

## Виды-двойники как результат микроэволюции (на примере чешуекрылых)

Елена А. Артемьева

*Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова  
(г. Ульяновск); e-mail: hart5590@gmail.com; orcid: 0000-0001-5261-3421*

**ARTEMIEVA, E. Sibling species as a result of microevolution (a case study of Lepidoptera).** — This article is devoted to the problems of diagnosis and taxonomy of sibling species in Lepidoptera of different taxonomic groups. The most important advances in understanding the reality of species include: species are real and objectively exist; each species has specific spatial characteristics and its own biological time, which may not coincide with the physical one. The main criteria for the reality of a species include the following: a certain stability in space and time, isolation from the surrounding world, a certain opposition to the environment; material continuity over time; a certain degree of indivisibility; the presence of special, distinctive properties in relation to other similar systems; the presence of a certain number of degrees of freedom in relation to higher taxa; the presence of a given set of individuals of a lower order, a certain hierarchy of individuals; continuity in space and time. Through the construction of a natural system of phenotypes of the wing pattern, it is possible to build a system of groups of populations of a species and create a population taxonomy, while the phenotype should act as a reliable diagnostic feature of a specific population or groups of populations. In the landscape complex of Lepidoptera populations of a particular geographic region, as a rule, only one of the available forms is the most often found, which is also the most often collected and described as typical. All other forms are found in populations with a lower frequency, so they can be described as atypical, up to giving them the status of new species. This applies primarily to European populations of Lepidoptera, individuals of which were once accepted by taxonomists as typical and therefore received the status of nominative species and subspecies. Individuals from populations at the border of ranges, for example, from mountainous areas, are most often described as new taxa. Quite often, polytypical Lepidoptera species have a wide phenotypic diversity of the wing pattern, which makes rare forms in central populations often found in peripheral populations of the range. Therefore, the species of Lepidoptera should be considered in the light of a biological concept. Based on an integrated approach to studying the phenotypic variability of the wing pattern, it is possible to carry out taxonomic studies of Lepidoptera populations and the separation of sibling species.

*Памяти Юрия Павловича Некрутенко (1936–2010), Учителя и одного из непревзойденных знатоков лепидоптерофауны, работчика темы видов-двойников у чешуекрылых, уникального и неповторимого исследователя дневных бабочек, блестящего научного редактора, переводчика и художника, бескорыстного Рыцаря в Науке и великого Мастера.*

*В его душе найдем мы прихотливое сплетенье иронии, изящества и вдохновенья... Эпиграмма на Ю. П. Некрутенко*

## Введение

В результате сравнительно-морфологического анализа фенокомплекса крылового рисунка были установлены таксономические статусы групп популяций целого ряда политипических видов чешуекрылых из разных семейств и найдены отличительные признаки-маркеры многих видов-двойников.

Сопоставление спектров фенотипического разнообразия крылового рисунка позволило найти надежные отличительные признаки-маркеры двух близких видов *Argynnis* (Артемьева 1993). Так, *A. adippe* Rott. хорошо отличается от *A. niobe* L. следующими особенностями фенокомплекса крылового рисунка: субмаргинальные лунки с перламутровыми чешуйками; экстернальный элемент в ячейке  $M_2-M_3$  заднего крыла исчезает; маргинальный элемент в ячейке  $M_2-M_3$  заднего крыла исчезает; маргинальные и дискальные элементы с перламутровыми чешуйками; дискальные элементы задних крыльев теряют ржавый налет; дискальный штрих нерезкий, исчезающий; анальная ячейка с перламутровыми чешуйками; окраска фона нижней поверхности задних крыльев с золотистым оттенком.

В свою очередь крыловой рисунок *A. niobe* L. тоже имеет уникальный фенокомплекс: субмаргинальные лунки без перламутровых чешуек; экстернальные элементы задних крыльев с густым ржавым налетом; маргинальный элемент в ячейке  $M_2-M_3$  заднего крыла в виде точки; маргинальные элементы задних крыльев без перламутровых чешуек; дискальные элементы с рыжеватым налетом; постдискальные элементы без перламутровых чешуек; дискальный элемент с черной точкой; базальные элементы без перламутровых чешуек; анальная ячейка без перламутровых чешуек.

