

Кладогенез чешуекрылых подсемейства *Arctiinae* (*Lepidoptera*, *Arctiidae*). Построение модели кладогенеза трибы *Callimorphini* методом SYNAP

Cladogenesis of tiger-moths of the subfamily *Arctiinae*: development of a cladogenetic model of the tribe *Callimorphini* (*Lepidoptera*, *Arctiidae*) by the SYNAP method

В.В. Дубатовол
V.V. Dubatolov

Сибирский зоологический музей, Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия.
E-mail: vvdubat@online.nsk.su.

Siberian Zoological Museum, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Frunze str. 11,
Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: медведицы, кладистический анализ, *Callimorphini*, *Arctiinae*, *Arctiidae*, *Lepidoptera*.

Key words: tiger-moths, cladistic analysis, *Callimorphini*, *Arctiinae*, *Lepidoptera*.

Резюме. В первой части работы даётся критический обзор систем подсемейства *Arctiinae* за период от работы Кирби [Kirby, 1892] до публикаций Дубатовола [1990в, 1996]. Вторая часть посвящена построению модели кладогенеза примитивной трибы *Callimorphini* методом SYNAP. При этом для 22 таксонов родового ранга трибы *Callimorphini* и 1 таксона родовой группы близкой трибы *Nyctemerini* было взято 39 признаков внешнего строения тела, строения гениталий самцов и самок, а также типа рисунка крыльев, для которых удалось выявить эволюционное направление от плезиоморфного состояния к апоморфному. Исследованные роды сформировали 5 самостоятельных групп: 1) с лентовидными сигналами на бурсе (группа родов, близких к *Callimorpha*, а также *Haploa*, *Kishidaria*, *Nikaea*, *Calpenia*, *Sebastia*), 2) с более или менее гипертрофированным тимпанальным аппаратом (группа родов области Древнего Средиземья: *Axiopoena*, *Carcinopyga*, *Cymbalophora*), 3) с уменьшенными глазами, укороченным хоботком, длинным опушением на голове, коротким кукуллюсом и брахиолой, слитой с вальвой (*Dodia*, *Tyria*, *Lacydes*, *Coscinia*, *Epimydia*, *Spiris*), 4) крайне обособленный род *Tinoliodes* с Зондских островов и Филиппин, обладающий большим набором синапоморфий, 5) родственные группы *Uiethesia* и подрод *Orphanos* рода *Nyctemera*; эти роды обладают двумя синапоморфиями — наличием очень сходных ункальных придатков и узкотреугольного выступающего саккуса, хотя эти признаки характерны не для всех *Nyctemerini*. Проведено сравнение полученной схемы с кладограммой, построенной М. Да Костой [Da Costa, 2005].

Abstract. A critical review of the *Arctiinae* systems from Kirby (1892) to Dubatolov (1990a, 1996) is followed by the construction of a cladogenetic model of the primitive tribe *Callimorphini* by the SYNAP method. For this purpose, 39 characters of body, male and female genitalia, and wing pattern were taken, from which it was revealed that there was a change in direction from a plesiomorphic to an

apomorphic condition. 22 genera and subgenera were taken from the tribe *Callimorphini* and one from *Nyctemerini*. This set forms five different clades: 1) with band-like signi on bursa (genera related to *Callimorpha*, as well as *Haploa*, *Kishidaria*, *Nikaea*, *Calpenia*, *Sebastia*), 2) with more or less hypertrophied tympanum (group of ancient Mediterranean genera: *Axiopoena*, *Carcinopyga*, *Cymbalophora*), 3) with reduced eyes, short proboscis, long head hairs, short cucullus and brachiola which is broadly fused with the valva (*Dodia*, *Tyria*, *Lacydes*, *Coscinia*, *Epimydia*, *Spiris*), 4) very special genus *Tinoliodes* from Sundaland with a large number of synapomorphies, 5) related genus *Uiethesia* and subgenus *Orphanos* of the genus *Nyctemera*; these groups divide into two synapomorphic characters: a presence of nearly identical uncal processes and narrowly triangular saccus; nevertheless, these two characters are not common for all *Nyctemerini*. A comparative analysis of the derived cladogram and those by M. da Costa (2005) is provided.

Построение моделей филогенеза является завершающей и наиболее сложной частью разработки таксономических систем животных. Чаще всего для этого используется метод кладистического анализа, претерпевший за время своего существования немало модификаций и усовершенствований. Настоящая работа представляет собой попытку использования одной из последних таких модификаций для разработки системы и кладогенеза одной из триб подсемейства *Arctiinae* — *Callimorphini*.

Обзор систем *Arctiidae*

Семейство *Arctiidae* впервые было выделено из ночных чешуекрылых как группа *Arctides* Leach, [1815] [Watson et al., 1980]. В течение XIX века были предложены и два других основных подсемейства этого семейства — *Lithosiinae* Stephens,

1829 и Pericorinae Walker, 1869 (в качестве самостоятельного семейства Pericoridae) [Watson et al., 1980]. В конце XIX века бабочек, относящихся в настоящее время к подсемейству Arctiinae, У. Кирби [Kirby, 1892] рассматривал в трёх отдельных семействах — Nuctemeridae, частично в Lithosiidae (роды *Coscinia* Hübner, [1819], *Utetheisa* Hübner, [1819], *Argina* Hübner, [1819], *Tatargina* Butler, 1877, *Hipocrita* Hübner, [1806] (= *Tyria* Hübner, [1819] и *Dodia* Dyar, 1901 в современном смысле), *Eubaphe* Hübner, 1823) и в Arctiidae. В последнее семейство он включил шесть подсемейств: Charideinae, Stenuchinae (оба ныне считаются представителями одного подсемейства — Stenuchinae), Pericorinae, Phaegopterinae, Spilosomatinae, Arctiinae. В несколько более узком виде (две группы в семействе Arctiidae: Arctiinae и Lithosiinae, включая Nolinae, только без Pericorinae), эта система была принята Г. Хэмпсоном [Hampson, 1898–1920], сделавшим первый обзор семейства всей мировой фауны на морфологическом уровне.

Более дробную систему предложил А. Зейтц [Seitz, 1910], выделив для палеарктической фауны медведиц 6 подсемейств — Arctiinae, Callimorphinae, Micrarctiinae, Nuctemerinae, Spilosominae, Lithosiinae и Nolinae; среди внепалеарктических медведиц он признавал ещё два американских подсемейства Pericorinae и Phaegopterinae. Родовой объём этих подсемейств (кроме Nolinae, позднее перенесённых в Noctuidae, и Lithosiinae, не рассматриваемых здесь) представлен в табл. 1. Позднее, для ориентальной фауны У. Ротшильд [Rothschild, 1914] объединил Spilosominae, Arctiinae s.str. и Micrarctiinae в одно подсемейство Arctiinae из-за подавляющего преобладания спилосомовидных бабочек в этой зоогеографической области, добавив ещё одно эндемичное подсемейство Hupsinae. Однако при рассмотрении лепидоптерофауны Нового Света в следующем томе этой же монографии А. Зейтц [Seitz, 1919–1924; Hering, 1925] снова принял первоначальную систему с добавлением эндемичных подсемейств Phaegopterinae и Pericorinae.

В несколько более сокращённом виде эта система была принята в выпусках «Lepidopterorum Catalogus», издававшихся В. Юнком, подготовленных Э. Штрандом [Strand, 1919] и Ф. Бриком [Bryk, 1937], когда подсемейства Arctiinae s. str., Micrarctiinae и Spilosominae были объединены в одно подсемейство Arctiinae.

Лепидоптерологи, изучающие фауну Северной и Южной Америки, традиционно придерживаются значительно более генерализованной системы, в которой Pericorinae рассматриваются в качестве самостоятельного подсемейства, а Phaegopterini — в качестве трибы подсемейства Arctiinae (наряду с Callimorphini и Utetheisini); самостоятельным всегда признавалось также подсемейство Lithosiinae [Franclemont, 1983].

