

УДК 595.787

ПОСТРОЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ТРИБЫ MICRARCTIINI (LEPIDOPTERA, ARCTIIDAE) МЕТОДОМ SYNAP

© 2009 г. В. В. Дубатов

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091, Россия

e-mail: vvdubat@online.nsk.su

Поступила в редакцию 15.03.2006 г.

После доработки 20.11.2008 г.

Обсуждается модель филогенеза всех 18 родов трибы Micrarctiini (Lepidoptera, Arctiidae) мировой фауны, построенная методом SYNAP. Использовано 47 признаков внешнего строения тела, строения гениталий самцов и самок, а также рисунка крыльев, для которых удалось установить эволюционное направление от плезиоморфного состояния к апоморфному. Наиболее отличается от остальных пара родов *Apantesis*–*Amurrhuparia* и несколько сходный с ними род *Notarctia*. Другие роды сформировали две клады – *Grammia* + (*Diacrisia* + (*Rhuparia* + *Rhuparioides*)), отдельно от которых расположились *Neoarctia* + (*Palaearctia* + *Holarctia* + *Chelis*) и все остальные роды. Последняя группа разделяется на две клады – *Ebertarctia* + *Tancrea* + *Divarctia* с брахиптерными самками и *Centrarctia* + (*Sibirarctia* + (*Micrarctia* + *Hyperborea*)).

Настоящая статья является продолжением публикаций по разработке моделей филогенеза в трибах подсемейства Arctiinae. Ранее филогенетические модели были построены для всех родов мировой фауны более примитивной трибы Callimorphini (Дубатов, 2006), для всех родов мировой фауны трибы Arctiini (Дубатов, 2008) и всех родов палеарктической и ориентальной фауны трибы Spilosomini (Дубатов, 2007).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящей работе триба Micrarctiini принимается в том же объеме, как и ранее при разработке системы подсемейства для фауны бывшего СССР (Дубатов, 1990), но также с включением североамериканских видов группы родов *Neoarctia*–*Grammia*, выделенной Фергюсоном (Ferguson, 1985). В таком объеме триба содержит 18 родов, ограниченных в своем распространении Голарктикой. Лишь немногие ее представители проникают на юг в Неотропику, а также заходят в высокогорья вдоль линии стыка палеарктической и ориентальной фаун. При анализе этой трибы исследованы все известные 18 таксонов родового ранга мировой фауны, которые были изучены не только по типовым видам, но и почти по всему видовому составу. Исключением является род *Grammia*, из которого исследовано 19 видов (более 60% видового состава), включая представителей всех подродов (*Grammia*, *Mimarctia*, *Holarctia*). Ниже приводится список исследованных видов:

Ebertarctia Dubatolov 2004: *E. nordstroemi* (Brandt 1947) (Иран, Хорасан); другие два вида, *E. afghanicola* (Ebert 1974) и *E. solitaria* (Ebert 1974)

(Афганистан) изучены по подробному первоописанию.

Divarctia Dubatolov 1990: *D. diva* (Staudinger 1887) (горы востока Средней Азии).

Tancrea Pungeler 1908: *T. pardalina* Pungeler 1908 (пустыни Средней Азии).