Установлено, что популяции голубокрылки алексиды *Glaucopsyche alexis* Poda (Lycaenidae) в ареале четко различаются фенотипической структурой крылового рисунка, что невозможно объяснить только влиянием факторов среды. С целью выяснения природы изменчивости крылового рисунка были исследованы выборки из различных областей ареала этого вида (Артемьева 1998).

Результаты морфологического анализа крылового рисунка и особенностей генитальных структур показали фенотипическую гетерогенность выборок *G. alexis* из популяций, обитающих в Карадаге (Крым), Среднем Поволжье, Юго-Западном Казахстане, на Алтае. К разделительным признакам таксонов-двойников относятся: угол при вершине и форма внешнего края передних крыльев; размеры, число и топография маргинальных глазков на нижней стороне крыльев; окраска и ширина окантовки верхней стороны крыльев; окраска базальной области нижней стороны задних крыльев; форма вальв, лопастей укуса и положение ветвей гнатоса.

Проведенные исследования фенотипической изменчивости крылового рисунка двух близких видов белянок *Pontia daplidice* (L., 1758) и *Pontia edusa* (Fabricius, 1777) на всем протяжении ареалов показывают, что эти виды-двойники довольно сложно разделять. Их ареалы охватывают Европу до

66 градуса северной широты, Северную Африку (Higgins & Riley 1970), Малую и Среднюю Азию, Сибирь, Забайкалье, Приамурье, Приморье, Сахалин (Некрутенко 1985; Коршунов & Горбунов 1995; Kudrna 2002). Эти виды имеют перекрывающиеся ареалы и встречаются совместно на большей части Палеарктики, в том числе Среднем Поволжье.

В исследованных выборках из популяций, обитающих в Южной Европе и Западной Азии, обнаруживаются оба эти генетически обособленные парапатрические виды, которые являются двойниками и достоверно различаются только по электрофоретическим признакам (Geiger & Scholl 1982; Geiger *et al.* 1988). Поэтому целесообразно исследовать популяции этих видов с помощью комплексного подхода для обнаружения видовых маркеров — фенотипов крылового рисунка, что может дать интереснейшие результаты (Некрутенко 1968, 1990; Wagener 1988). Так, в ультрафиолетовой части спектра становится видимым крыловой рисунок, который сильно различается у представителей рода *Gonepteryx* и при обычном освещении совершенно не заметен: хорошо различимы на верхней стороне передних крыльев темная краевая полоса, темная медиальная линия и светлая центральная область, а на верхней поверхности задних крыльев — контрастные темная краевая область и светлое центральное пятно. Данные выявленные признаки — надежные диагностические маркеры каждого из таксонов рода *Gonepteryx*, которые определяют уровень эволюции крылового рисунка данной группы, что было блестяще показано при их филогенетическом и зоогеографическом исследованиях (Некрутенко 1968). Это нашло отражение в обзоре исследований темы «вид» в Украине: «исследователем применена методика выявления криптического рисунка крыльев, видимого в ультрафиолете, что позволило провести ревизию таксономии и подготовить эйдологические разделы, в том числе «Обсуждение категорий видового и подвидового уровней». Ключевым признаком вида Юрий Павлович считал ареал. Исследователь работал на строго типологических принципах, что нашло продолжение во всех его трудах» (Загороднюк 2019: 21).



Рис. 1. В Лаборатории лепидоптерологии ЗИН РАН (Санкт-Петербург); верхний ряд: Сергей Синев, Светлана Барышникова (Сексяева), Екатерина Ставицкая, Владимир Кузнецов; нижний ряд: Александр Львовский, Михаил Козлов, Юрий Некрутенко, Эвелина Данциг. Из архива автора; автор фотографии — Петр Устюжанин, начало 80-х гг.

В результате анализа фенотипической структуры крылового рисунка в популяциях в ареале выделены признаки и их состояния — фенотипы, которые имеют определенную частоту встречаемости и маркируют собой три группы популяций, являющиеся смесью видов *P. daplidice*, *P. edusa* и *P. hybrida*. Примерно одна треть особей имеет промежуточные фенотипы крылового рисунка, сохраняющиеся на большей территории ареалов, и маркирует область гибридизации видов *P. daplidice* и *P. edusa*. Эти особи, вероятно, представляют гибридные популяции из перекрывающихся областей ареалов приведенных выше видов — Южная Европа, Западная Азия, Кавказ, Закавказье, Среднее и Нижнее Поволжье, Средний и Южный Урал, Алтай, Саяны, до Забайкалья, Казахстан и Средняя Азия. Гибридные популяции не являются самостоятельным видовым таксоном, однако характеризуются постоянством компонентов фенокompлекса крылового рисунка и частот встречаемости его фенотипов, а также имеют ряд особенностей строения вальв, эдеагусов и брюшных чешуек самцов. Гибридные популяции сохраняют морфологическое постоянство на всем протяжении зоны гибридизации.