Ещё одно подсемейство, Rhodogastrinae, было выделено С. Кирьяковым [Kiriaikoff, 1950]; его представители обитают в Афротропике и в Ориентальной области близ юго-восточной границы Палеарктики. К сожалению, название подсемейства было основано на неверном родовом названии *Rhodogastrina* Hübner, [1819], типовой вид которого С. Кирьяков принимал ошибочно. В настоящее время род, для которого было выделено это подсемейство, называется *Amerila* Walker, 1855 [Watson et al., 1980; Häuser, 1993; Goodger, Watson, 1995].

Японские энтомологи придерживались выделения в фауне медведиц своего региона только двух подсемейств, Arctiinae и Nuctemerinae, в дополнение к Lithosiinae [Inoue, 1961, 1982]. В середине 80-х годов XX века Н. Кода [Kôda, 1987–1988] предпринял попытку разработать систему медведиц подсемейства Arctiinae (включая каллиморфин) палеарктической и, частично, ориентальной фаун. Тем не менее, он не стал устанавливать трибы, но выделил несколько родовых групп: *Amerila*, *Utetheisa*, *Callimorpha*, *Arctia*, *Rhyarioides*, *Spilarctia* (табл. 2). Из-за недостаточного количества исследованного материала Н. Кода не смог распределить по этим группам основное родовое разнообразие медведиц Палеарктики и Ориентальной области.

Таблица 1. Родовой состав подсемейств медведиц по А. Зейтцу [Seitz, 1910].

Table 1. Generic content of the tiger moth subfamilies by A. Seitz [1910].

Micrarctiinae	Spilosominae	Arctiinae ¹⁾	Callimorphinae	Nuctemerinae
<i>Coscinia</i> Hübner, [1819], <i>Utetheisa</i> Hübner, [1819], <i>Argina</i> Hübner, [1819], <i>Epimydia</i> Staudinger, 1892, <i>Tancrea</i> Püngeler, 1898, <i>Ocnogyna</i> Lederer, 1853, <i>Cletis</i> auct. (= <i>Chelis</i> Rambur, 1866), <i>Trichosoma</i> Rambur, 1832, <i>Phragmatobia</i> Stephens, 1828, <i>Eucharia</i> Hübner, [1820] (<i>E. casta</i> (Esper, 1784)), <i>Euprepia</i> Hübner, [1819], <i>Parasemia</i> Hübner, [1820], <i>Orodemnias</i> Wallengren, 1885, <i>Oroncus</i> Seitz, 1910, <i>Micrarctia</i> Seitz, 1910.	<i>Spilarctia</i> Butler, 1875, <i>Spilosoma</i> Curtis, 1825, <i>Alphaea</i> Walker, 1855, <i>Lacydes</i> Walker, 1855, <i>Aloa</i> Walker, 1855, <i>Phissama</i> Moore, [1860], <i>Cretonotus</i> Hübner, [1819], <i>Areas</i> Walker, 1855, <i>Arctinia</i> Eichwald, 1830 (<i>A. caesarea</i> Goeze, 1781), <i>Diaphora</i> Stephens, 1827	<i>Rhyaria</i> Hübner, [1820], <i>Rhyarioides</i> Butler, 1877, <i>Diacrisia</i> Hübner, [1819], <i>Hyphoraia</i> Hübner, [1820], <i>Pericallia</i> Hübner, [1820], <i>Axiopoena</i> Ménétrés, 1842, <i>Carcinopyga</i> C. et R.Felder, 1874, <i>Gonerda</i> Moore, 1879, <i>Preparctia</i> Hampson, 1901, <i>Arctia</i> Schrank, 1802	<i>Nicaea</i> auct., <i>Callimorpha</i> Latreille, 1809	<i>Hipocrita</i> Hübner, [1806] (<i>H. jacobaeae</i> (Linnaeus, 1758)), <i>Hyalocoa</i> Hampson, 1901, <i>Hyperborea</i> Grun-Grshimailo, [1900], <i>Nyctemera</i> Hübner, [1820]

Примечания. 1) Не указаны роды *Pseudosterrha* Warren, 1888 из Axiidae, *Kerala* Moore, 1881 и *Camptoloma* C. et R.Felder, 1874 из Noctuidae, ошибочно отнесенные к Arctiidae.

Remarks. 1) Some genera, mistakenly recorded in Arctiidae, such as *Pseudosterrha* Warren, 1888 (Axiidae), *Kerala* Moore, 1881, and *Camptoloma* C. et R.Felder, 1874 (Noctuidae), not cited.

Таблица 2. Родовой состав групп родов медведиц по Н. Кода [Kôda, 1987-1988].
Table 2. Content of the generic groups by N. Kôda [1987-1988].

Группа родов <i>Amerila</i>	Группа родов <i>Utetheisa</i>	Группа родов <i>Callimorpha</i>	Группа родов <i>Arctia</i>	Группа родов <i>Rhyparioides</i>	Группа родов <i>Spilarctia</i>
<i>Amerila</i> Walker, 1855	<i>Utetheisa</i> Hübner, [1819]	<i>Lacydes</i> Walker, 1855, <i>Nikaea</i> Moore, 1879, <i>Cymbalophora</i> Rambur, 1866, <i>Calpenia</i> Moore, 1872 ¹⁾ , <i>Callimorpha</i> Latreille, 1809, <i>Aglaomorpha</i> Kôda, 1987	<i>Eucharia</i> Hübner, [1820], <i>Hyphoraia</i> Hübner, [1820], <i>Parasemia</i> Hübner, [1820], <i>Arctia</i> Schrank, 1802, <i>Epicallia</i> Hübner, 1820, <i>Pericallia</i> Hübner, [1820]	<i>Grammia</i> Rambur, 1866, <i>Chelis</i> Rambur, 1866, <i>Hyperborea</i> Grum-Grshimailo, [1900] ²⁾ , <i>Diacrisia</i> Hübner, [1819], <i>Rhyparia</i> Hübner, [1820], <i>Rhyparioides</i> Butler, 1877	<i>Artimelia</i> Rambur, 1866, <i>Micrarctia</i> Seitz, 1910 ³⁾ , <i>Nannoarctia</i> Kôda, 1988, <i>Diaphora</i> Stephens, 1827, <i>Epatolmis</i> Butler, 1877, <i>Phragmatobia</i> Stephens, 1828, <i>Thanatarctia</i> Butler, 1877, <i>Amsactoides</i> Matsumura, 1927, <i>Amsacta</i> Walker, 1855 ⁴⁾ , <i>Areas</i> Walker, 1855, <i>Alphaea</i> Walker, 1855, <i>Argyarcia</i> Kôda, 1988, <i>Cretonotos</i> Hübner [1819], <i>Eospilarctia</i> Kôda, 1988, <i>Cladarctia</i> Kôda 1988, <i>Paraspilarctia</i> Kôda, 1988, <i>Spilosoma</i> Curtis, 1825, <i>Chionarctia</i> Kôda, 1988, <i>Spilarctia</i> Butler, 1875

Примечания. ¹⁾ Н. Кода [Kôda, 1988] исследовал не типовой вид, а *C. zerenaria* (Oberthür, 1886), выделенный в род *Kishidaria* Dubatolov, 2004 [Dubatolov, 2004a]. ²⁾ Судя по приведённым изображениям, Н. Кода [Kôda, 1987] под названием *Hyperborea czekanowskii* Gr.-Gr. ошибочно привёл *Holoarctia puengeleri* O.Bang-Haas, 1927. ³⁾ Н. Кода [Kôda, 1988] исследовал единственный вид, *M. y-albulum* (Oberthür, 1886), в настоящее время относящийся к роду *Lithosarctia* Daniel, 1954 [de Freina, Witt, 1994; Dubatolov, 2002]. ⁴⁾ Автором был исследован единственный вид — *A. lactinea* (Cramer, 1777), являющийся типовым видом самостоятельного восточноазиатского рода *Aloa* Walker, 1855 [Dubatolov, 2004b], отличного от африканского рода *Amsacta* Walker, 1855 [Thomas, Goodger, 1993].