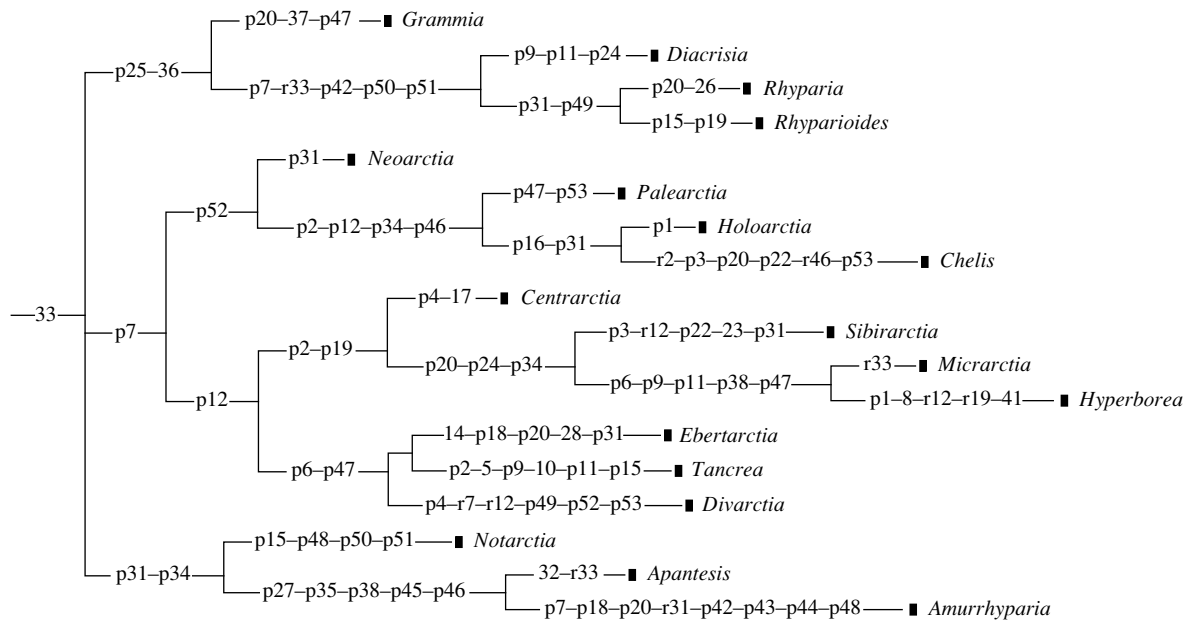
Holarctia Ferguson 1984: *H. cervini* (Fallou 1864) (Альпы), *H. puengeleri* (O. Bang-Haas 1927) (горы Северной Евразии, Южной Сибири и Аляски), *H. marinae* Dubatolov 1985 и *H. dubatolovi* Saldaitis et Ivinskis 2005 (Алтай), *H. sordida* (McDunnough 1921) (Северные Кордильеры).

Neoarctia Neumoegen et Dyar 1893: *N. brucei* (Hu. Edwards 1888) и *N. beanii* (Neumoegen 1891) (Кордильеры); *N. lafontainei* Ferguson 1995 изучен по подробному первоописанию.

Palaearctia Ferguson 1995: *P. mira* Dubatolov et Tshistjakov 1989 (Алтай), *P. glaphyra* (Eversmann 1843), *P. wagneri* (Pungeler 1918), *P. golbecki* Dubatolov 1996, *P. gratiosa* (Grum-Grshimailo 1890), *P. erschoffii* (Alpheraky 1882), *P. fergana* (Staudinger 1887), *P. turkestanica* Dubatolov 1996, *P. gracilis* Dubatolov 1996 (горы востока Средней Азии), *P. marxi* (O. Bang-Haas 1927), *P. ammosovi* Dubatolov et Gurko 2002 (Гималаи); другие виды: *P. rasa* Saldaitis, Ivinskis et Churkin 2000 (горы Карлык, Джунгария, Синьцзян, Китай), *P. variabilis* (Daniel 1966) (Гиндукуш), *P. hauensteini* Kautt 1996 (Гималаи) изучены по подробным первоописаниям.

Centrarctia Dubatolov 1990: *C. mongolica* (Alpheraky 1888) (пустыни и полупустыни Центральной Азии).

Sibirarctia Dubatolov 1987: *S. kindermanni* (Staudinger 1867) и *S. buraetica* (O. Bang-Haas 1927) (Си-



Модель филогенеза родов трибы Micrarctiini, полученная методом SYNAP (номера признаков соответствуют приведенным в тексте; *p* – параллелизм, *r* – реверсия).

бирь, юг Дальнего Востока России, Монголия и Северный Китай).

Chelis Rambur 1866: *C. maculosa* (Gerding 1780) (Южная Европа, юг Западной Сибири), *C. simplonica* (Anderregg in Boisduval 1840) (Альпы), *C. caecilia* (Kindermann in Lederer 1853) (Южный Урал, горы Южной Сибири), *C. reticulata* (Christopher 1887) (горы Передней Азии и Кавказа), *C. ferghana* Dubatolov 1988 и *C. strigulosa* (Böttcher 1905) (Тянь-Шань), *C. dahurica* (Boisduval 1843) (Южная Сибирь и Монголия).

Grammia Rambur 1866: *G. quenselii* (Paykull 1793) (северная Голарктика), *G. kodara* Dubatolov et Schmidt 2005 (Северное Забайкалье), *G. philippiana* Ferguson 1985 (о-в Врангеля и Аляска), *G. virguncula* (W.F. Kirby 1837), *G. anna* (Grote 1864), *G. parthenice* (W.F. Kirby 1837), *G. virgo* (Linnaeus 1758), *G. ornata* (Packard 1864), *G. blakei* (Grote 1865), *G. williamsii* (Dogde 1871), *G. nevadensis* (Grote et Robinson 1866), *G. phyllira* (Drury 1773), *G. oithona* (Strecker 1878), *G. figurata* (Drury 1773), *G. f-pallida* (Strecker 1878), *G. (Mimarctia) arge* (Drury 1773), *G. (M.) doris* (Boisduval 1869), *G. (Holoarctia) obliterated* (Stretch 1885) (Сибирь и Северная Америка). По подробному первоописанию изучен североамериканский *G. allectans* Ferguson 1995.

