllis* (Stoll, 1782), Хакассия (СК). 24 — 28: *C. tullia* (Müller, 1764). 24 — Киргизский хр., пер. Тёё-Ашуу (СК). 25 — Камчатка, п. Эссо (СК), 26 — Полярный Урал, 110-й км (СК), 27 — Магаданская обл., п. Палатка (СК), 28 — Канада, пров. Квебек (ЗММУ) (ssp. *inornata* Edwards, 1861: статус требует уточнения)

и не всегда с четкой прорисовкой некоторых деталей) гениталии самцов подавляющего большинства видов палеарктических *Coenonympha* и обеих *Triphysa*. Однако особенности генитальных структур в последней работе практически не обсуждались и не учитывались при построении системы рода, основанной на внешних признаках бабочек.

Исследование гениталий самцов почти всех представителей *Coenonympha* подтвердило, что род в традиционном объеме неоднороден по признакам строения ункусов и эдеагусов, тогда как по формам вальв и тегуменов все виды очень схожи.

Прежде, чем оценивать вес того или иного диагностического признака, необходимо отделить стабильные признаки от переменных. Для установления степени индивидуальной изменчивости отдельных признаков генитальных структур самцов было выбрано два наиболее широко распространенных вида *Coenonympha*: *C. pamphilus* (Linnaeus, 1758) (Рис. 5–8) и *C. tullia* (Müller, 1764) (Рис. 12, 24–28).

C. pamphilus. Исследовано 56 генитальных препаратов из следующих локалитетов: **Италия**: г. Рим; **Греция**: о. Корфу; **Швеция**: Virserum; **Финляндия**: г. Хельсинки; **Россия**: Нижегородская обл. (с. Старая Пустынь, с. Ошминское, г. Нижний Новгород, п. Починки), Татарстан (г. Казань), Саратовская обл. (п. Синенькие), Волгоградская обл. (с. Луговское), Астраханская обл. (с. Досанг), Омская обл. (г. Омск), Алтайский край (п. Сибирские Огни); **Казахстан**: Алма-Атинская обл. (г. Алматы, горы Чулак, Чарынская ильмовая роща, г. Жаркент), Павлодарская обл. (г. Павлодар); **Туркменистан**: Кара-Калинский р-н. (ущ. Ай-Дере); **Узбекистан**: хр. Каржантау; **Киргизия**: Чуйская обл. (г. Бишкек, ущ. Чон-Куурчак, ущ. Иссык-Ата, Боомское ущ.), Иссык-Кульская обл. (с. Кичи-Жаргылчак, г. Каракол), Жалал-Абадская обл. (Сары-Челекский заповедник).

C. tullia. Исследовано 33 генитальных препарата из следующих локалитетов: **Белоруссия**: г. Лида; **Украина**: г. Киев; **Россия**: Мурманская обл. (г. Кировск), Республика Коми (110-й км от ст. Полярный Урал), Московская обл. (с. Анискино), Нижегородская обл. (с. Ошминское, с. Старая Пустынь, п. Октябрьский), Краснодарский край (кордон Черноречье), Республика Алтай (с. Акташ), Магаданская обл. (п. Палатка); **Казахстан**: Алма-Атинская обл. (г. Жаркент); **Киргизия**: Чуйская обл. (пер. Тёе-Ашуу, ущ. Иссык-Ата, ущ. Чон-Куурчак), Иссык-Кульская обл. (ущ. Жеты-Огюз).

При анализе последнего вида были также исследованы 2 североамериканские бабочки: **Канада**: пров. Квебек (St. Anne de Believue); **США**: штат Колорадо (Jaro Park). Статус первой (таксон *inornata* Edwards, 1861) в свете результатов работы [Kodandaramaiah, Wahlberg, 2009: 319–320, Figs 1, 2] требует дальнейшего уточнения молекулярно-генетическими методами. Согласно представленным кладограммам, исследованные авторами бабочки с западного побережья США (из Калифорнии и Орегона) оказываются не конспецифичны палеарктическим *C. tullia*, так как на филогенетическом древе между ними попали сразу 2 хороших вида, *C. amaryllis* (Stoll, 1782) и *C. rhodopensis* Elwes, 1900. Это подтверждает, что старейший американский таксон из группы *tullia*, а именно *C. californica* Westwood, [1851], к которому относится и наш экземпляр из Колорадо, действительно является самостоятельным видом. Тогда как статусы более северных таксонов (*kodiak* Edwards, 1869, *inornata* Edwards, 1861, *ochracea* Edwards, 1861, *ampelos* Edwards, 1871), иногда также трактуемых в ранге видов, остаются спорными.

Крайние варианты изменчивости генитальных структур самцов обоих видов представлены на Рис. 5–8, 24–28. Как видно, исключительной стабильностью отличаются форма и размеры ункуса и ветвей субункуса, форма и размеры вальвы, форма и размеры эдеагуса. Наиболее переменным признаком оказывается форма и размеры саккуса, в меньшей степени — винкулум. Форма тегумена слабо подвержена изменчивости. Таким образом, наиболее стабильными признаками, которые могут быть использованы для разграничения таксонов, являются форма и размеры ункуса и ветвей субункуса, форма и размеры вальвы, форма и размеры эдеагуса.