Remarks. ¹⁾ N. Kôda [1988] had studied not the type of the species, but *C. zerenaria* (Oberthür, 1886), which is separated into the genus *Kishidaria* Dubatolov, 2004 [Dubatolov, 2004a]. ²⁾ According to illustrations given by N. Kôda [1987], wrongly identified *Hyperborea czekanowskii* Gr.-Gr. belongs to *Holoarctia puengeleri* O.Bang-Haas, 1927. ³⁾ N. Kôda [1987] studied the single species, *M. y-albulum* (Oberthür, 1886), which was transferred into the genus *Lithosarctia* Daniel, 1954 [de Freina, Witt, 1994; Dubatolov, 2002]. ⁴⁾ The author studied the single species — *A. lactinea* (Cramer, 1777), which is the type species of the distinct East Asian genus *Aloa* Walker, 1855 [Dubatolov, 2004b]; the latter is not congeneric with the Afrotropical genus *Amsacta* Walker, 1855 [Thomas, Goodger, 1993].

Менее удачной оказалась попытка А.М. Тихомирова [1979] разобраться с системой медведиц на основе морфологии гениталий, в основном их мышечной системы. К сожалению, автор не подошёл критически к принятой в то время системе медведиц и использовал для анализа триб данные из неродственных родов, например, для выявления признаков трибы *Micrarctiini* он использовал наряду с родом *Diacrisia* (ныне — *Micrarctiini*), также и другие роды, в настоящее время относящиеся к другим трибам: *Parasemia* (ныне — *Arctiini*) и *Phragmatobia* (ныне — *Spilosomini*). Помимо этого, он указал наличие характерной особенности этой трибы — присутствие паратергальных выростов у всех этих родов; тем не менее, заметное развитие этих выростов было выявлено исключительно у *Phragmatobia*. Более того, это оказался не плезиоморфный (как предполагалось автором), а апоморфный признак, возникший впервые в роде *Spilarctia* у группы видов *S. strigatula* (Walker, 1855) и получивший сильное развитие именно у видов рода *Phragmatobia*. Несомненно, для разработки системы *Arctiinae* ниже подсемейства необходимо было изучить не 5, а гораздо большее число родов и видов.

Д. Фергюсон предложил иную систему родов, принадлежащих к трибе *Micrarctiini*. В двух основных работах [Ferguson, 1984, 1985] он дал обзор родовых признаков по габитусу, строению гениталий самцов и самок для 11 голарктических родов, из которых 5 описаны как новые (из них два рода были описаны в приложении из другой трибы, или группы родов по Д. Фергюсону); из них к фауне Палеарктики относятся *Holoarctia* Ferguson, 1984 и *Palaearctia* Ferguson, 1984. Он также предложил разделять подсемейство *Arctiinae* (триба *Arctiini* в его

смысле) на 5 групп родов — *Neoarctia*–*Grammia* (= *Micrarctiini*), *Arctia*–*Hyphoraia* (= *Arctiini* s. str.), *Spilosoma* и *Phragmatobia*–*Ocnogyna* (последние две группы рассматриваются как одна триба), а также *Holomelina*. Однако Фергюсон ошибочно трактовал род *Phragmatobia* (типовой вид *Ph. fuliginosa* (Linnaeus, 1758), очень близкий к родам группы *Spilarctia*–*Spilosoma*). По приведённым им родам в группе *Phragmatobia*–*Ocnogyna* чётко угадывается родовая группа *Ocnogyna*, только лишь за исключением некоторых родов, гениталии которых автор, вероятно, не исследовал (*Epatolmis*, *Kodiosoma* Stretch, 1872, *Micrarctia*, *Phragmatobia*, *Tancrea*). Также ошибочно были включены в группу *Spilosoma*, так как, вероятно, не были исследованы роды *Diacrisia*, *Rhyparia*, *Rhyparioides* (очень близкие к группе *Grammia* трибы *Micrarctiini*) и *Eurythra* Harvey, 1876, обнаруживающие заметное сходство с *Callimorphini*. Фергюсон ошибался, утверждая, что в гениталиях самцов рода *Holomelina* Herrich-Schäffer, 1855 наличествует гнатос, хотя он обычно присутствует у примитивных чешуекрылых и отсутствует у всех *Noctuoidea*. Гнатос представляет собой склеротизованную связку, расположенную ниже анальной трубки. Как показало исследование нескольких видов этого рода, необычная структура, габитуально напоминающая гнатос, расположена выше анальной трубки и представляет собой только особый вентральный вырост на унксе. Тем не менее, работы Д. Фергюсона оказались крайне важными для разработки системы *Arctiinae*.

Не попыталась разобраться в системе медведиц китайский лепидоптеролог Фань Ченлай, опубликовавшая большую сводку по фауне медведиц Китая [Fang, 2000], в которой дала изображения гениталий

Таблица 3. Родовой состав подсемейства Arctiinae по В.В. Дубатову [1990в; Dubatolov, 1996].
Table 3. Generic content of Arctiinae by Dubatolov [1990в, 1996].

Callimorphini	Arctiini	Micrarctiini	Spilosomini
<i>Callimorpha</i> Latreille, 1809, <i>Euplagia</i> Hübner, [1820], <i>Eucallimorpha</i> Dubatolov, 1990, <i>Cymbalophora</i> Rambur, 1866, <i>Sarcynopyga</i> C. et R.Felder, 1874, <i>Ахиороена</i> Ménétriés 1842, <i>Tyria</i> Hübner, [1819], <i>Dodia</i> Dyar, 1901, <i>Lacydes</i> Walker, 1855, <i>Spiris</i> Hübner, [1819], <i>Coscinia</i> Hübner, [1819], <i>Epimydia</i> Staudinger, 1892, <i>Utetheisa</i> Hübner, [1819]	<i>Parasemia</i> Hübner, [1820], <i>Hyphoraia</i> Hübner, [1820], <i>Pararctia</i> Sotavalta, 1965, <i>Borearctia</i> Dubatolov, 1984, <i>Acerbia</i> Sotavalta, 1963, <i>Platarctia</i> Packard, 1864, † <i>Stauropolia</i> Skalski, 1988 (миоцен), <i>Oroncus</i> Seitz, 1910, <i>Gonerda</i> Moore, 1879, <i>Arctia</i> Schrank, 1802, <i>Epicallia</i> Hübner, [1820], <i>Eucharia</i> Hübner [1820], <i>Pericallia</i> Hübner, [1820]	<i>Divarctia</i> Dubatolov, 1990, <i>Tancrea</i> Püngeler, 1898, <i>Holoarctia</i> Ferguson, 1984, <i>Paelearctia</i> Ferguson, 1984, <i>Centrarctia</i> Dubatolov, 1990, <i>Sibirarctia</i> Dubatolov, 1987, <i>Chelis</i> Rambur, 1866, <i>Grammia</i> Rambur, 1866, <i>Hyperborea</i> Grun-Grshimailo, [1900], <i>Diacrisia</i> Hübner, [1819], <i>Rhyparioides</i> Butler, 1877, <i>Rhyparia</i> Hübner, [1820], <i>Amurhyparia</i> Dubatolov, 1985	<i>Ocnogyna</i> Lederer, 1853, <i>Tajigyna</i> Dubatolov, 1990, <i>Watsonarctia</i> de Freina et Witt, 1984, <i>Chionarctia</i> Kôda, 1988, <i>Alphaea</i> Walker, 1855 ¹⁾ , <i>Andala</i> Walker, 1855 ²⁾ , <i>Hyphantria</i> Harris, 1841, <i>Diaphora</i> Stephens, 1827, <i>Eudiaphora</i> Dubatolov, 1990, <i>Spilosoma</i> Curtis, 1825, <i>Spilarctia</i> Butler, 1875, <i>Lemyra</i> Walker, 1855, <i>Phragmatobia</i> Stephens, 1828, <i>Epatolmis</i> Butler, 1877

Примечание. ¹⁾ После изучения строения гениталий видов рода *Alphaea* было выяснено, что эндемичный для Памиро-Алая *A. melanostigma* (Erschoff, 1872) не должен относиться к этому роду из гор Юго-Восточной Азии [Dubatolov, Kishida, 2005], а должен быть перенесён в род *Spilarctia* [Dubatolov, Gurko, 2004]. ²⁾ Как выяснено позже, обитающие в горах Памиро-Алая *A. guttata* (Erschoff, 1874) и *A. transversa* (Moore, 1879) не родственны типовому виду рода *Andala* — *A. unifascia* Walker, 1855, но должны быть отнесены в один род с ранее монотипичным *Nebrarctia* Watson, 1980 [Dubatolov, 2005].