Hyperborea Grum-Grshimailo [1900]: *H. czeikanowskii* Grum-Grshimailo [1900] (Северо-Восточная Сибирь и Аляска).

Micrarctia Seitz 1910: *M. trigona* (Leech 1899) (горы Сычуани и Цинхя, Китай).

Notarctia M.E. Smith 1938: *N. proxima* (Guerin-Meneville 1844) (Северная и Центральная Амери-

ка). Не изучен близкий *N. mormonica* (Stretch 1873) (юг Северной Америки).

Apantesis Walker 1855: *A. phalerata* (Harris 1841), *A. vittata* (Fabricius 1787), *A. nais* (Drury, 1773) (Северная Америка); *A. carlotta* Ferguson 1985 изучен по подробному описанию.

Diacrisia Hübner [1819]: *D. sannio* (Linnaeus 1758) (субтранспалеарктический вид), *D. irene* Butler, 1881 (юг Дальнего Востока).

Rhyparioides Butler 1877: *R. nebulosa* Butler 1877, *R. amurensis* (Bremer 1861) (юг Дальнего Востока), *R. metelkana* (Lederer 1861) (Европа юг Западной Сибири и Дальнего Востока), *R. subvaria* (Walker, 1855) (Китай).

Rhyparia Hübner [1820]: *R. purpurata* (Linnaeus 1758) (транспалеарктический вид).

Amurrhyparia Dubatolov 1990: *A. leopardinula* (Strand 1919) (Приамурье и Северный Китай).

Всего автор использовал 47 признаков внешнего строения тела, строения гениталий самцов и самок, а также рисунка крыльев, для которых удалось установить эволюционное направление от плезиоморфного состояния к апоморфному. В целом, определение плезиоморфных состояний признаков проводилось по сравнению с более примитивной трибой Callimorphini (Дубатов, 2006) или с сестринским подсемейством Lithosiinae. Список признаков приводится ниже; номера даны не по порядку, а в соответствии с дендрограммой; это вызвано тем, что некоторые из выбранных для анализа признаков впоследствии были исключены из окончательного анализа как несущие

ственные или направление их изменения спорно, при этом исходная нумерация сохранилась:

1. Гребешки на усиках; плезиоморфия – длинные; апоморфия – короткие; длинные гребешки на усиках – признак общий с некоторыми *Callimorphini*, поэтому принимается как плезиоморфия.

2. Форма и размер глаз; плезиоморфия – большие овальные; апоморфия – маленькие; большие полушаровидные глаза плезиоморфны у *Callimorphini* (Дубатов, 2006).

3. Опушение глаз; плезиоморфия – отсутствует; апоморфия – есть; отсутствие волосков на глазах плезиоморфно у всех *Noctuoidea*, в том числе *Lithosiinae* и *Callimorphini*.

4. Передние голени; плезиоморфия – без вершинных шипов; апоморфия – с вершинными шипами; отсутствие апикальных шипов на передних голених плезиоморфно у *Callimorphini* (Дубатов, 2006).

5. Задние голени; плезиоморфия – с двумя парами шпор; апоморфия – с одной парой шпор; наличие двух пар шпор на задних голених плезиоморфно у *Callimorphini* (Дубатов, 2006).

6. Крылья самок; плезиоморфия – развиты хорошо; апоморфия – самки брахиптерные; хорошо развитые крылья самок плезиоморфны у всех *Lepidoptera*, в том числе *Lithosiinae* и *Callimorphini*.

7. Жилкование крыльев; плезиоморфия – жилка R_2 ответвляется от центральной ячейки; апоморфия – жилка R_2 ответвляется от ствола R_{3+5} ; ответвление жилки R_2 от центральной ячейки – общий признак с *Lithosiinae*.

8. Полупрозрачность крыльев; плезиоморфия – нет; апоморфия – есть; непрозрачные крылья плезиоморфны у всех *Noctuoidea*, в том числе *Lithosiinae* и *Callimorphini*.