Особенности генитальных структур самок. Гениталии самок 2 видов *Coenonympha* (из 7, известных на Кавказе), проиллюстрированы Ю.П. Некрутенко [1990] в латеральной проекции с выводами, что они «заметных опознавательных признаков не несут», с чем не всегда можно согласиться по представленным в цит. работе рисункам гениталий *C. leander* и *C. pamphilus*. С учетом исследованных нами 8 видов можно сказать, что гениталии самок рода характеризуются следующими признаками. Анальные сосочки конические с округленными краями. У большинства исследованных или упомянутых Ю.П. Некрутенко [1990] видов (*C. pamphilus*, *tullia*, *symphita*, *arcania*, *leander*, *hero*, *glycerion*, *amaryllis*) задние апофизы по длине сравнимы с шириной анальных сосочков, с очень широкими и короткими треугольными основаниями, но на большей части своей длины очень узкие; у *C. oedippus* они треугольные, слабо склеротизированные; у *C. nolckeni* — редуцированы. Передние апофизы отсутствуют. VIII тергит и уровень VIII и VII стернитов занимает единое равномерно и слабо склеротизированное (не всегда явно видимое на фоне соседних сегментов брюшка) образование, стермальную сторону которого представляет каудально суживающаяся поствагинальная пластинка,

на переднем крае которой расположен овальный и обычно поперечно вытянутый остиум. Антрум и дуктус бурсы перепончатые, узкие, на препаратах без прокрашивания почти не просматриваются. Бурса овально-грушевидная, всегда с двумя крупными сигнумами в виде длинных узких шиповатых лент (характерными для большинства палеарктических *Satyridae*). Наиболее значимые, но зачастую надежно различимые лишь при сравнении препаратов видоспецифические признаки — форма остиума, в меньшей степени — форма и характер склеротизации поствагинальной пластинки, в отдельных случаях — форма задних апофизов.

Таким образом, изучение гениталий самок ряда видов показало не только значительное сходство их структур, но и перспективность использования для определения видов и подтверждения неоднородности рода.

Апоморфией подтрибы *Coenonymphina* традиционно считается жилкование передних крыльев: у основания вздуто 3 жилки. Для известных палеарктических видов общими можно считать также мелкие размеры и известные особенности окраски крыльев бабочек (то и другое проявляется и у видов из других подтриб и даже триб), а также и вышеуказанную особенность гениталий самок (в строении VIII тергита, VIII и VII стернитов).

Молекулярно-генетический анализ. Были построены филогенетические деревья первичных нуклеотидных последовательностей ДНК фрагментов митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI) и ядерного гена elongation factor-1 α (EF1 α) (Рис. 29). Для анализа были применены последовательности, представленные в Генбанке (GenBank) под номерами: DQ338777, DQ338920, использованные в работе [Peña et al., 2006] и EU920737, EU920740, EU920741, EU920743-EU920747, EU920749, EU920750, EU920753-EU920755, EU920763, EU920768, EU920771, EU920773, EU920774, EU920776, EU920777, EU920779-EU920781, EU920783, EU920784, EU920786-EU920788, EU920796, EU920800 [Kodandaramaiah, Wahlberg, 2009]. В отличие от подхода в указанных работах, кладограммы рассчитывались не комплексно для нескольких генов, а по отдельности для последовательностей COI и EF1 α . Анализ нуклеотидных последовательностей проводился с использованием прикладной программы BioEdit Sequence Alignment Editor версии 7.0.5.3 [Hall, 1999]. Отличия первичных нуклеотидных последовательностей определялись количественно, с использованием параметрической модели Kimura-2 [Kimura, 1980], и графически представлялись в виде ME-кладограммы (минимальная эволюция). В качестве внешней группы, как и в работе [Kodandaramaiah, Wahlberg, 2009], использовали *Altiapa decolor* (Rothschild et Jordan, 1905).

Полученные кладограммы свидетельствуют о том, что *Triphysa phryne* выступает по отношению к другим изученным членам в качестве внешней группы, как в случае обсчета COI-дерева, так и EF1 α . Остальные изученные члены образуют на кладограмме COI две отдельные ветви. Первая ветвь объединяет таксоны *C. oedippus*, *L. myops* и *C. nolckenii*. Вторую крупную ветвь образуют все другие изученные представители *Coenonympha*. Анализ кладограммы EF1 α а показал наличие трех отдельных кластеров: *C. oedippus*; *L. myops*+*C. nolckenii* и все другие представители *Coenonympha*.

Таким образом, группа *Coenonympha* «extra lato» (sensu Kodandaramaiah, Wahlberg, 2009) по данным молекулярно-генетического анализа в первом приближении делится на несколько кластеров, возможно, родового уровня: *Triphysa*, *Coenonympha oedippus*, *Lyela*+*Coenonympha nolckenii* и все остальные исследованные *Coenonympha*.