Remarks. ¹⁾ After studying the male genitalia of the *Alphaea* species, it was clarified that *A. melanostigma* (Erschoff, 1872) from the Alai-Pamirs not belongs to the genus *Alphaea*, which is endemic for mountains of South-East Asia [Dubatolov, Kishida, 2005], and should be transferred into the genus *Spilarctia* [Dubatolov, Gurko, 2004]. ²⁾ *A. guttata* (Erschoff, 1874) and *A. transversa* (Moore, 1879) from the Alai-Pamirs are clarified to be not congeneric with *Andala unifascia* Walker, 1855, and should be transferred into the genus *Nebrarctia* Watson, 1980 [Dubatolov, 2005].

большого числа родов и видов. Она использовала принятую ранее систему Arctiidae с включением в номенклативную трибу Arctiini почти всех китайских Arctiinae, выделив в особую трибу только представителей Callimorphini, впервые показала принадлежность к роду *Euleechia* Dyar, 1900 своеобразной *E. miranda* (Oberthür, 1894) из Юго-Западного Китая.

В 80-е годы XX века в серии работ [Дубатов, 1984–1990 г.] было выявлено естественное положение многих родов и видов медведиц, описано 14 новых родов. На основании строения генитального аппарата самцов была предложена система подсемейства Arctiinae фауны бывшего СССР [Дубатов, 1990в; Dubatolov, 1996], предполагающая деление на 4 трибы — Callimorphini, Arctiini, Micrarctiini и Spilosomini (табл. 3).

В начале XXI века Н. Якобсон и С. Веллер [Jacobson, Weller, 2002] провели ещё одну попытку разработки высшей системы всего семейства Arctiidae, но уже с привлечением кладистических методов. Они использовали 65 признаков в основном преимагинальных стадий. К сожалению, из-за плохого понимания строения генитального аппарата («из-за трудностей установления гомологий в пределах семейства»), эти признаки не были использованы в анализе. Кроме того, авторы понимали семейство Arctiidae в генерализованном виде, включая лишайниц Lithosiinae, ложных пестрянок Syntomini (к которым они отнесли и африканских Thyretidae в качестве самостоятельной трибы); кроме того, два семейства Stenuchidae и Euchromidae были понижены ими до триб подсемейства Arctiinae. Тем не менее, они выявили ряд очень важных фактов: ложные пестрянки Syntomini не родственны американским Stenuchini, Pericorini, более близки к Arctiini, чем Phaegopterini, существует небольшая группа родов *Euchaetes*, переходная между Phaegopterini-Pericorini с одной стороны, и Arctiini с другой.

Кладистический анализ Callimorphini провели М. Да Коста и С. Веллер [Da Costa, Weller, 2005]. Для анализа они взяли незначительное число родов Callimorphini, среди них бесспорных представителей трибы оказалось только 5. Помимо них, для анализа были взяты представители Nystemerini, рода *Utetheisa* Hübner, [1819], спорных ориентальных (*Argina* Hübner, [1819] — *Mangina* Kaleka et Kirti, 2001) и афротропических (*Amphicallia* Aurivillius, 1900, *Karschiola* Gaede, 1926) групп, а также различных Phaegopterinae, Pericorinae, Spilosomini, Arctiini. Лишь незначительная часть сводной кладограммы касалась непосредственно Callimorphini: *Tyria* Hübner, [1819] — ((*Callimorpha* Latreille, 1809 — (*Sebastia* Kirby, 1892 — *Aglamorphia* Kôda, 1987)) — (*Euplagia* Hübner, [1820] — *Haploa* Hübner, [1820])). Ключевые апоморфные состояния признаков, обосновывающие предполагаемый вариант дивергенции, представленные не были. Скептическое отношение к полученной кладограмме вызывает и тот факт, что в некоторых её частях подвиды одного вида (*Nyctemera radiata* Walker, 1856), признанные в настоящее время даже синонимами [de Vos, Černý, 1999], оказались разделёнными представителями совсем иных подродов.

Методы и материалы

Методы кладистического анализа используются как для построения моделей генезиса группы, так и для разработки таксономических систем. Одной из трудно разрешимых проблем кладистического анализа является учёт реверсий, то есть возврата от более эволюционно продвинутого апоморфного состояния к более примитивному плезиоморфному. Такие случаи обычны во многих группах, в том числе и среди медведиц. К ним можно отнести удлинение хоботка у некоторых эволюционно продвинутых

Spilosomini — *Chionarctia* (плезиоморфный признак — длинный хоботок — встречается у многих примитивных Callimorphini), исчезновение гребешков на усиках у ряда высокогорных Arctiini, удлинение кукуллюса у некоторых Micrarctiini. В связи с трудностью анализа больших по объёму групп, где присутствуют подобные случаи реверсий, кладограммы удобнее строить для более мелких и компактных групп, в которых случаи реверсий по отношению к входящим в эти группы таксонам встречаются заметно реже, чем по отношению к таксонам более примитивных триб. Такие реверсии удобно рассматривать как апоморфии. Поэтому кладистический анализ по всем четырём трибам подсемейства Arctiinae проведён независимо. Настоящая работа посвящена наиболее примитивной палеарктической трибе подсемейства, Callimorphini, обладающей характерным симплезиоморфным признаком — наличием мембранозного придатка, брахиолы, представляющий собой редуцированную вершину саккуллюса, хорошо развитую у нескольких более примитивных сестринских подсемейств — Lithosiinae, Phaegopterinae, но полностью отсутствующей у других, более продвинутых в эволюционном плане триб — Arctiini, Micrarctiini, Spilosomini. В связи с тем, что к роду *Utetheisa* Hb., который относят к трибе Callimorphini, судя по уникальному строению ункуса, оказался близок род *Nyctemera* Hb., являющийся типовым для проблематичной трибы Nyctemerini, для сравнительного анализа был взят также единственный представитель последней группы, проходящий в Палеарктику — подрод *Orphanos*.

Состав трибы Callimorphini принимается по Дубатолову [1990в], включает 22 рода, распространённых большей частью в Евразии. Только один род, *Haploa*, эндемичен для востока Северной Америки, ещё один род — *Tinoliodes* — обитает на островах Зондского архипелага; напротив, род *Utetheisa* обладает космополитным распространением. В анализ не был включён африканский род *Nemodes* Hampson, 1900, так как исследование материала, любезно предоставленного П.Я. Устюжаниным, показало ошибочность отнесения этого рода к Callimorphini [Дубатолов, 2004; Da Costa, 2005]. Для анализа было взято 39 признаков внешнего строения тела, гениталий и рисунка крыльев (табл. 4), для которых удалось выявить эволюционное направление от плезиоморфного состояния к апоморфному (вектор-признак по К.С. Байкову [1999]). В целом, основное определение плезиоморфных состояний признаков проводилось по сравнению с представителями трибы Callimorphini и подсемейства Lithosiinae, использованных в качестве внешних групп. Список признаков приводится ниже; номера даны по кладограмме.

2. Опушение щупиков и головы; плезиоморфное состояние — короткое; апоморфное состояние — длинное; короткое опушение щупиков и головы обычно у близких подсемейств — Lithosiinae, Phaegopterinae; вес признака — 1.

3. Усики; плезиоморфное состояние — простые; апоморфное состояние — гребенчатые; простые усики плезиоморфны

у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 4.