9. Ширина крыльев самцов; плезиоморфия – умеренно широкие; апоморфия – очень широкие, пядницеобразные; умеренно широкие крылья плезиоморфны у всех *Noctuoidea*, в том числе *Callimorphini*.

10. Тимпанальный аппарат; плезиоморфия – обычный, не гипертрофированный; апоморфия – гипертрофированный; негипертрофированный тимпанальный аппарат плезиоморфен у всех *Noctuoidea*, в том числе *Callimorphini* (Дубатов, 2006).

11. Ширина тела; плезиоморфия – тело широкое; апоморфия – тело узкое; широкое тело плезиоморфно у всех *Noctuoidea*, в том числе *Callimorphini*.

12. Длина ункуса; плезиоморфия – ункус длинный, сравним по длине с шириной тегумена; апоморфия – ункус короткий, заметно короче тегумена; длинный ункус плезиоморфен у всех *Noctuoidea*, в том числе *Lithosiinae* и *Callimorphini*.

14. Вершина ункуса; плезиоморфия – заострена; апоморфия – расширена; заостренная вершина ункуса плезиоморфна у всех *Noctuoidea*, в том числе *Lithosiinae* и *Callimorphini*.

15. Расширение на середине ункуса; плезиоморфия – нет; апоморфия – есть; простой ункус плезиоморфен у всех *Noctuoidea*, в том числе *Lithosiinae* и *Callimorphini*.

16. Изогнутость ункуса; плезиоморфия – слабая; апоморфия – сильная; не сильно изогнутый ункус плезиоморфен у всех *Noctuoidea*, в том числе *Lithosiinae* и *Callimorphini*.

17. Форма тегумена; плезиоморфия – тегумен простой; апоморфия – расширенный, с выступами; простой тегумен плезиоморфен у всех *Noctuoidea*, в том числе *Lithosiinae* и *Callimorphini*.

18. Субункальные выросты; плезиоморфия – нет; апоморфия – есть; отсутствие субункальных выростов плезиоморфно у всех *Noctuoidea*, в том числе *Lithosiinae* и *Callimorphini*.

19. Апикальный отросток вальв (ширина); плезиоморфия – широкий; апоморфия – узкий; расширенный апикальный отросток вальв (кукуллюс) плезиоморфен в *Callimorphini* (Дубатов, 2006).

20. Апикальный отросток вальв (длина); плезиоморфия – короткий; апоморфия – длинный; хотя длинный кукуллюс – плезиоморфное состояние для многих *Noctuoidea*, в том числе в трибе *Callimorphini*, данном случае удлинение апикального отростка вальв принимается как реверсия; это косвенно подтверждается тем, что укороченный апикальный отросток вальв плезиоморфен в трибе *Arctiini*, от которой, вероятно дивергировала триба *Micrarctiini*.

22. Два дополнительные выроста на вершине вальвы, помимо длинного кукуллюса (наличие); плезиоморфия – отсутствуют; апоморфия – присутствуют; апоморфное состояние этого признака присутствует только в двух родах *Micrarctiini*.

23. Два дополнительных выроста на вершине вальвы, помимо длинного кукуллюса (длина); плезиоморфия – короткие; апоморфия – длинные; удлиненные выросты признаны апоморфным состоянием по сравнению с короткими, так как признак новый.

24. Наличие выпячивания нижнего угла вальвы; плезиоморфия – нет; апоморфия – есть; новый признак.

25. Гарповидная складка на вальве; плезиоморфия – нет; апоморфия – есть; новый признак.

26. Длина и форма гарповидной складки; плезиоморфия – короткая, не длиннее ширины; апоморфия – длинная, длиннее ширины; слабое развитие признака более плезиоморфно по сравнению с его сильным развитием.

27. Загнутый вентральный край вальвы; плезиоморфия – нет или очень короткий; апоморфия – есть и хорошо выражен; новый признак.

28. Наличие связки коста вальвы-юкста; плезиоморфия – нет; апоморфия – есть; новый признак.

31. Длина юксты; плезиоморфия – короткая; апоморфия – длинная; короткая юкста плезиоморфна у *Callimorphini* (Дубатов, 2006).

32. Срединный выступ юксты; плезиоморфия – отсутствует; апоморфия – присутствует; отсутствие структуры – плезиоморфно.

33. Саккус; плезиоморфия – короткий; апоморфия – длинный; короткий саккус – плезиоморфен у *Noctuoidea*, в том числе *Callimorphini*.

34. Зубцы на вершине эдеагуса; плезиоморфия – отсутствуют; апоморфия – присутствуют; отсутствие зубцов на вершине эдеагуса характерно для *Callimorphini*.