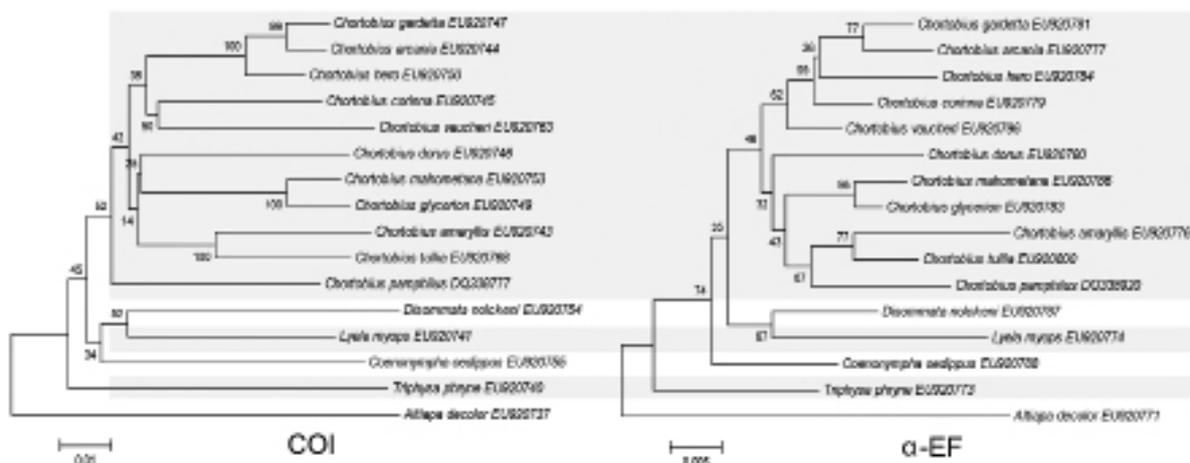


Рис. 29. Филогенетическое дерево на основе анализа различий последовательностей ДНК генов COI (слева) и EF1 α (справа) с применением метода ближайшего соседа

Дискуссия

Д. Дэвенпорт [Davenport, 1941: 232] по строению гениталий самцов разделил род *Coenonympha* на 4 группы: *oedippus*-group, *haydenii*-group, *semenovi*-group и все остальные виды («...*arcania*-complex, *nolckeni*, and *leander* offer minor variations»). К сожалению, нам не удалось изучить гениталии *C. haydenii* ввиду отсутствия материала, однако на рисунке автора [ор. cit: Pl. 4, Fig. 25] отчетливо видно, что они имеют типичное для рода строение, отличаясь значительно более широкими в основании вальвами и толстым цилиндрическим эдеагусом, покрытом шипиками в его центральной части.

В строении гениталий самцов мы также можем выделить 4 типа:

1) Ункус широкий, заметно изогнутый с сильным утолщением в средней части, заостренный, при длинном (обычно длиннее вальвы), постепенно истончающемся к вершине, относительно изогнутом эдеагусе (*oedippus*) (Рис. 1).

2) Ункус широкий, бумеранговидный, заметно изогнутый в середине, при цилиндрическом, коротком (в 1,5 раза короче вальвы), эдеагусе (*haydenii*).

3) Ункус расширенный, слабо изогнутый, заостренный, несколько укороченный (по длине почти равен ветвям субункуса или лишь немногим их длиннее, тогда как во всех остальных типах ункус всегда заметно длиннее ветвей субункуса) при толстом, почти цилиндрическом, значительно короче вальвы (приблизительно в 1,5 раза) эдеагусе, на значительной части длины покрытом мельчайшими шипиками (*nolckeni*) (Рис. 4).

4) Ункус узкий, удлинённый (всегда значительно длиннее ветвей субункуса), почти прямой или слегка изогнутый по всей длине, при удлинённом (на 10–20 % короче длины вальвы) постепенно суживающемся к вершине, реже почти цилиндрическом эдеагусе, как правило, слабо изогнутом (все остальные виды) (Рис. 5–28).

Для всех четырех типов характерны следующие общие черты строения: шлемовидный тегумен, короткий саккус различной формы, узкие клиновидные вальвы. Четвертый тип строения гениталий характерен для подавляющего большинства видов *Coenonympha*. Очевидно, что эти виды представляют «успешную» ветвь эволюции рода, активно расселившуюся по территории Голарктики; три остальных типа строения характерны для видов с относительно небольшими ареалами (*C. oedippus* — европейско-сибирский полидизъюнктивный, *C. nolckeni* — среднеазиатский, *C. haydenii* — северо-западно-американский) и являются продуктами эволюции в крупных рефугиумах.

В строении гениталий самок пока (не удалось исследовать все виды) можно выделить 3 типа:

1) С редуцированными задними апофизами (*nolckeni*).

2) С треугольными задними апофизами (*oedippus*).

3) С очень узкими задними апофизами (остальные исследованные виды).