4. Форма глаз; плезиоморфное состояние — полушаровидная; апоморфное состояние — овальная; полушаровидные глаза плезиоморфны у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

5. Размер глаз; плезиоморфное состояние — глаза крупные; апоморфное состояние — глаза маленькие; крупные глаза плезиоморфны у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

6. Хоботок; плезиоморфное состояние — хорошо развит; апоморфное состояние — укорочен; хорошо развитый хоботок плезиоморфен у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

7. Передние голени; плезиоморфное состояние — без вершинных шипов; апоморфное состояние — с вершинными шипами; отсутствие вершинных шипов плезиоморфно у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

9. Гипертрофия тимпанального аппарата; плезиоморфное состояние — нет; апоморфное состояние — есть; гипертрофированный тимпанальный аппарат — редкое состояние признака у Arctiinae, поэтому принимается как апоморфия; вес признака — 1.

11. Сечение ункуса; плезиоморфное состояние — круглое; апоморфное состояние — плоское; круглое сечение ункуса плезиоморфно у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

13. Вершина ункуса; плезиоморфное состояние — простая заострённая; апоморфное состояние — раздвоена; простая заострённая вершина ункуса плезиоморфна у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 3.

14. Наличие уникальных придатков (расширений); плезиоморфное состояние — нет; апоморфное состояние — есть; отсутствие уникальных придатков плезиоморфно у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 5.

15. Вершина тегумена; плезиоморфное состояние — широко закруглённая; апоморфное состояние — суженная; закруглённая вершина тегумена плезиоморфна у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

16. Брахиола (мембранозная вершина саккуллюса); плезиоморфное состояние — свободная лопастивидная; апоморфное состояние — слита с саккуллюсом; саккуллюс хорошо развит в близких подсемействах — Lithosiinae и Phaegopterinae; вес признака — 3.

17. Полная редукция брахиолы; плезиоморфное состояние — нет; апоморфное состояние — есть; саккуллюс хорошо развит в близких подсемействах — Lithosiinae и Phaegopterinae; вес признака — 1.

18. Толщина кукуллюса; плезиоморфное состояние — кукуллюс плоский; апоморфное состояние — кукуллюс палочковидный; широкий плоский кукуллюс плезиоморфен у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

19. Длина кукуллюса; плезиоморфное состояние — кукуллюс длинный; апоморфное состояние — кукуллюс короткий; длинный кукуллюс плезиоморфен у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

20. Редукция кукуллюса; плезиоморфное состояние — нет; апоморфное состояние — есть; наличие кукуллюса плезиоморфно у всех Noctuoidea, он присутствует у всех Callimorphini; вес признака — 1.

21. Форма кукуллюса; плезиоморфное состояние — кукуллюс цельный; апоморфное состояние — кукуллюс раздвоен; цельный кукуллюс плезиоморфен у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

22. Вершина кукуллюса; плезиоморфное состояние — одновершинная; апоморфное состояние — двухвершинная; нерасщеплённая вершина кукуллюса плезиоморфна у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

48. Костальный край кукуллюса в дистальной части; плезиоморфное состояние — не расширен; апоморфное состояние — расширен; нерасширенный костальный край кукуллюса

Таблица 4. Распределение плезиоморфных (P) и апоморфных (A) признаков в трибах Callimorphini и Nyctemerini.
Table 4. Plesiomorphic (P) and apomorphic (A) characters in tribes Callimorphini and Nyctemerini.

Род	Номер признака																		
	2	3	4	5	6	7	9	11	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Callimorpha</i> Latreille, 1809	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P
<i>Haploa</i> Hübner, [1820]	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P
<i>Taicalimorpha</i> Dubatolov et Kishida, 2006	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Callindra</i> Röber, 1925	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Euplagia</i> Hübner, [1820]	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P	P	A	P	P	P	P	P
<i>Aglaomorpha</i> Kôda, 1987	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	P
<i>Nikaea</i> Moore, 1879	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P	P	A	P	P	P	P
<i>Euleechia</i> Dyar, 1900	P	P	A	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Calpenia</i> Moore, 1872	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Sebastia</i> Kirby, 1892	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Kishidaria</i> Dubatolov, 2004	P	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Cymbalophora</i> Rambur, 1866	A	P	A	P	A	A	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Carcinopyga</i> C. et R.Felder, 1874	A	P	A	P	A	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Axiopoea</i> Ménétriés, 1842	P	P	P	P	P	P	A	B	P	P	A	P	P	A	P	P	P	P	P
<i>Tyria</i> Hübner, [1819]	A	P	A	P	A	P	P	P	P	P	P	A	P	P	A	P	P	P	P
<i>Dodia</i> Dyar, 1901	A	P	A	P	A	P	P	P	A	P	P	A	P	P	A	P	P	A	B
<i>Lacydes</i> Walker, 1855	A	A	A	P	A	P	P	P	P	P	P	A	P	M	A	A	P	P	P
<i>Spiris</i> Hübner, [1819]	A	A	A	P	A	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P
<i>Coscinia</i> Hübner, [1819]	A	A	A	P	A	P	P	P	A	P	P	A	P	P	B	P	P	A	A
<i>Epimydia</i> Staudinger, 1892	A	A	A	A	A	P	P	A	A	P	P	A	P	P	A	P	P	A	A
<i>Tinoliodes</i> Wileman, 1915	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Utetheisa</i> Hübner, [1819]	P	B	P	P	P	P	P	P	P	A	P	B	P	P	P	P	P	P	P
<i>Orphanos</i> Hübner, [1825]	P	A	B	P	P	P	P	P	P	A	P	M	A	A	A	P	P	P	P

плезиоморфен у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

23. Прямоугольное выпячивание базальной части костального края кукулюса; плезиоморфное состояние — отсутствует; апоморфное состояние — присутствует; нерасширенный костальный край кукулюса плезиоморфен у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

24. Выпячивающаяся железа на внешней стороне вальвы; плезиоморфное состояние — отсутствует; апоморфное состояние — присутствует; данная железа отсутствует почти у всех подсемейств Argistidae, присутствует только у Amerilinae; вес признака — 5.

25. Саккус; плезиоморфное состояние — широкий и не выступающий; апоморфное состояние — узкий и выступающий; широкий не выступающий саккус плезиоморфен у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

26. Пеникулы; плезиоморфное состояние — отсутствуют; апоморфное состояние — присутствуют; отсутствие пеникула плезиоморфно у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 5.

27. Везика эдеагуса; плезиоморфное состояние — мешковидная; апоморфное состояние — многолопастная; однолопастная везика плезиоморфна у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

32. Направление элементов рисунка крыльев; плезиоморфное состояние — поперечное; апоморфное состояние —

продольное; поперечный рисунок плезиоморфен у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

33. Наличие рисунка крыльев; плезиоморфное состояние — рисунок присутствует; апоморфное состояние — рисунок отсутствует; присутствие рисунка плезиоморфно у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

34. Полупрозрачность крыльев; плезиоморфное состояние — нет; апоморфное состояние — есть; непрозрачные крылья плезиоморфны у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

35. Форма крыльев самки; плезиоморфное состояние — крылья нормально развиты; апоморфное состояние — самки брахиптерные; развитые крылья самок плезиоморфны у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

36. Форма передних крыльев самцов; плезиоморфное состояние — крылья широкие; апоморфное состояние — крылья узкие; широкие крылья плезиоморфны у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

37. Вершина саккуса; плезиоморфное состояние — сужена или не выражена; апоморфное состояние — расширена; не расширенная вершина саккуса плезиоморфна у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

38. Гарповидные придатки; плезиоморфное состояние — отсутствуют; апоморфное состояние — присутствуют; гарповидные придатки, гомологичные *Utetheisa*, отсутствуют у близких подсемейств — Lithosiinae и Phaegortetinae; вес признака — 1.

Таблица 4. (продолжение).
Table 4. (continuation).