35. Апикальная гиперсклеротизация эдеагуса; плезиоморфия – отсутствует; апоморфия – присутствует; отсутствие склеротизаций на вершине эдеагуса характерно для *Callimorphini*.

36. Изогнутость эдеагуса; плезиоморфия – слабая; апоморфия – сильная; прямой эдеагус характерен для более примитивных *Callimorphini*.

37. Везика; плезиоморфия – довольно короткая, заметно короче эдеагуса; апоморфия – равна или длиннее эдеагуса; очень длинная везика – новый признак.

38. Направление рисунка передних крыльев; плезиоморфия – поперечное; апоморфия – продольное; поперечный рисунок плезиоморфен у всех *Lepidoptera*, в том числе *Callimorphini*.

41. Цвет жилок на передних крыльях; плезиоморфия – не отличны от фонового рисунка; апоморфия – светлые, отличные от фона; отсутствие осветления по жилкам плезиоморфно у всех *Lepidoptera*, в том числе *Callimorphini*.

42. Совпадение рисунка на передних крыльях сверху и снизу; плезиоморфия – рисунок совпадает; апоморфия – рисунок различен; совпадение рисунка верхней и нижней сторон крыльев плезиоморфно у всех *Lepidoptera*, в том числе *Callimorphini*.

43. Наличие дорсальной борозды на ункусе; плезиоморфия – отсутствует; апоморфия – присутствует; новый признак.

44. Строение кукуллюса; плезиоморфия – простое, кукуллюс без выростов; апоморфия – сложное, кукуллюс с выростами; простой кукуллюс плезиоморфен у всех *Noctuoidea*, в том числе *Callimorphini*.

45. Гиперсклеротизация дуктуса и его изгиб; плезиоморфия – отсутствует; апоморфия – присутствует; новый признак.

46. Полная редукция передних апофизов; плезиоморфия – отсутствует; апоморфия – присутствует; новый признак.

47. Сильная редукция передних апофизов; плезиоморфия – отсутствует; апоморфия – апофизы есть, но очень короткие; новый признак.

48. Преобразование передних апофизов в склеротизованные вздутия; плезиоморфия – отсутствует; апоморфия – апофизы есть, но очень короткие; новый признак.

49. Асимметрия вагинального синуса: его правая сторона вогнута сильнее; плезиоморфия – отсутствует; апоморфия – присутствует; новый признак в группе, в *Callimorphini* асимметрия вагинального синуса отсутствует.

50. Вагинальный синус; плезиоморфия – не утоплен; апоморфия – утоплен; новый признак.

51. Наличие склеротизованных пластинок по краям антевагинальной пластинки, также могут быть преобразованы в складки вагинального синуса; плезиоморфия – нет; апоморфия – есть; новый признак.

52. Сигны; плезиоморфия – четыре; апоморфия – две или отсутствуют; наличие четырех сигн плезиоморфно у *Callimorphini* (Дубатов, 2006).

53. Булла; плезиоморфия – крупная, отвернута; апоморфия – маленькая, не отвернута; уменьшение размера буллы плезиоморфно у всех *Noctuoidea*, в том числе *Callimorphini*.

Распределение состояний признаков в родах трибы *Micrarctiini* представлено в табл. 1, 2.

В процессе работы было сделано единственное допущение, связанное с неполной изученностью строения гениталий короткокрылых самок, которые до сих пор не известны у видов родов *Ebertarctia* и *Micrarctia*, а для единственного доступного автору экземпляра самки *Tancrea* разрешение на изучение гениталий получено не было. Поскольку у обоих исследованных родов с короткокрылыми самками (*Divarctia* и *Hyperborea*) происходит редукция передних апофизов, то такое же состояние было экстраполировано для неизученных родов, так как *Ebertarctia* наиболее близок к *Divarctia*, а *Micrarctia* – к *Hyperborea*. Полученная дендрограмма представлена на рисунке.