С этой позиции становится понятной симпатрия исследуемых таксонов, которая имеет эколого-генетическую природу: *P. daplidice* — преимущественно степной вид, *P. edusa* — преимущественно лесной вид, а гибридные популяции освоили лесостепную зону, языками проникающую и в леса и в степи. Эти популяции более пластичные, перешедшие на питание не только крестоцветными, но и бобовыми, вслед за которыми распространились далеко на северо-восток. Высокий процент гибридов поддерживается постоянной эмиграцией в лесостепи особей *P. daplidice* и *P. edusa*.

Сезонная форма *f. bellidice* Ochs. наиболее близка к *P. daplidice* (закругленные на вершинах вальвы и правильной эллиптической формы брюшные чешуйки, лишенные зубчиков). Данная форма является результатом сезонного диморфизма, характерного для некоторых дневных чешуекрылых, например, *Araschnia levana* L. (Nymphalidae).

Виды-двойники *Pontia daplidice* и *P. edusa* хорошо различаются фенотипами вальв самцов (Reinhardt 1992). Выделяют 6 фенотипов в строении вальв по форме и пропорциям. В популяциях этих белянок, обитающих в областях перекрытия ареалов, наблюдается постоянное процентное соотношение форм: 70 % самцов *P. daplidice*, 50 % самок *P. daplidice* и 3 % самцов *P. edusa*, 5 % самок *P. edusa*. В некоторых популяциях фенотипическое соотношение меняется, но незначительно, — 54 % *P. daplidice* и 11 % *P. edusa*, что подтверждает проведенные исследования. Различия этих форм существуют на уровне энзимов (по данным электрофореза).

### **Виды-двойники как результат микроэволюции**

По ряду особенностей фенокompлекса крылового рисунка разделены ряд симпатрических видов толстоголовок (Hesperiidae) рода *Erynnis*: *E. popoviana* (Nordmann), *E. tages* (L.), *E. marloyi pathan* Evans, *E. m. max* Evans (Devyatkin 1996a–b).

Парусник *Zerynthia polyxena* D. et S. образует в Венецианских Предальпах особый подвид *Z. p. decastroi* (Sala & Bollino 1992). Ближайшие популяции из Северной Италии и Северо-Западной Югославии хорошо различаются по фенотипам крылового рисунка и имеют статус подвидов: *Z. p. padana*, *Z. demnosia*, *Z. p. aemiliae*.

Белянка *Pieris brassicae* L. имеет эндемичного двойника из Южной Европы *P. cheiranthi* Hbn., который обитает на эндемичном растении *Crambe strigosa* (Brassicaceae). В смежных областях ареала обычны гибридные популяции, где особи развиваются на *Brassica oleracea*. Виды различаются на уровне энзимов, по фенотипам крылового рисунка, размерами. Дифференциация происходит по кормовым объектам (Wiemers *et al.* 1992).

Виды-двойники *Apatura ilia* и *Apatura metis* (Nymphalidae) хорошо различаются только на уровне гениталий самцов (форма и пропорции вальв), у *A. metis* преобладают рыжие тона в окраске верхней стороны крыльев и меньшие размеры (Weidemann 1982; Slamka 1989), кроме того, существуют различия в экологии этих видов.

Сенница *Coenonympha arcania* (Satyridae) имеет несколько видов-двойников, при этом показано, что признаки крылового рисунка связаны с определенными аллозимами, по которым различаются данные виды (Porter *et al.* 1995). Аналогичная картина установлена и для *Hipparchia wyssii* (Satyridae) (Smith & Owen 1995). Некоторыми авторами *C. arcania* включается в комплекс видов *C. gardetta-arcania-darwiniana*, который после сравнительного морфологического анализа крылового рисунка удалось разделить на несколько самостоятельных таксонов. *C. arcania* — понтосредиземноморский вид, широко распространенный, обладающий достаточно высоким уровнем полиморфизма; *C. gardetta* — типично горный вид, образующий серию симпатрических подвидов. *C. g. gardetta* населяет весь альпийский регион, *C. g. darwiniana* — обитатель долин Центральных и Юго-Восточных Альп, *C. d. orientalis* встречается в пределах ареалов обеих предыдущих форм (Boillat 1990).