В связи с «объединением» западными авторами родов *Coenonympha*, *Lyela* (Рис. 2) и *Triphysa* (Рис. 3) и новыми результатами молекулярно-генетических исследований (см. выше, Рис. 29), поясним, что два последних резко отличаются от всех представителей первого и между собой, в первую очередь, по формам эдеагусов и вальв, малой длине ветвей субункусов. Особенно велики эти отличия у *Triphysa*, который можно включать в *Coenonympha* лишь по жилкованию передних крыльев. Имея определенное сходство по формам вальв и длине ветвей субункусов, *Lyela* и *Triphysa* сильно различаются формами эдеагусов и ункусов. Сравнение гениталий самок *Coenonympha*, *Lyela* и *Triphysa* показало не столь сильные различия. Сигнумы у видов *Coenonympha* и *Lyela* занимают более половины длины бурсы, а у *Triphysa* — менее четверти ее длины. Передние апофизы на большей части длины у большинства видов *Coenonympha* и *Triphysa* короткие и очень узкие, у *C. oedippus* треугольные и не выражены у *C. nolckeni*, тогда как у *Lyela* они сильнее склеротизированные, треугольные. Но такие не принципиальные различия в гениталиях самок вполне естественны для видов одной подтрибы и иногда даже трибы.

Таким образом, различия в строении гениталий самцов не позволяет рассматривать таксоны *Coenonympha*, *Lyela* и *Triphysa* как в составе одного рода, так и в возможных вариантах [Kodandaramaiah, Wahlberg, 2009: 319–320, Figs 1–2] *C. nolckeni* + *Lyela*, *C. oedippus* + *Triphysa*, и *Lyela* + *Triphysa*. Такая явно полифилетическая группа (и каждая из указанных пар в частности) попросту не имеет апоморфий родового уровня. Зато из других близких таксонов родовой группы следует обратить внимание на *Sinonympha* Lee, 1974 с единственным видом *S. amoena* Lee, 1974 (типовое местонахождение: Сычуань). Судя по гениталиям самца этого вида, воспроизведенным Дж. Бозано [Bozano, 2002: 62] по изображению китайских авторов, он чрезвычайно близок к роду *Coenonympha* и особенно к группе 1 (*oedippus*-group по Д. Дэвенпорту). Однако столь высокое сходство по генитальным структурам самцов не очень совпало с очередным результатом молекулярно-генетического исследования с участием тех же ав-

торов [Kodandaramaiah et al., 2010: 389, Fig. 1], оставивших за *Sinonympha* родовой ранг. Мы также не будем его менять, пока нет возможности исследовать этот малоизвестный вид, а также увидеть результаты более точных исследований с привлечением более представительного материала.

В то же время, результаты молекулярно-генетического анализа подтверждают близость видов *C. nolckeni*, *Lyela myops* и *C. oedippus*. Если против близости обоих указанных *Coenonympha* не может быть особых возражений, то «вторжение» между ними *Lyela* делает этот род парафилетическим. Можно конечно предположить, что между этими таксонами был ряд переходных вымерших форм. Это определяет бурную эволюцию рода, однако не снимает проблему его парафилии. Логичное разрешение этой ситуации возможно при условии, что каждый из указанных видов целесообразно вывести в свой таксон родового ранга с оговоркой, что каждый из родов должен быть относительно «молодым».

Род *Coenonympha* Hübner, [1819] установлен с типовым видом *Papilio geticus* Esper, 1794 (= *oedippus* Fabricius, 1787). Два других названия родовой группы, установленные для представителей *Coenonympha* — *Chortobius* [Dunning et Pickard], 1858 и *Sicca* Verity, 1853. Типовые виды этих таксонов родовой группы — *Papilio pamphilus* Linnaeus, 1758 и *P. dorus* Esper, 1794 соответственно. Оба вида относятся к четвертому типу строения гениталий самцов; различий в генитальных структурах (Рис. 5–8, 14) и нуклеотидных последовательностях ДНК между ними на родовом или подродовом уровне нет. Отличия от группы *oedippus* описаны выше и проиллюстрированы (Рис. 1 и 5–28). Указанные генитальные и генетические отличия носят постоянный характер, образуя четкий хиатус, который должен быть оформлен таксономически. Исходя из этого, восстанавливаем название *Chortobius* [Dunning et Pickard], 1858, **stat. rest.** и определяем его статус как род.

Генитальные структуры самца *C. nolckeni* хорошо отличаются от остальных таксонов *Coenonympha* расширенным, слабо изогнутым, несколько укороченным ункусом (по длине он почти равен ветвям субункуса или лишь немногим их длиннее) и толстым, цилиндрическим, значительно короче вальвы (приблизительно в 1,5 раза) эдеагусом, покрытом большим числом мельчайших шипиков. В гениталиях самок отличием *nolckeni* является редукция задних апофизов. Как отмечено выше, сближению *nolckeni* с *oedippus* на родовом уровне препятствует только положение на филогенетическом древе первичных нуклеотидных последовательностей COI и EF1 α морфологически резко обособленного от них вида *Lyela myops*. На основании этого данный таксон целесообразно выделить в особый род.