Род	Номер признака																			
	24	25	26	27	32	33	34	35	36	37	38	39	40	42	43	44	45	46	47	48
<i>Callimorpha</i>	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	A	P	P	P	M	A
<i>Haploa</i>	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	A	M	P	P	P	P	P	P
<i>Taicallimorpha</i>	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	A	M	A	P	P	P	M	A
<i>Callindra</i>	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	A	P	P	P	M	P
<i>Euplagia</i>	P	P	P	A	A	P	P	P	P	P	P	P	A	M	A	P	P	P	M	P
<i>Aglaomorpha</i>	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	A	P	P	P	M	P
<i>Nikaea</i>	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	A	P	P	P	M	P
<i>Euleechia</i>	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	A	M	A	P	P	P	M	P
<i>Calpenia</i>	A	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	P	P	P	P	P	P
<i>Sebastia</i>	A	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	P	P	P	P	P	P
<i>Kishidaria</i>	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	P	P	P	P	P	P
<i>Cymbalophora</i>	P	P	P	P	P	P	P	A	P	P	P	B	P	M	P	P	P	P	P	P
<i>Carcinopyga</i>	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	P	P	P	P	P	P
<i>Axiopoena</i>	P	A	P	P	M	A	P	P	P	A	P	A	M	M	P	P	P	P	P	P
<i>Tyria</i>	P	P	P	P	A	A	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Dodia</i>	P	P	P	P	P	B	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Lacydes</i>	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	M	P	P	P	P	P	P
<i>Spiris</i>	P	P	A	P	A	A	P	P	A	P	P	A	M	M	P	P	P	P	P	P
<i>Coscinia</i>	P	P	P	P	B	B	P	B	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Epimydia</i>	P	A	P	P	M	A	A	A	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Tinoliodes</i>	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	M	M	M	A	A	A	A	P
<i>Utetheisa</i>	P	A	P	P	P	P	P	P	B	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Orphanos</i>	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	B	P	A	A	P	P	P	P	P	P

Примечание. В — полиморфизм; М — вектор признака отсутствует; ? — состояние признака неизвестно.
Remark. B — polymorphism; M — vector of the character is absent; ? — character condition is unknown.

39. Наличие сигн на бурсе; плезиоморфное состояние — есть; апоморфное состояние — нет; наличие сигн плезиоморфно у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

40. Форма сигн (вариант 1); плезиоморфное состояние — овальные; апоморфное состояние — лентовидные; простые небольшие сигны плезиоморфны у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

42. Форма сигн (вариант 2); плезиоморфное состояние — овальные; апоморфное состояние — вытянуто ромбовидные; простые небольшие сигны плезиоморфны у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini; вес признака — 1.

43. Рисунок на передних крыльях; плезиоморфное состояние — чёрные пятна на светлом фоне; апоморфное состояние — отдельные светлые пятна на тёмном фоне; нерасширенный чёрный рисунок плезиоморфен у всех Lepidoptera, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

44. Грубые волоски на ункусе; плезиоморфное состояние — отсутствуют; апоморфное состояние — присутствуют; неогрублённые волоски на ункусе плезиоморфны у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

45. Андрокониальный пучок волосков под задними крыльями; плезиоморфное состояние — отсутствует; апоморфное состояние — присутствует; отсутствие андрокониальных пучков плезиоморфно у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

46. Резкое уменьшение размера шпор; плезиоморфное состояние — нет; апоморфное состояние — есть; неуменьшенные шпоры плезиоморфны у всех Noctuoidea, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

47. Наличие единственного срединного ряда светлых пятен на передних крыльях; плезиоморфное состояние — нет; апоморфное состояние — есть; простой рисунок из тёмных пятен плезиоморфен у всех Lepidoptera, в том числе Callimorphini и Lithosiinae; вес признака — 1.

Для кладистического анализа в качестве метода был выбран SYNAP, разработанный К.С. Байковым [1999], а для его реализации использована программа SYNAP420. В данном методе и программе, в отличие от других аналогичных, оценка направления изменения признаков от плезиоморфного состояния к апоморфному задаётся самим исследователем, что позволяет более корректно относиться к определению плезиоморфных состояний не только исходя из одной внешней группы, некоторые представители которой могут иметь и апоморфные состояния признаков. Метод также позволяет более корректно учитывать реверсии, задавая их как апоморфные состояния, учитывает «вес» признаков.

Результаты

Судя по полученной кладограмме (рис. 1), роды триб Callimorphini и Nuctemerini сформировали 5 самостоятельных групп: 1) с лентовидными сигналами на бурсе (группа родов, близких к *Callimorpha*, а также *Haploa*, *Kishidaria*, *Nikaea*, *Calpenia*, *Sebastia*), 2) с более или менее гипертрофированным тимпанальным аппаратом (группа родов области Древнего Средиземья: *Axiopoena*, *Carcinopyga*, *Cymbalophora*), 3) с уменьшенными глазами, укороченным хоботком, длинным опушением на голове, коротким кукуллюсом и брахиолой, слитой с вальвой (*Dodia*, *Tyria*, *Lacydes*, *Coscinia*, *Epimydia*, *Spiris*), 4) крайне обособленный род *Tinoliodes* с Зондских островов и Филиппин, обладающий большим набором синапоморфий, 5) родственные род *Utetheisa* и подрод *Orphanos* рода *Nyctemera*; они обладают двумя синапоморфиями — наличие очень сходных ункальных придатков и узкотреугольного выступающего саккуса, впрочем эти признаки характерны не для всех Nuctemerini.

Наиболее крупной по объёму оказалась группа с лентовидными сигналами на бурсе. В ней выделились 4 подгруппы — род *Kishidaria* (передние голени шиповидно заострены на вершине), род *Haploa* (кукуллюс на вершине с двумя отростками, а направление элементов рисунка — продольное), группа родов *Nikaea*, *Calpenia*, *Sebastia* (овальные глаза и, главное, наличие выворачивающейся железы на

внешней стороне вальвы) и группа родов, близких к *Callimorpha*. Среди последней группы наиболее близкими друг к другу оказались пары *Callimorpha*–*Taicallimorpha* (расширен костальный край кукуллюса в дистальной части, что при дальнейшем развитии, вероятно, привело к возникновению двухвершинного кукуллюса) и *Euplagia*–*Aglaomorpha* (везика многолопастная).

Дискуссионные проблемы

Обращает на себя внимание крайняя близость рода *Nyctemera*, точнее его подрода *Orphanos*, и рода *Utetheisa*. Это подтверждается также наличием тропической группы *Pitasila* Moore, 1877, которые по внешней морфологии практически не отличаются от *Nyctemera*, а по гениталиям всё же близки к *Utetheisa*. Благодаря этому сильному морфологическому сходству, можно поставить под сомнение целесообразность выделения классической парафилетической трибы Nuctemerini, хотя по наиболее важным признакам, например, отсутствию брахиол и наличию вытянутых ромбовидных сигн, Nuctemerini резко отличаются от всех остальных Callimorphini.

Интересно положение трёх близких родов с чёткой синапоморфией — наличием характерной выворачивающейся железы на внешней стороне вальвы. Такая же железа развита и в крайне обособленном монотипичном подсемействе Amerilinae. Вероятно,

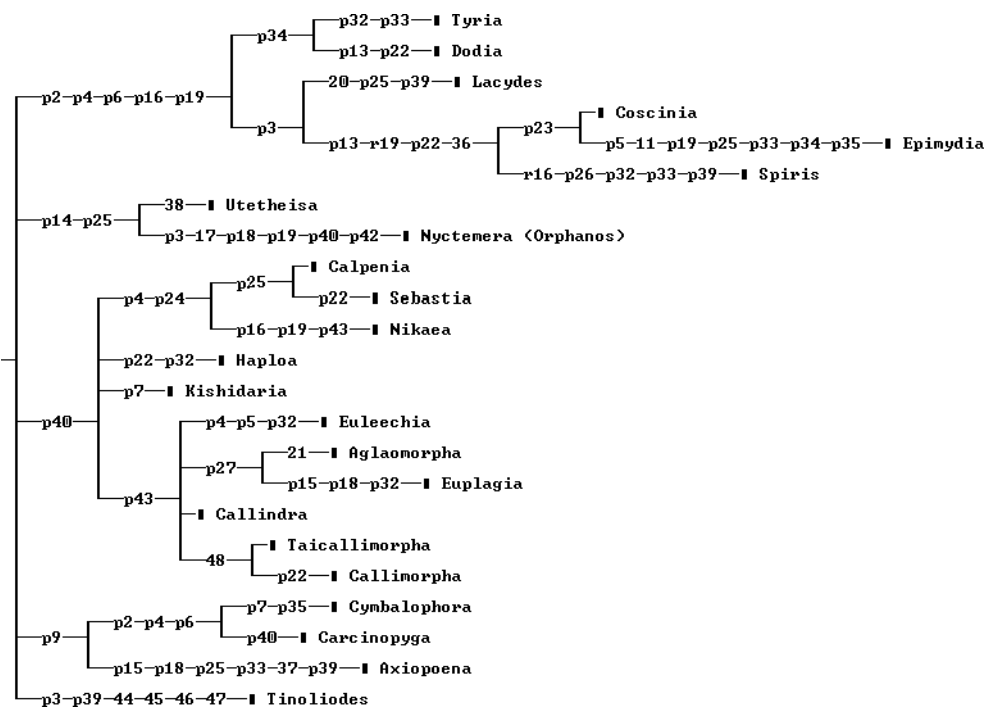


Рис. 1. Модель кладогенеза родов трибы Callimorphini, полученная методом SYNAP. Номера признаков соответствуют приведённым в тексте: р — параллелизм, г — реверсия.