Комплекс *Plebeius pylaon* (Lycaenidae) включает несколько видов-двойников. Сравнительный анализ крылового рисунка показал, что данный комплекс содержит не только самостоятельные таксоны видового, но и родового ранга. Так, были выделены род *Maurus* на основе *P. vogelii*, ряд видов (*P. laewi*, *P. lucifera*, *P. evermanni*, *P. felicis*) отнесены к роду *Polyommatus*. При этом для *P. felicis* выделен подрод *Patricius*. В целом оказалось, что в состав комплекса *P. pylaon* входят 15 таксонов видового и подвидового ранга, распространенных в аридных и семиаридных горных областях Палеарктики (Северо-западная Африка, горы Атлас, Памир, Афганистан, Пакистан) (Balint & Lukhtanov 1990).

У видов-двойников пядениц *Casilda antophilaria* и *C. consecraria* есть четкие фенотипические отличия по крыловому рисунку (Raineri 1992). Существует несколько цветковых форм: *f. excaecaria*, *intermediaria*, *parallelaria* (*C. consecraria*); *f. rosearia*, *subrosearia* (*C. antophilaria*).

Существуют виды-двойники в роде *Palaeochrysophanus* (Lycaenidae), — *P. hippothoe* и *P. candens*, которые образуют ряд внутривидовых форм. При помощи филогеографических исследований удалось установить, что данные виды имеют перекрывающиеся ареалы: *P. hippothoe* обитает от Испании до Приморья, а *P. candens* встречается в Северном Иране, на Кавказе, в Турции и на Балканах. В областях перекрытия ареалов виды образуют ряд гибридов, которые описаны как исключительно кавказские подвиды: *P. h. eurydame* Hoff., *P. h. candissima* Pf., *P. c. pfeifferi* Beuret.

Род *Agrodiaetus* (Lycaenidae) имеет максимальное число видов-двойников, различающихся деталями строения рисунка и кариотипов, которые могут образовывать гибридные формы на пограничных участках ареалов (Kocak 1977; Forster 1960, 1961; Dantchenko 1994; Munguira *et al.* 1995).

Род *Celastrina* (Lycaenidae) богато представлен видами в Юго-Восточной Азии. На территории Приморья обитают два близких вида — *C. argiolus* L. и *C. sachalinensis* Esaki. Там же был обнаружен и описан симпатрический вид-двойник — *C. phellodendroni* Omelko, который отличается от *C. argiolus* по биологии и признакам крылового рисунка и особенностям строения гениталий (Омелько & Омелько 1987). *C. phellodendroni* по окраске крыльев занимает промежуточное положение между *C. sugitanii* Mats. и *C. argiolus* L. По строению гениталий очень близок к *C. argiolus* L., отличаясь небольшим прямоугольным выступом на нижнем крае вальвы, строением вершины эдегуса, некоторыми деталями строения гениталий самки. В данном случае, видимо, особенности полифазии *C. argiolus* выступают как фактор дивергенции вида. Существует ряд устойчивых изолирующих механизмов, препятствующих встрече этих видов в областях совместного обитания: смещение видов в более узкие станции, несовпадающая по времени дневная активность бабочек, приуроченность к разным ярусам леса. В репродуктивной изоляции видов определенную роль играют сжатые сроки лета *C. phellodendroni*.

Происхождение *C. phellodendroni*, возможно, было связано с дивергенцией лесных популяций *C. argiolus*, трофически связанных в прошлом с бархатом амурским. Прототипом таких лесов могли быть обедненные бобовыми (особенно весной) долинными кедрово-широколиственными и ясеневыми лесами, в которых плотность *C. phellodendroni* самая высокая. В дальнейшем в результате узкой специализации к этому растению (стабильная окраска гусениц, питание преимущественно листьями) новый вид оказался более конкурентноспособным и вытеснил с него *C. argiolus*. Одна генерация в развитии *C. phellodendroni*, вероятно, была обусловлена как питанием молодыми развивающимися листьями бархата амурского, так и конкуренцией со стороны *C. argiolus*.