Североамериканский таксон *C. haydenii*, который нам не удалось исследовать, по совокупности предварительно известных признаков ближе к роду *Coenonympha* s. str. и возможно, может быть выделен в отдельный подрод. Его особенностями являются изогнутый в средней части бумеранговидный ункус и цилиндрический, короткий (в 1,5 раза короче вальвы) эдеагус. То же самое можно сказать и про вышеупомянутый китайский таксон *Sinonympha amoena*. Изучение этих таксонов в будущем должно быть проведено с тем, чтобы построить систему *Coenonymphina* с максимальными прогнозными свойствами.

Описание нового рода

Disommata, gen. n.

Грамматический род названия: женский. **Gender:** feminine.

Типовой вид: *Coenonympha nolckeni* Erschoff, 1874 [Ершов, 1874: 23; таб. 2, фиг. 17]. Типовое местонахождение: «... на вершине горы Наубид...». Типовая серия включает 2♂♂ и 1♀ синтипы, из них 1♂ и 1♀ хранятся в ЗММУ [Антонова, 1981: 211], местонахождение третьего синтипа неизвестно. Типовой материал исследован.

Описание. Небольшие бабочки (длина переднего крыла 17 — 21 мм) коричневого цвета; внешний край на заднем крыле и средняя часть переднего крыла сверху светлее. На нижней стороне крыльев имеется ряд субмаргинальных глазчатых пятен черного цвета с белыми центрами: полный на заднем крыле и неполный на переднем.

Гениталии самца. Тегумен куполовидный. Ункус расширенный, слабо изогнутый, заостренный, несколько укороченный, почти равен по длине ветвям субункуса и тегумену. Ветви субункуса шарообразно расширены у основания, резко сужаются в средней части, к вершине тонкие. Вальва удлинённая, треугольная, со скошенной вершиной. Эдеагус толстый, почти цилиндрический, в основании выглядит косо срезанным, значительно короче вальвы (приблизительно в 1,5 раза), на большей части длины покрыт мельчайшими шипиками.

Гениталии самки. Анальные сосочки треугольных очертаний с округленными краями. Апофизы редуцированы. VIII тергит и уровень VIII и VII стернитов занимает единое равномерно и слабо скле-

ротизированное образование, стернитную сторону которого представляет суживающаяся каудально поствагинальная пластинка, на переднем крае которой расположен поперечно вытянутый остиум. Антрум и дуктус бурсы узкие, перепончатые. Бурса овально-грушевидная, с двумя крупными сигнумами в виде длинных узких зазубренных лент,

Диагноз. Новый род наиболее заметно отличается от всех близких родов соотношением длины ункуса, ветвей субункуса и тегумена (все три части почти равны по длине, тогда как в других родах ункус немного длиннее тегумена и значительно длиннее ветвей субункуса), формой ветвей субункуса (они шарообразно расширены у основания, резко сужаются в средней части и в основной части почти прямые, тогда как в других родах — слабо расширены у основания, постепенно сужаются к вершине и в основной части могут быть слегка изогнутыми), наибольшим покрытием эдеагуса шипиками (которые в других родах не выражены или имеются в малом числе) а также редукцией задних апофизов (которые в других родах выражены).

Новый род наиболее близок к роду *Coenonympha* s.str., с которым он сходен по формам ункуса (у обоих родов он более или менее широкий, более или менее изогнутый), вальв (кроме несущественных деталей) и тегуменов. Отличия нового рода от *Coenonympha* s.str. заключается в первую очередь в длине и очертании ункусов (у нового рода он менее широкий, слабее изогнутый, почти равен по длине тегумену и ветвям субункуса, у *Coenonympha* s.str.— более широкий и сильнее изогнутый, заметно длиннее указанных структур), форме эдеагуса (у нового рода он в 1,5 раза короче вальвы, относительно толстый, прямой и на большей части длины покрыт мельчайшими шипиками, у *Coenonympha* s.str.— лишь едва короче вальвы, тонкий, изогнутый, постепенно истончающийся к вершине, без шипиков) и другим вышеуказанным признакам.

Новый род особенно сильно отличается от родов *Lyela* и *Chortobius* формой ункуса. При этом он сходен с *Chortobius* по форме вальв и тегуменов, с некоторыми видами — и по форме эдеагуса (но при большем покрытии шипиками), а с *Lyela* — только по форме тегумена, при сильных отличиях по формам вальвы и эдеагуса, а также соотношению длины ункуса и ветвей субункусов.

Апоморфиями нового рода оказываются: форма и размер ункуса, строение эдеагуса, редукция задних апофизов.

Diagnosis. The new genus differs from all closely related genera by the ratio of uncus, subunci and tegument lengths (all three ones have almost same length, in other genera uncus slightly longer than tegumen and much longer than subunci), by the configuration of subunci (they are spherically expanded in base, abruptly narrowed in its middle part and in main part they are almost straight, whereas in other genera — slightly expanded in base, gradually narrowed to its apex and in its main part can be slightly curved), by the small thorns in aedoeagus (they are not present or present in small amount in other genera), and by the reduced apophyses posteriors (in other genera they are present).