Fig. 1. Cladogenetic model of genera of the tribe Callimorphini, prepared by the SYNAP method. Character numbers correspond to those in text: p — parallelism, r — reverse.

данное подсемейство (или триба?) имеет общее происхождение с группой родов *Nikaea–Calpenia–Sebastia*. Тем не менее, род *Amerila* обладает крайне обособленными синапоморфиями: сильной редукцией ункуса, гипертрофией мембранозной части вальвы, редукцией кукуллюса до маленькой гарпы, сдвинутой на внутреннюю сторону вальвы, резким укорочением эдеагуса, многолопастной везикой, резкой гипертрофией одного из корнутусов (этот признак иногда отсутствует у афротропических видов), наличием длинных шипов на вытянутой сигне у самок. Почти все эти морфологические изменения можно вывести из типа строения гениталий, характерных для группы *Nikaea–Calpenia–Sebastia* (с гипертрофией зубчиков на продольной сигне до больших шипов), или других родах Callimorphini (например, с многолопастной везикой).

Обсуждение

Две из полученных в процессе анализа пяти клад чётко географически ограничены, первая территорией от Средиземноморья и Кавказа до Тянь-Шаня и Северо-Западных Гималаев, вторая — Зондским архипелагом; вероятно, они сформировались на территории их нынешнего обитания. Ещё одна клад, представленная трибой Nuctemerini и близким к ней родом *Utetheisa*, распространена большей частью в Палеотропике, где имеет богатый центр разнообразия; только два эндемичных вида последнего рода сформировались в Америке, причём оба являются хорошо выраженными мигрантами; вероятно, их предки попали в Америку также в результате миграций.

Радиацию двух оставшихся клад также трудно сопоставить каким-либо историческим событиям, так как хотя они и представлены морфологически сходными родами, но географически значительно разобщёнными, поэтому вероятно, что их радиация проходила в достаточно отдалённое, возможно, домиоценовое время, в результате чего у этих групп было достаточно времени для значительного изменения первоначальных ареалов.

Представленная схема дивергенции не полностью совпадает с той частью кладограммы М. Да Косты [Da Costa, Weller, 2005], которая касается непосредственно пяти представителей Callimorphini. В обеих схемах особняком стоит род *Tyria*; скорее всего, такое обособленное положение клад *Tyria–Spiris* вполне оправданно. Ответвление рода *Utetheisa* на самой ранней стадии дивергенции Callimorphini также совпадает и должно быть признано наиболее вероятным. Однако трудно согласиться с позицией М. Да Косты и С. Веллер, что *Utetheisa* и различные *Nyctemera* — представители совсем разных клад. Их очень близкое родство подтверждает идентичное сложное преобразование ункуса, особенно хорошо видное между подродом *Orphanos* последнего рода и *Utetheisa*.

Точно также трудно согласиться с разделением по разнымкладам М. Да Косты и С. Веллер родов

Aglaomorpha и *Euplagia*, ведь эти роды обладают хорошей синапоморфией — многолопастной везикой, которая имеет простую мешковидную форму как у *Sebastia*, которую он сближал с *Aglaomorpha*, так и у *Haploa*, которые, по мнению этих авторов, близки к *Euplagia*. Более того, *Sebastia* резко отлична от всех остальных родов по наличию выворачивающейся железы, расположенной на внешней стороне вальвы, и вместе с близкими *Calpenia* и *Nikaea* образует особую кладу.

Благодарности

Автор искренне признателен К.С. Байкову и А.А. Легалову за помощь при освоении программы SYNAP420, М. Да Косте (M. Da Costa, USA) — за фотографии гениталий *Sebastia*, Ш. Йену (S. Yen, Taiwan), Я. Кишиде (Y. Kishida, Japan), В.О. Гурко (Черновцы, Украина), А.Л. Львовскому и А. Матову (Санкт-Петербург) — за предоставление материала по типовым видам *Taicallimorpha*, *Callindra*, *Calpenia*, *Kishidaria*, *Tinoliodes*, *Orphanos*, *Carcinopyga*, *Nikaea*, А.А. Легалову (Новосибирск) — за фотографии гениталий типового вида *Euleechia*.

Литература

- Байков К.С. 1999. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. Новосибирск. С.1–95.
- Дубатовов В.В. 1984. *Borearctia* gen.n. — новый род для медведицы *Callimorpha menetriesi* (Ev.) (Lepidoptera, Arctiidae) // Энтомологическое обозрение. Т.63. Вып.2. С.336–339.
- Дубатовов В.В. 1985а. Заметки по систематике медведиц (Lepidoptera, Arctiidae) группы родов *Diacrisia* Hb. — *Rhyparia* Hb. // Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып. 18. Систематика и биология членистоногих и гельминтов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С. 66–71.
- Дубатовов В.В. 1985б. Высшие медведицы (Lepidoptera, Arctiinae) гор Южной Сибири. Сообщение 1 // Фауна Сибири. Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С.134–159.
- Дубатовов В.В. 1987. К систематике рода *Micrarctia* Seitz, s.l. (Lepidoptera, Arctiidae) // Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып. 19. Насекомые, клещи и гельминты. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С.30–47.
- Дубатовов В.В. 1990а. Новые таксоны высших медведиц (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) Палеарктики // Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып.21. Редкие гельминты, клещи и насекомые. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С.79–86.
- Дубатовов В.В. 1990б. Новые таксоны высших медведиц (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) Палеарктики. Сообщение 2 // Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып.22. Таксономия насекомых и гельминтов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С.89–101.
- Дубатовов В.В. 1990в. Высшие медведицы (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) гор Южной Сибири. Сообщение 2 // Фауна Сибири. Членистоногие и гельминты. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С.139–169.
- Дубатовов В.В. 1990г. Новый род семейства Arctiidae (Lepidoptera) // Новости фаунистики и систематики. Киев: Наукова думка. С.89–90.
- Дубатовов В.В. 2004. Основные пути формирования и становления таксономического разнообразия медведиц (Lepidoptera, Arctiidae, Arctiinae) Палеарктики и сопредельных территорий // Евразийский энтомологический журнал. Т.3. Вып.1. С.11–24.
- Татаринов Л.П. 1978. Эволюция и классификация // Журнал общей биологии. Т.38. Вып.5. С.423–435.
- Татаринов Л.П. 1984. Кладоистический анализ и филогенетика // Палеонтологический журнал. Вып.3. С.3–16.