Виды рода *Zephyrus* (Theclinae, Lycaenidae) наиболее разнообразны в Восточной Азии. В географическом отношении виды этого рода заслуживают большого внимания, так же как и виды родов *Colias* (Pieridae), *Oeneis*, *Erebia* (Satyridae), *Brenthis* (Nymphalidae) (Куренцов 1970). Среди восточноазиатских *Zephyrus* встречается ряд гомогенных видов, поэтому филогеографиче-

ское изучение этих групп даст много нового в понимании процессов формообразования и видообразования в роде *Zephyrus*.

### **Критерии реальности вида в современной таксономии**

В настоящее время известно более 16 точек зрения на критерии реальности в таксономии (Афанасьев 1986). К наиболее важным достижениям в понимании реальности видов относятся: виды реальны, объективно существуют; каждый вид обладает конкретными пространственными характеристиками и собственным биологическим временем, которое может не совпадать с физическим.

Вид есть пространственно-временная, морфологическая, функциональная, динамическая и генетическая система, непрерывно взаимодействующая с внешней средой. Вид представляет собой многоуровневую, иерархичную систему, состоящую из отдельных популяций (в конечном счете, из особей). Можно выделить следующие уровни целостности вида (терминология дана по Берталанфи, с небольшими изменениями):

- разделительный (определяется ассортативным скрещиванием особей в популяциях);
- пространственный (определяется взаимным пространственным положением популяций относительно друг друга, формированием специфического популяционного рисунка вида на территории ареала);
- генетический (определяется уникальностью генома каждой популяции вида, вытекающей отсюда причинной зависимостью, — степенью гибридизации, — отдельных популяций по отношению друг к другу);
- морфологический (определяется фенотипами разного масштаба, от внутривидовых до межвидовых);
- физиологический (определяется метаболическими процессами сначала на уровне особей, затем на уровне популяций и групп популяций);
- сегрегационный (определяется процессами эмбриогенеза и онтогенеза сначала на уровне особей, затем на уровне популяций и групп популяций);
- интеграционный (определяется степенью взаимодействия между собой популяций и ареальных групп популяций).

К основным критериям реальности вида можно отнести следующие: определенная устойчивость в пространстве и времени, обособленность от окружающего мира, известная противопоставленность среде; материальная преемственность во времени; определенная степень неделимости; наличие особых, отличительных свойств по отношению к другим подобным системам; наличие определенного числа степеней свободы по отношению к вышестоящим таксонам; наличие в составе данной совокупности индивидуально-стей низшего порядка, определенной иерархии индивидуальностей; континуальность в пространстве и времени. Существует несколько точек зрения на проблему реальности видов в природе (Афанасьев 1986).

1. Вид как категория систематики есть умозрительная абстракция, реально не существует, реальны только индивиды (Ф. Лейман, Г. Дильс, П. Самуэльсон, Р. Веттштейн).
2. Вид есть идея Платона, морфологическое описание вида есть более или менее адекватное определение этой идеи (Т. Реган, Дж. Симпсон, Г. Гильмар).
3. Вид есть только таксономическое понятие. Реальна лишь популяция, так как ее генетическая целостность и специфичность выражены гораздо отчетливее вида, и она является единицей эволюционного процесса. Основной объект изучения биологии — особи. Из целостности особей вытекает разнокачественность и разноплановость популяций и видов (П. Эрлих, Р. Хольм).
4. Биологическая концепция вида основана на репродуктивной изоляции в природных условиях. Целостность вида поддерживается постоянным обменом генами (Э. Майр).
5. Морфологическая концепция вида предполагает, что основным видовым критерием является хиатус в изменчивости полигенных фенотипических признаков, позволяющий отличить внутривидовые формы от видов. Целостность вида поддерживается стабилизирующим отбором, направленным на сохранение устойчивости онтогенеза особей и популяций.
6. Вид характеризуется определенными численностью, типом организации, воспроизведением, дискретностью, экологией, географией, многообразием форм, устойчивостью, историзмом, целостностью (К. М. Завадский).
7. Вид характеризуется общими морфологическими, биохимическими, географическими, экологическими, физиологическими признаками (М. М. Сетров).
8. Вид характеризуется таксономической системностью и целостностью. Реальны таксономические единицы подсистем вида. Они являются формой его существования и ступеньками возникновения нового вида (И. А. Шаталкин).