Для филогенетического анализа в качестве метода был выбран SYNAP, разработанный 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 задается самим исследователем. Это позволяет более корректно, на наш взгляд, относиться к определению плезиоморфных состояний не только исходя из единственной внешней группы, некоторые представители которой могут иметь и апоморфные

Таблица 1. Распределение плезиоморфных (P) и апоморфных (A) состояний признаков (1–26) в трибе *Micrarctiini*

Род	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	14	15	16	17	18	19	20	22	23	24	25	26	
<i>Ebertarctia</i> Dubatolov 2004	P	P	P	P	P	A	A	P	P	P	P	A	A	P	P	P	A	P	A	P	M	P	P	M	
<i>Divarctia</i> Dubatolov 1990	P	P	P	A	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	M	P	P	M	P	P	M	
<i>Tancrea</i> Pungeler 1898	P	A	P	P	A	A	A	P	A	A	A	A	P	A	P	P	P	M	P	P	M	P	P	M	
<i>Holoarctia</i> Ferguson 1984	A	A	P	P	P	P	A	P	P	P	P	A	P	P	A	P	P	M	P	P	M	P	P	M	
<i>Neoarctia</i> Neumoegen et Dyar 1893	P	P	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	M	P	P	M	P	P	M	
<i>Palaearctia</i> Ferguson 1984	B	A	P	P	P	B	A	P	P	P	B	A	P	P	P	P	P	M	P	P	M	P	P	M	
<i>Centrarctia</i> Dubatolov 1990	P	A	P	A	P	P	A	P	P	P	P	A	P	P	P	A	P	A	P	P	M	P	P	M	
<i>Sibirarctia</i> Dubatolov 1987	P	A	A	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	A	A	A	A	A	P	M
<i>Chelis</i> Rambur 1866	P	P	A	P	P	P	A	P	P	P	P	A	P	P	A	P	P	P	A	A	P	B	P	M	
<i>Grammia</i> Rambur 1866	P	B	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P	M	P	A	P	
<i>Hyperborea</i> Grun-Grshimailo [1900]	A	A	P	P	P	A	A	A	A	P	A	P	P	P	P	P	P	P	A	P	M	A	P	M	
<i>Micrarctia</i> Seitz 1910	P	A	P	P	P	A	A	P	A	P	A	A	P	P	P	P	P	A	A	P	M	A	P	M	
<i>Notarctia</i> M.E. Smith 1938	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P	P	P	M	P	P	M	P	P	M	
<i>Apantesis</i> Walker 1855	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	M	P	P	M	P	P	M	
<i>Diacrisia</i> Hubner [1819]	P	P	P	P	P	P	A	P	A	P	A	P	P	P	P	P	P	B	P	P	M	A	A	P	
<i>Rhyarioides</i> Butler 1877	B	P	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	A	P	P	P	A	P	P	M	P	A	P	
<i>Rhyaria</i> Hubner [1820]	P	P	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P	M	P	A	A	
<i>Amurrhyaria</i> Dubatolov 1985	P	P	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P	A	P	M	P	P	M	
Вес признака	1	1	1	1	1	3	2	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	4	5	1	

Примечание. В – полиморфизм, М – вектор признака отсутствует.

Таблица 2. Распределение плезиоморфных (P) и апоморфных (A) состояний признаков(27–53) в трибе *Micrarctiini*

Род	27	28	31	32	33	34	35	36	37	38	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
<i>Ebertarctia</i>	P	A	A	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	?	?	A	?	?	?	?	?	?
<i>Divarctia</i>	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P	A	P	P	A	A
<i>Tancrea</i>	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	?	?	A	?	?	?	?	?	?
<i>Holoarctia</i>	P	P	A	P	A	A	P	P	P	P	B	P	P	P	P	A	M	P	P	P	P	A	P
<i>Neoarctia</i>	P	P	A	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P
<i>Palaearctia</i>	P	P	B	P	A	A	P	P	P	B	B	P	P	P	P	A	A	P	P	P	P	A	A
<i>Centrarctia</i>	P	P	?	P	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Sibirarctia</i>	P	P	A	P	A	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Chelis</i>	P	P	A	P	A	A	P	P	P	B	B	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	A
<i>Grammia</i>	P	P	P	P	A	P	P	A	A	B	B	P	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P
<i>Hyperborea</i>	P	P	P	P	A	A	P	P	P	A	A	P	P	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P
<i>Micrarctia</i>	P	P	P	P	P	A	P	P	P	A	P	P	P	P	?	?	A	?	?	?	?	?	?
<i>Notarctia</i>	P	P	A	P	A	A	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	A	P	A	A	A	P	P
<i>Apantesis</i>	A	P	A	A	P	A	A	P	P	A	P	P	P	P	A	A	M	B	P	P	P	P	P
<i>Diacrisia</i>	P	P	P	P	P	P	P	A	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	P	A	A	P	P
<i>Rhyarioides</i>	P	P	A	P	P	P	P	A	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	A	A	A	P	P
<i>Rhyaria</i>	P	P	A	P	P	P	P	A	P	P	P	A	P	P	P	P	P	P	A	A	A	P	P
<i>Amurrhyaria</i>	A	P	P	P	A	A	A	P	P	A	P	A	A	A	A	A	M	A	P	P	P	P	P
Вес признака	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	5	5	3	1	1	1	5	1	4	4	1

Примечание: В, М – как в табл. 1; ? – состояние признака неизвестно.