The new genus is close to *Coenonympha* s.str. and similar to it by the configuration of uncus (in both genera it is wide and curved), valvae (excluding minor details) and tegumen. The differences of this new genus from *Coenonympha* s.str. first of all are in length and configuration of uncus (in the new genus it is not so wide and not so strongly curved, almost same length to tegumen and subunci, in *Coenonympha* s.str. it is more wider and strongly curved, longer than tegumen and subunci), in the configuration of aedoeagus (in the new genus it is 1,5 times shorter than valvae, thick, straight and armed by small spikes, in *Coenonympha* s.str. slightly shorter than valvae, gradually narrowed to its apex, with no spikes) and in other characters.

This new genus especially differs from *Lyela* and *Chortobius* by the configuration of uncus. In this case it is similar to *Chortobius* by the configuration of valvae and tegumen, in some species — also by the configuration of aedoeagus (but spikes are present in great amount), to *Lyela* only by the configuration of tegumen (valvae and aedoeagus configurations and ratio of uncus and subunci lengths are completely different).

The new genus apomorphies: configuration and size of uncus, structure of aedoeagus, posteriori apophyses reduction.

Определительная таблица родов Coenonymphina Палеарктики по гениталиям. Различия родов Coenonymphina Палеарктики сведены в определительную таблицу (без учета не исследованного таксона *Sinonympha*, схожего с *Coenonympha* s.str.).

- 1 (4) Ункус узкий, с округленной вершиной. Ветви субункуса в 2 и более раза короче ункуса. Вальва в основании широкая, не более чем в 3 раза меньше своей длины.
- 2 (3) Вальва короткая, треугольная, в основании примерно в 2 раза меньше длины, Эдеагус длиннее вальвы, относительно тонкий. Сигнумы короче половины длины бурсы..... *Triphysa*
- 3 (2) Вальва в основании треугольная с суженным удлинненным кукуллусом, в основании примерно в 3 раза меньше длины. Эдеагус короче вальвы, относительно толстый. Сигнумы длиннее половины длины бурсы..... *Lyela*

- 4 (1) Ункус или узкий , или расширенный с явно заостренной вершиной. Ветви субункуса менее чем в 2 раза (обычно примерно в 1,5 раза) короче ункуса. Вальва в основании узкая, в 4 и более раз меньше длины.....(сборная группа *Coenonympha* s.l.)
- 5 (6) Эдеагус значительно короче вальвы (примерно в 1,5 раза), на большей части длины покрыт мельчайшими шипиками. Ветви субункуса шарообразно расширены у основания. Ункус расширенный, заостренный, по длине почти равен тегумену и ветвям субункуса. Задние апофизы редуцированы*Disommata*, **gen. n.**
- 6 (5) Эдеагус либо почти равен по длине вальве, либо короче ее, но не более чем в 1,5 раза; шипики отсутствуют либо имеются в незначительном числе. Ветви субункуса почти не расширены у основания. Ункус минимум на 20 % длиннее тегумена. Задние апофизы выражены.
- 7 (8) Ункус широкий, заметно изогнутый с сильным утолщением в средней части, заостренный, лишь едва длиннее ветвей субункуса. Ветви субункуса в средней части сильно изогнутые. Эдеагус длинный (почти равен вальве), тонкий, относительно сильно изогнутый. Задние апофизы треугольные, слабо склеротизированные.....*Coenonympha* s.str.
- 8 (7) Ункус узкий, прямой или слегка изогнутый, с закругленной или заостренной вершиной, одинаковой толщины по всей длине или незначительно расширенный к основанию, минимум на 20 % длиннее ветвей субункуса. Ветви субункуса в средней части не изогнутые, изредка едва изогнутые. Эдеагус всегда короче вальвы минимум на 20 %, , чаще слабо изогнутый, реже почти цилиндрический. Задние апофизы на большей части длины очень узкие*Chortobius*

Identification key of palaearctic genera of Coenonymphina by genitalia. The genera differences in Coenonymphina of Palaearctic region are placed in this identification key (but unstudied taxon *Sinonympha* (which is close to *Coenonympha* s.str.) is not used there).

- 1 (4) Uncus confined with rounded apex. Subunci 2 or more times shorter than uncus. Valvae base wide, no more than 3 times less than its length.
- 2 (3) Valvae short, triangular, in its base approximately 2 times less than its length. Aedoeagus longer than valvae, thin. Signums shorter than half of the bursa length.....*Triphisa*
- 3 (2) Valvae base triangular with thin long cucullus, in its base approximately 3 times less than length. Aedoeagus shorter than valvae, wide. Signums longer than half of the bursa length.....*Lyela*
- 4 (1) Uncus confined or widened, apex peaked. Subunci less than 2 times (normally 1,5 times) shorter than uncus. Valvae base thin, 2 or more times less than its length(*Coenonympha* s.l. group of genera)
- 5 (6) Aedeagus much shorter than valva (approximately 1,5 times), equipped with very small cogs. Subunci spherically extended in its base. Uncus widened and peaked, in its length almost same as tegument and subunci. Subuncus branches are spherical in its base. Apophyses posteriori are reduced.....*Disommata*, **gen. n.**
- 6 (5) Aedeagus' size equal to valva or shorter than valva but no more than 1,5 times; cogs are absent or if present, cover its small part. Uncus at least 20 % longer than tegumen. Subuncus branches are almost not widened in its base. Apophyses posteriores are not reduced.
- 7 (8) Uncus wide, strongly curved, with thickening in middle part, peaked, slightly longer than subunci. Aedeagus long (almost equal valva), thin, curved. Subuncus branches are very curved in its middle part. Apophyses posteriori triangle, poorly sclerotized.....*Coenonympha* s.str.
- 8 (7) Uncus narrow, direct or slightly curved, with rounded or pointed apex, same thickness the entire length or a bit bigger in its base, at least 20 % longer than subunci. Subunci in its middle part are not curved, sometimes slightly curved. Aedeagus always at least 20 % shorter than valva, mostly slightly curved, sometimes almost cylindrical. Apophyses posteriori on its entire length are very thin.....*Chortobius*