### **Фенотипический критерий вида на основе комплексного подхода**

Построив естественную систему фенотипов крылового рисунка, мы подходим вплотную к построению системы групп популяций вида и созданию популяционной таксономии. При этом фенотип должен выступать в качестве надежной диагностической характеристики конкретной популяции или групп популяций. Система фенотипов крылового рисунка может быть основана на многообразии выборок и музейных коллекций, на сравнительном материале и представлять собой каталоги фенотипов как отдельных популяций, так и групп популяций (Артемьева 1997, 2003; Артемьева & Воронов 2016).



В ландшафтном комплексе популяций чешуекрылых того или иного географического региона наиболее часто встречается, как правило, только одна из имеющихся форм, которую чаще всего собирают и описывают как типичную. Все остальные формы встречаются в популяциях с меньшей частотой, поэтому они могут описываться как нетипичные, вплоть до придания им статуса новых видов. Это относится прежде всего к европейским популяциям чешуекрылых, особи из которых были приняты в свое время систематиками как типичные и получившие поэтому статус номинативных видов и подвидов. Особи из популяций на границе ареалов, например, из горных районов, чаще всего описываются как новые таксоны. Очень часто политипические виды чешуекрылых обладают широким фенотипическим разнообразием крылового рисунка, что делает редкие формы в центральных популяциях часто встречаемыми в периферических популяциях в ареале. Так, в популяциях *P. icarus* встречаются фенотипы крылового рисунка в определенных соотношениях на территории ареала.

Поэтому виды чешуекрылых следует рассматривать в свете биологической концепции, а не типологической, как это принято, к сожалению, до сих пор в таксономии чешуекрылых. Согласно биологической концепции вид рассматривается как группа скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированных от других таких же групп (Майр 1968). Все фенотипическое разнообразие крылового рисунка чешуекрылых в разной степени сформировано отбором и дрейфом генов, изоляцией, что показано на *Plebeius actus*-группе (Goodpasture 1973) и *Philotes*-группе (Shields 1977).

Аналогичное явление показано и на филогеографии окраски оперения желтой трясогузки *Motacilla flava* на территории Беларуси: южные и северные популяции характеризуются клинальной изменчивостью окраски и принадлежат к различным подвидам, — *M. f. flava* на юге, на севере происходит смешение с *M. f. thunbergi* (Гричик 1990).

Таким образом, на основе комплексного подхода изучения фенотипической изменчивости крылового рисунка возможно проведение таксономических исследований популяций чешуекрылых и разделение видов-двойников.

## Благодарности

Исследование проведено при поддержке РФФИ: проект № 18-44-730002/19.

## Литература

- Артемьева, Е. А. 1997. Голубянка *Agrodiaetus ripartii* (Freyer, 1830) (Lepidoptera, Lycaenidae) из Среднего Поволжья. *Русский энтомологический журнал*, 6 (1–2): 127–128.
- Артемьева, Е. А. 1998. Изменчивость крылового рисунка голубокрылки алексиды *Glaucopsyche alexis* (Poda) (Lepidoptera, Lycaenidae). *Проблемы энтомологии в России. Том 1*. Сб. науч. тр. РАН. С.-Петербург, 24.
- Артемьева, Е. А. 1993. Изменчивость признаков крылового рисунка некоторых видов *Rhoparloeusa* в Карпатах и Закарпатье. *Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона*. Міжнар. конф. (Ужгород, 13–16 вересня 1993). Ужгородський університет, Ужгород, 157–158.