состояния признаков. Метод также позволяет более корректно учитывать реверсии, задавая их как апоморфные состояния. Еще одной важной положительной чертой данного метода является возможность экспертного задания “веса” признаков. Это очень важно в ситуации, когда какой-то уникальный признак возникает впервые и отсутствует во всех иных группах; в этом случае его обладатели, несомненно, являются близкими родственниками. Таким признакам можно задать максимальный вес, чтобы упростить построение дендрограммы. Значительный вес задается также признакам, имеющим, на взгляд эксперта, большее значение в таксономии группы. В целом, метод SYNAP и классический кладистический метод PAUP, несмотря на заметную разницу в методологии, дают сходные или почти идентичные дендрограммы. Это можно видеть при сравнении попыток построения филогенетических моделей обоими методами для пяти общих родов трибы Callimorphini (DaCosta, Weller, 2005; Дубатов, 2006), а также для шести общих родов трибы Spilosomini (Bendib, 1998; Дубатов, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Судя по полученной дендрограмме (рисунок), наиболее отличными от всех остальных родов этой трибы оказались роды *Apantesis* и *Amurrhyparia*. Их объединяет несколько хороших синапоморфий – сильная гиперсклеротизация и перегиб дуктуса, сильная гиперсклеротизация вершины эдеагуса, несущая крупные зубцы, а также наличие крупного загнутого вентрального края вальвы. Тем не менее, хотя у обоих родов рисунок передних крыльев из поперечного преобразован в продольный, скорее всего, он не является производным от одного типа. К этим родам относительно близок род *Notarctia*. У него, также как и у пары родов *Apantesis* + *Amurrhyparia*, развита длинная юкта и зубцы на вершине эдеагуса. У этого рода, а также у группы родов *Diacrisia*, *Rhyparioides* и *Rhyparia*, есть общий признак – антевагинальная пластинка образует по бокам две склеротизованные пластинки, либо просто загибающиеся внутрь (у первых двух родов), либо сливающиеся с вагинальным синусом и образующим его боковые края.

С другой стороны, три последних рода вместе с родом *Grammia* имеют характерную синапоморфию – наличие на внутренней стороне вальвы гарпы, образованной складкой нижнего края кости. Эта складка небольшая у видов рода *Grammia*, заметно увеличивается у *Diacrisia* и *Rhyparioides* и достигает максимальной величины у *Rhyparia*. Напротив, у *Notarctia* такая складка только слегка намечена, поэтому почти совсем не видна. Тем не менее, очевидно, что все эти четыре рода определенно имеют монофилетическое проис-

хождение, однако, какой из двух родов – *Grammia* или *Notarctia* – ближе к комплексу *Diacrisia* + *Rhyparioides* + *Rhyparia*, пока установить не возможно. На представленной дендрограмме род *Notarctia* образует отдельную ветвь только потому, что складка на внутренней стороне вальвы только едва намечается, и в матрице ее наличие указано не было. В этой группе родов наиболее сходными между собой оказались роды *Rhyparioides* и *Rhyparia*, у которых есть характерный синапоморфный признак – асимметрия вагинального синуса, правая стенка которого вдавлена сильнее, чем левая, что заметнее проявляется у *Rhyparia*.

Все оставшиеся роды объединяются по двум синапоморфиям – отсутствию загнутого вентрального края вальвы и резкому увеличению саккуса. Эти роды образуют четыре группы. Группа *Grammia* + *Diacrisia* + *Rhyparioides* + *Rhyparia* обсуждена выше. Для всех остальных родов характерно ответвление жилки R_2 от радиального ствола, а не от центральной ячейки.

У следующей группы (*Neoarctia*, *Palaearctia*, *Holarctia* и *Chelis*) снижается до двух число сигн на бурсе или они совсем исчезают. Помимо этого, редуцируется и булла, впрочем, это наблюдается и у одного из родов параллельной клады – *Centrarctia*. В оставшейся четверке родов (*Centrarctia*, *Sibirarctia*, *Hyperborea*, *Micrarctia*) наиболее своеобразен первый, у которого, помимо указанного выше признака, передние голени несут на вершине голый склеротизованный шип, ункус сильно укорочен, а тегумен расширен и несет на дорсальной стороне шишковидный выступ. Из оставшихся наиболее сходны между собой *Hyperborea* и *Micrarctia*, у которых крылья заметно расширены, тело узкое, а вальва двувёршинная. Более того, в роде *Micrarctia* самки предположительно брахиптерные, что достоверно известно у близкого рода *Hyperborea*.