- Тихомиров А.М. 1979. Филогенетические связи и классификация медведиц (Lepidoptera, Arctiidae) европейской фауны на основе функциональной морфологии гениталий самцов // Энтомологическое обозрение. Т.58. Вып.1. С.116–127.
- Bryk F. 1937. Arctiidae, subfam. Callimorphinae et Nyctemerinae // Bryk F. (ed.): Lepidopterorum Catalogus Berlin: Dr. W.Yunk. Bd.82. S.1–105.
- Da Costa M.A., Weller S.J. 2005. Phylogeny and classification of Callimorphini (Lepidoptera: Arctiidae: Arctiinae) // Zootaxa. No.1025. P.1–94.
- Dubatolov V.V. 1996. 3. A list of the Arctiinae of the territory of the former U.S.S.R. (Lepidoptera, Arctiidae) // Neue Entomologische Nachrichten. Bd.37. P.39–87.
- Dubatolov V.V. 2002. Some notes on the systematics of the genus *Lithosarctia* Daniel, 1954 (Lepidoptera, Arctiidae) // Atalanta. Bd.33. Heft 1/2. P.173–176, 236–237 (pl.VII).
- Dubatolov V.V. 2004a. Some generic changes in Arctiinae from South Eurasia with description of three new genera (Lepidoptera, Arctiidae) // Atalanta. Bd.35. Heft 1/2. P.73–83. Colour pl.IVa.
- Dubatolov V.V. 2004b. A new genus is established for *Bombyx lineola* Fabricius, 1793, with systematic notes on the genus *Aloa* Walker, 1855 (Lepidoptera, Arctiidae) // Atalanta. Bd.35. Heft 3/4. P.297–307. Colour pl.XVIIb.
- Dubatolov V.V. 2005. Description of new taxa of tiger moths from China, with some synonymic notes (Lepidoptera, Arctiidae) // Atalanta. Bd.36. Heft 3/4. P.526–537. Colour pl.13–14.
- Dubatolov V.V., Gurko V.O. 2004. New Arctiinae species from Azad Kashmir, Pakistan (Lepidoptera, Arctiidae) // Atalanta. Bd.35. Heft 1/2. P.84–90. Colour pl.IVb.
- Dubatolov V.V., Kishida Y. 2005. Review of the genus *Alphaea* Walker, 1855 (Lepidoptera, Arctiidae) // Tinea. Vol.18. No.4. P.241–252.
- Fang Ch. 2000. Lepidoptera. Arctiidae // Fauna Sinica. Insecta. Vol.19. Beijing: Science Press. P.1–590. Pl.1–20.
- Ferguson D.C. 1984. Two new generic names for groups of holarctic and palaearctic Arctiini (Lepidoptera, Arctiidae) // Proc. entomol. Soc. Wash. Vol.86. No.2. P.452–459.
- Ferguson D.C. 1985. Contributions toward reclassification of the world genera of the tribe Arctiini, Part I — Introduction and a revision of the *Neoarctia*–*Grammia* group (Lepidoptera: Arctiidae: Arctiinae) // Entomography. An Annual Review for Biosystematics. Vol.3. P.181–275.
- Franclmont J. G. 1983. Arctiidae // Hodges, R. W. (ed.): Check List of the Lepidoptera of America North of Mexico. London: E. W. Classey Ltd. and the Wedge entomological research foundation. P.1–284.
- Freina J., de Witt T. 1994. Zur Kenntnis der Gattung *Lithosarctia* Daniel, 1954 mit Beschreibung zweier neuer Taxa // Atalanta. Bd.25. H.3/4. S.535–542.
- Goodger D.T., Watson A. 1995. The Afrotropical tiger-moths. An illustrated catalogue, with generic diagnosis and species distribution, of the Afrotropical Arctiinae (Lepidoptera: Arctiidae). Stenstrup, Denmark: Apollo Book Aps. P.1–55.
- Hampson G.F. 1898. Catalogue of the Arctiadae (Arctianae) and Agaristidae in the collection of the British Museum // Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the collection of the British Museum. London. Vol.1. P. I–XXI+1–559. Pl.1–17.
- Hampson G.F. 1901. Catalogue of the Arctiadae (Arctianae) and Agaristidae in the collection of the British Museum // Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the collection of the British Museum. London. Vol.3. P. I–XII+1–609. Pl.36–54.
- Hampson G.F. 1920. Catalogue of the Lithosiadae (Arctianae) and Phalaenoididae in the collection of the British Museum // Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the collection of the British Museum. London. Suppl.2. P.I–XXIII+1–619. Pl.XLII–LXXI.
- Häuser C. 1993. A critical catalogue of species-group names of the genus *Amerila* Walker, 1855 (Lepidoptera: Arctiidae) // Nachrichten des Entomologischen Vereins, Apollo. Bd.13. No.3a. P.365–392.
- Hering M. 1925. VII. Pericopinae // Seitz A. (ed): Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Stuttgart: Alfred Kernen. Bd.6. S.423–435. Taf.60–65, 38.
- Inoue H. 1961. Check list of the Lepidoptera of Japan. Part 6: Hyblaecidae-Sphingidae. Tokyo: Rikusuisha. P.621–683.
- Inoue H. 1982. 68. Arctiidae // Moths of Japan. Vol.1. P.638–659. Vol.2. P.74–79, 136–137, 334–342. Pl.154–162, 346–348.
- Jacobson N.L., Weller S.J. 2002. A cladistic study of the Arctiidae (Lepidoptera) by using characters of immatures and adults. Lanham, Maryland. P.1–98.
- Kirby W.F. 1892. A synonymic Catalogue of Lepidopteren Heterocera. London. Vol.1. Sphinges and Bombyces. P.I–XII, 11–951.
- Kiriakoff S.G. 1950. Recherches sur les organes tympaniques des lepidopteres en rapport avec la classification. V. Position systematique de quelques genres des Arctiidae // Lambillionea. Vol.50. P.62–73.
- Kôda N. 1987. A Generic Classification of the Subfamily Arctiinae of the Palaearctic and Oriental Regions based on the Male and Female Genitalia (Lepidoptera, Arctiidae). Part I // Tyô to ga. Vol.38. No.3. P.153–237.
- Kôda N. 1988. A Generic Classification of the Subfamily Arctiinae of the Palaearctic and Oriental Regions based on the Male and Female Genitalia (Lepidoptera, Arctiidae). Part II // Tyô to Ga. Vol.39. No.1. P.1–79.
- Rothschild W. 1914. Arctiidae, subfamilie Arctiinae // Seitz A. (ed.): Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Stuttgart: Alfred Kernen. Bd.10. S.236–263.
- Seitz A. 1910. 4. Familie: Arctiidae, Bärenspinner // Seitz A. (ed.): Die Gross-Schmetterlinge der Erde. I Abt.: Die Gross-Schmetterlinge des Palaearktischen Faunengebietes. Band 2: Die Palaearktischen Spinner & Schwärmer. Stuttgart: Alfred Kernen. S.43–103. Taf.10–18, 56.
- Seitz A. 1919–1925. III. Micrarctiinae; IV. Spilosomini; V. Arctiinae, echte Bärenspinner; VI. Phagopterinae // Seitz A. (ed.): Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Stuttgart: Alfred Kernen. Bd.6. S.293–423, 469–478. Taf.38–60, 66–67.
- Strand E. 1919. Arctiidae: subfam. Arctiinae // Wagner H. (ed.): Lepidopterorum Catalogus Berlin: W.Yunk. Bd.22. S.1–416.
- Thomas, W. & Goodger, D. 1992 [1993]. *Aloa* Walker 1855 and *Amsacta* Walker 1855, two distinct genera of Arctiinae (Lepidoptera) // Nachrichten des Entomologischen Vereins, Apollo. Bd.13. No.3a. S.297–305.
- Vos R. de, Černý K. 1999. A review of the Philippine species of the genus *Nyctemera* Hübner, [1820] with descriptions of new species and subspecies (Lepidoptera: Arctiidae, Nyctemerinae) // Nachrichten des Entomologischen Vereins, Apollo. Bd.20. No.2. P.133–188.
- Watson A., Fletcher D.S., Nye I.W.B. 1980. Noctuoidea (part): Arctiidae, Cocyiidae, Ctenuchidae, Dilobidae, Diopsideae, Lymantriidae, Notodontidae, Strepsimanidae, Thaumetopoeidae, Thyretidae // Nye I.W.B. (ed.): The Generic Names of Moths of the World. Vol.2. London: Trustes of the British Museum (Natural History). P.i–xiv+1–228.