- Артемьева, Е. А. 2003. *Крыловой рисунок чешуекрылых: микро- и макроэволюция*. Ульяновский ГПУ, Ульяновск, 1–95.
- Артемьева, Е. А., Л. Н. Воронов. 2016. *Теория эволюции и эволюционная экология с основами концепций современного естествознания, истории науки и палеонтологического краеведения: Учебник для студентов биологических специальностей*; Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова. Корпорация технология продвижения, Ульяновск, 1–427.
- Афанасьев, В. Г. 1986. *Мир живого: системность, эволюция и управление*. Изд-во политической литературы, Москва, 1–334.
- Гричик, В. В. 1990. Географическая изменчивость и таксономическая принадлежность популяций желтой трясогузки (*Motacilla flava* L.) Белоруссии. *Вестник Белорусского гос. университета*, 2 (2): 26–29.
- Загороднюк, І. В. 2019. Концепції виду в біології: розвиток ідей в Україні. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 46–47: 7–36.
- Коршунов, Ю. П. 1995. *Дневные бабочки азиатской части России: Справочник*. Изд-во Урал. унта, Екатеринбург, 1–202.
- Куренцов, А. И. 1970. *Булавоусые чешуекрылые Дальнего Востока СССР (Определитель)*. Наука, Ленинград, 1–163.
- Майр, Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. Мир, Москва, 1–336.
- Некрутенко, Ю. П. 1968. *Филогения и географическое распространение рода Gonerpteryx (Lepidoptera, Pieridae)*. Наукова думка, Киев, 1–148.
- Некрутенко, Ю. П. 1985. *Булавоусые чешуекрылые Крыма*. Наукова думка, Киев, 1–152.
- Некрутенко, Ю. П. 1990. *Дневные бабочки Кавказа: Определитель*. Наукова думка, Киев, 1–216.
- Омелько, М. М. 1987. *Celastrina phellodendroni* sp. n. — новый вид-двойник *Celastrina argiolus* L. (Lepidoptera, Lycaenidae) из Южного Приморья. *Чешуекрылые Дальнего Востока СССР*. Владивосток, 116–122.
- Boillat, H. 1990. *Coenonympha (superspecies gardetta) orientalis rebel* Mise au point taxinomique (Lepidoptera: Satyridae, Satyrinae). *Alexanor*, 16 (7): 395–412.
- Balint, Z., V. A. Lukhtanov. 1990. *Plebejus (Plebejides) pylaon* (Fischer von Waldheim, 1832) s. str. et ses sous-especies (Lepidoptera: Lycaenidae). *Linnaea belgica*, 12 (7): 274–292.
- Dantchenko, A. V. 1994. New taxa of the genus *Polyommatus* Latreille, 1804 from Tadzhikistan. *Atalanta*, 25 (1–2): 203–206.
- Devyatkin, A. L. 1996a. New Hesperidae from North Vietnam, with the description of a new genus (Lepidoptera, Rhopalocera). *Atalanta*, 27 (3–4): 595–604.
- Devyatkin, A. L. 1996b. Taxonomic notes on the genus *Erynnis* Schrank, 1801 (Lepidoptera, Hesperidae). *Atalanta*, 27 (3–4): 605–614.
- Forster Von, W. 1960. Bausteine zur Kenntnis der Gattung *Agrodiaetus* Scudd. (Lepidoptera, Lycaenidae) II. *Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gessellschaft*, 45: 105–116.
- Forster Von, W. 1961. Bausteine zur Kenntnis der Gattung *Agrodiaetus* Scudd. (Lepidoptera, Lycaenidae) II. *Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gessellschaft*, 46: 8–13, 38–47, 74–79, 88–94, 110–141.
- Geiger, H., H. Descimon, A. Scholl. 1988. Evidence for speciation within nominal *Pontia daplidice* (Linnaeus, 1758) in Southern Europe (Lepidoptera, Pieridae). *Nota lepidoptera*, 11: 7–20.
- Geiger, H., A. Scoll. 1982. *Pontia daplidice* in Sudeuropa — eine Gruppe von zwei Arten. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 5: 109–114.
- Goodpasture, C. 1973. Biology and systematics of the *Plebejus (Icaricia) acton* group (Lepidoptera: Lycaenidae). I. Review of the group. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 46: 468–485.
- Higgins, L. G., N. D. Riley. 1970. *Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas*. Paul Parey, Hamburg, Berlin, 1–378.
- Kocak, A. O. 1977. Studies on the family Lycaenidae (Lepidoptera). *Atalanta*, 8 (1): 41–62.
- Kudrna, O. 2002. The Distribution Atlas of European Butterflies. *Oedippus*, 20: 102–104.
- Munguira, M. L., J. Martin, M. Perez-Valiente. 1995. Karyology and distribution as tools in the taxonomy of Iberian *Agrodiaetus* butterflies (Lycaenidae). *Nota Lepidoptera*, 17 (3–4): 125–140.