Распространение. Единственный известный вид *Disommata nolckeni* (Erschoff, 1874), **comb. n.**, является эндемиком гор Средней Азии [Vozano, 2002; Корб, Большаков, 2011].

Этимология. Название происходит от латинских слов «dis» (роскошный, богатый, божественный) и «ommatida» (глазок): «роскошно-глазчатая»; отражает особенность внешности представителей рода: нижняя поверхность их крыльев несет красивые глазчатые пятна черного цвета с белыми центрами.

Систематический список видов подтрибы *Coenonymphina* Палеарктики

Род *Triphisa* Zeller, 1850

T. phryne (Pallas, 1771)

T. nervosa Motschulsky, 1866

Род *Coenonympha* Hübner, [1819]

C. oedippus (Fabricius, 1787)

?Род *Sinonympha* Lee, 1974 (статус требует уточнения; вероятно, подрод или синоним *Coenonympha*)
S. amoena Lee, 1974

Род *Lyela* Swinhoe, 1908

L. myops (Staudinger, 1881)

Род *Disommata*, gen.n.

D. nolckeni Erschoff, 1874, **comb. n.**

Род *Chortobius* [Dunning et Pickard], 1958, **stat. rest.**

Ch. pamphilus (Linnaeus, 1758)

Ch. thyraxis (Freyer, 1845), **comb.n.**

Ch. tullia (Müller, 1764), **comb. n.**

Ch. amaryllis (Stoll, 1782), **comb.n.**

Ch. rhodopensis Elwes, 1900, **comb.n.**

Ch. glycerion (Borkhausen, 1788)

Ch. iphioides Staudinger, 1870, **comb.n.**

Ch. mahometana Alpheraky, 1881, **comb.n.**

Ch. decolorata Wagner, 1913, **comb.n.** (статус таксона неясен: он известен лишь по 4 экземплярам типовой серии, неоднократно высказывалось предположение о том, что является гибридом *sunbecca* x *mahometana*)

Ch. sunbecca Eversmann, 1843, **comb.n.**

Ch. symphita Lederer, 1870, **comb.n.**

Ch. dorus (Esper, 1782)

Ch. vaucheri Blachier, 1905, **comb.n.**

Ch. corinna (Hübner, 1804)

Ch. hero (Linnaeus, 1761)

Ch. arcania (Linnaeus, 1761)

Ch. darwiniana Staudinger, 1871, **comb.n.** (статус таксона неясен: рассматривается и как подвид *Ch. arcania*, и как самостоятельный вид, и как гибрид *arcania* x *gardetta*)

Ch. gardetta (de Prunner, 1798)

Ch. orientalis (Rebel, 1910), **comb.n.**

Ch. arcanioides (Pierret, 1837), **comb.n.**

Ch. leander (Esper, 1784)

Ch. elbana Staudinger, 1901, **comb.n.**

Ch. fettigii (Oberthür, 1874), **comb.n.**

Ch. austauti (Oberthür, 1881), **comb.n.**

Ch. saadi Kollar, [1849], **comb.n.**

Ch. mangeri O.Bang-Haas, 1927, **comb.n.**

Ch. semenovi Alpheraky, 1887, **comb.n.**

Ch. sinica Alpheraky, 1888, **comb.n.**

Ch. mongolica Alpheraky, 1881, **comb.n.**

Благодарности. Авторы сердечно признательны Б.В. Страдомскому (Ростов-на-Дону, Институт аридных зон ЮНЦ РАН) за любезную помощь в проведении обсчета последовательностей ДНК палеарктических *Coenonymphina*, А.В. Свиридову (Зоологический музей МГУ) за предоставление возможности работать с материалами, хранящимися в курируемой им коллекции, В.В. Золотухину (Ульяновский государственный педагогический университет) за ряд ценных замечаний.