- Porter, A. H., R. W. Schneider, A. Pric Brad. 1995. Wing pattern and allozyme relationships in the *Coonympha arcania* group, emphasising the *C. gardetta-darwiniana* contact area at Bellwald, Switzerland (Lepidoptera, Satyridae). *Nota Lepidoptera*, **17** (3–4): 155–174.
- Raineri, V. 1992. Some considerations about *Casilda anthophilaria* (Hubner, 1813) and *C. consecraria* (Staudinger, 1871) (Lepidoptera, Geometridae). *Atalanta*, **23** (3–4): 619–622.
- Reinhardt, R. 1992. Zum Vorkommen und zur Verbreitung des Resedaweisslings speziell in Deutschland und im angrenzenden Europa. *Atalanta*, **23** (3–4): 455–479.
- Sala, G., M. Bollino. 1992. *Zerynthia polyxena* Denis & Schiffermuller from Venetian Prealps: a new subspecies (Lepidoptera: Papilionidae). *Atalanta*, **23** (3–4): 449–454.
- Shields, O. 1977. Studies on North American Philotes (Lycaenidae). V. Taxonomic and biological, notes continued. *The Journal of Research on the Lepidoptera*, **16**: 1–67.
- Slamka, F. 1989. *Apatura ilia* (Dennis et Schiffermuller, 1775) and *Apatura metis* (Freyer, 1829) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Biologia*, **44**: 601–604.
- Smith, D. A. S., Owen F. D. 1995. Inter-island variation in the butterfly *Hipparchia* (*Pseudotergumia*) *wyssii* (Christ, 1889) (Lepidoptera, Satyridae) in the Canary Islands. *Nota Lepidoptera*, **17** (3–4): 175–200.
- Wagener, S. 1988. What are the valid names for the two genetically different taxa currently included within *Pontia daplidice* (Linneus, 1758)? (Lepidoptera: Pieridae). *Nota lepidoptera*, **11**: 21–38.
- Weidemann, H. J. 1982. Bemerkungen zu Lebensraum und Lebensweise des “Donauschillerfalters” *Apatura metis* und seiner Praimaginalstadien (Lepidoptera: Nymphalidae). *Entomologische Zeitung*, **92**: 259–262, 265–274, 281–289, 297–309.
- Wiemers, M. 1992. *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) auf Lanzarote — Erstnachweis für die Kanarischen Inseln. *Atalanta*, **23** (1–2): 103–106.

## Резюме

**АРТЕМ'ЄВА, Є. Види-двійники як результат мікроеволюції (на прикладі лускокрилих).** — Розглянуто проблемами діагностики і таксономії видів-двійників у лускокрилих різних систематичних груп. Серед важливих досягнень в розумінні реальності видів — види реальні, об'єктивно існують; кожен вид має конкретні просторові характеристики і власний біологічний час, який може не збігатися з фізичним. До основних критеріїв реальності виду можна віднести такі: певна стійкість в просторі й часі, відособленість від навколишнього світу, певне протиставлення середовищу; матеріальна спадкоємність у часі; певна ступінь неподільності; наявність особливих, відмінних властивостей по відношенню до інших подібних систем; наявність певного числа ступенів свободи по відношенню до вищих таксонів; наявність у їхньому складі індивідуальностей нижчого порядку, певної ієрархії індивідуальностей; континуальність у просторі й часі. Через побудову природної системи фенотипів крилового малюнка можлива побудова системи груп популяцій виду та створення популяційної таксономії, при цьому фенотип повинен виступати в якості надійної діагностичної характеристики конкретної популяції або груп популяцій. У ландшафтному комплексі популяцій лускокрилих того чи іншого географічного регіону найбільш часто зустрічається, як правило, тільки одна з наявних форм, яку найчастіше збирають і описують як типову. Всі інші форми зустрічаються в популяціях з меншою частотою, тому вони можуть описуватися як нетипові, аж до надання їм статусу нових видів. Це стосується, перш за все, європейських популяцій лускокрилих, особини з яких прийняті в свій час систематиками як типові і тому отримали статус номінативних видів і підвидів. Особини з популяції на межах ареалів, наприклад, з гірських районів, найчастіше описуються як нові таксоми. Дуже часто політипні види лускокрилих мають широку фенотипову різноманітність крилового малюнка, що робить рідкісні для центральних популяцій форми такими, що часто зустрічаються у периферійних популяціях. Тому види лускокрилих слід розглядати в світлі біологічної концепції. На основі вивчення фенотипової мінливості крилового малюнка можливе проведення таксономічних досліджень популяцій лускокрилих і розрізнення видів-двійників.