Литература

- Антонова Е.М. 1981. Типовые экземпляры *Lepidoptera*, хранящиеся в коллекциях Зоологического музея МГУ // Сб. тр. Зоол. муз. Моск. ун-та. Т. 19. С. 208–227.
- Ершов Н.Г. 1874. Чешуекрылые (*Lepidoptera*) // Изв. Имп. о-ва любит. естествозн., антропол. и этнографии. Т. 11, вып. 2. С. 1–128.
- Захарова Е.Ю. 2008. Фенотипическая изменчивость глазчатых пятен в природных популяциях *Coenonympha pamphilus* L. (*Lepidoptera*, *Satyridae*) // Энтотомол. обозр. Т. 87, вып. 4. С. 741–755.
- Захарова Е.Ю., Кулакова О.И., Татаринцев А.Г. 2006. Географическая изменчивость *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (*Lepidoptera*, *Satyridae*) на европейском северо-востоке России // Евразият. энтотомол. журнал. Т. 5, вып. 2. С. 165–172.

- Захарова Е.Ю., Чибиряк М.В., Рудоискатель П.В. 2006. Использование спектров изменчивости при анализе числа и размеров глазчатых пятен в крыловом рисунке *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) // Изв. Челябинского науч. центра. Вып. 34. С. 85–90.
- Корб С.К., Большаков Л.В. 2011. Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilioniformes) бывшего СССР. Издание второе, переработанное и дополненное // Эверсманния. Отд. вып. 2. Тула: Гриф и К. 124 с.
- Besold J., Huck S., Schmitt T. 2008. Allozyme polymorphisms in the small heath, *Coenonympha pamphilus*: recent ecological selection or old biogeographical signal? // Ann. Zool. Fennica. Vol. 45. P. 217–228.
- Bozano G.C. 2002. Guide to the butterflies of the palaearctic region. Satyrinae part III. Tribe Satyrini. Subtribes Melanargiina and Coenonymphina. Milano: Omnes Artes. 62 p.
- Cassel A., Tammaru T. 2003. Allozyme variability in central, peripheral and isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero*: Lepidoptera, Nymphalidae): Implications for conservation // Conservation Genetics. Vol. 4. P. 83–93.
- Davenport D. 1941. The butterflies of the satyrid genus *Coenonympha* // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. 87, N 4. P. 213–349, 10 pls.
- Gorbunov P.Yu. 2001. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). Ekaterinburg. 320 p.
- Hesselbarth G., van Oorschot H., Wagener S. 1995. Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder. Bocholt: Sigbert Wagener Verlag. 1354 S.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symp. Ser. 41. P. 95–98.
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // Journ. Mol. Evol. 16. P. 111–120.
- Kodandaramaiah U., Wahlberg N. 2009. Phylogeny and biogeography of *Coenonympha* butterflies (Nymphalidae: Satyrinae) — patterns of colonization in the Holarctic // Systematic Ent. Vol. 34. P. 315–323.
- Kodandaramaiah U., Peña C., Braby M., Grund R., Müller C. J., Nylin S., Wahlberg N. 2010. Phylogenetics of Coenonymphina (Nymphalidae: Satyrinae) and the problem of rooting rapid radiations // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 54. P. 386–394.
- Peña C., Wahlberg N., Weingartner E., Kodandaramaiah U., Nylin S., Freitas A.V., Brower A.V. 2006. Higher level phylogeny of Satyrinae butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based on DNA sequence data // Mol. Phylogenet. Evol. 40 (1). P. 29–49.
- Porter A.H., Schneider R.W., Price B.A. 1995. Wing pattern and allozyme relationships in the *Coenonympha arcania* group, emphasising the *C. gardetta-darwiniana* contact area at Bellwald, Switzerland (Lepidoptera, Satyridae) // Nota lepid. Vol. 17, No. 3/4. P. 155–174.
- Wiemers M. 1998. *Coenonympha darwiniana* — a hybrid taxon? New insights through allozyme electrophoresis (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) // XI. Congress of European Lepidopterology Malle (Belgium). Mem. Soc. r. belge Ent. T. 38. P. 41–69

Поступила в редакцию 28.06.2011, переработана 18.09.2011.

РЕЗЮМЕ. На основании изучения генитальных структур самцов и самок, а также молекулярно-генетического анализа по COI и EF1 α , дается краткий обзор структуры родов подтрибы Coenonymphina фауны Палеарктики с определительной таблицей. Подтверждается необоснованность трактовки рода *Coenonympha* «extra lato» (sensu Kodandaramaiah, Wahlberg, 2009) при внешнем положении морфологически обособленного рода *Triphysa* Zeller, 1850. В связи с парафилией кластера *Coenonympha* + *Lyela* поддерживается статус рода *Lyela* Swinhoe, 1908, а род *Coenonympha* Hübner, [1819] (s.l.) разделяется на 3 рода: *Coenonympha* (s.str.) (монотипичен, с типовым видом *Papilio geticus* Esper, 1794), *Disommata*, **gen.n.** (монотипичен, с типовым видом *Coenonympha nolckenii* Erschoff, 1874) и *Chortobius* [Dunning et Pickard], 1858, **stat. rest.** (остальные виды рода, с типовым видом *Papilio pamphilus* Linnaeus, 1758). Предполагается, что североамериканский вид *C. haydenii* (Edwards, 1872) и китайский *Sinonympha atoaena* Lee, 1974 могут относиться к номинативному или отдельным под родам рода *Coenonympha*. Библ. 19.