Две другие группы родов сходны между собой по укороченному ункусу. Первая группа объединяет роды *Centrarctia*, *Sibirarctia*, *Micrarctia* и *Hyperborea*. Они характеризуются уменьшенными глазами (вероятно, адаптация к дневной активности имаго) и узким кукуллюсом. Оставшиеся роды (*Divarctia*, *Ebertarctia* и *Tancrea*) обладают брахиптерными самками. Родство первых двух родов очевидно; они, в отличие от остальных родов трибы, обладают как сходной симплезиоморфией – загнутостью вентрального края вальвы вверх, так и синапоморфией – брахиптерностью самок. Впрочем, у второго рода она только предполагается, так как самки его не известны при наличии неплохих серий самцов. У всех остальных родов трибы *Micrarctiini* описанной выше загнутости вентрального края вальвы нет. Напротив, принадлежность к этой группе рода *Tancrea* довольно условна, так как у этих бабочек не были исследо-

ваны самки, а их признаки очень важны для выявления родства. Среди этих трех родов *Divarctia* наиболее своеобразен по наличию голых склеротизованных шипов на вершине передних голеней.

ОБСУЖДЕНИЕ

Принимая во внимание, что ни один род данной трибы не ограничен в своем распространении западной частью Евразии, а триба имеет почти исключительно голарктическое распространение (лишь отдельные виды проникают на территорию Неотропики), можно предположить ее азиатско-американское происхождение. Первоначальную радиацию *Micrarctiini* можно предположить в то время, когда Азия с Северной Америкой были изолированы от Европы, то есть в палеогене. При этом ни одна из выявленных клад не оказалась приурочена к определенному географическому региону. В связи с этим можно допустить, что родовая радиация трибы проходила на территории обоих материков, Азии и Северной Америки, а отдельные представители мигрировали через Берингию из Северной Америки в Азию (например, *Grammia*) (Дубатов, 2004), в то время как другие могли мигрировать в обратном направлении (например, *Holarctia*, *Hyperborea*).

Если рассматривать отдельные клады, дивергенцию теплолюбивых *Grammia* и *Diacrisia* + *Rhyparioides* можно связать с разделением североамериканской и восточноазиатской фаун в один из периодов палеогена, а расхождение близких родов *Diacrisia*, *Rhyparia* и *Rhyparioides*, по всей вероятности, происходило в Восточной Азии. Напротив, отделение североамериканского высокогорного рода *Neoarctia* от большей частью палеарктической клады *Palaearctia* + *Holarctia* + *Chelis* могло происходить и позже, в неогене или плейстоцене. Представленный на дендрограмме вариант филогенеза *Palaearctia* + (*Holarctia* + *Chelis*) может быть признан недостаточно достоверным, учитывая, что признаки, объединяющие два последние рода – сильная изогнутость ункуса и длинная юкста – могут быть и конвергентными. С другой стороны, первые два рода близки друг к другу по простым ромбовидным вальвам и включают горные виды, в то время как у *Chelis* вальвы с отростками, а виды приурочены к степным местообитаниям. Поэтому может быть правильным другой вариант филогенеза – (*Palaearctia* + *Holarctia*) + *Chelis*. Данный вариант корректнее укладывается в дивергенцию степной и высокогорной фаун, причем род *Palaearctia* сформировался в горах Тянь-Шаня, Памиро-Алая и Гималаев, а *Holarctia*, вероятнее всего, на северо-востоке Азии.

Следующая крупная клада *Centrarctia* + *Divarctia* почти исключительно палеарктическая (единственный род *Hyperborea* ограниченно проникает в Северную Америку на Аляске), ее радиацию

корректнее относить к периоду изоляции внеарктической азиатской фауны от североамериканской, то есть ко второй половине плиоцена – плейстоцену. При этом образовались две клады, одна из которых приурочена к горным и равнинным районам Средней Азии (*Ebertarctia* + *Tancrea* + *Divarctia*), где, вероятно, и сформировалась, другая (*Centrarctia* + *Sibirarctia* + *Micrarctia* + *Hyperborea*) – к Центральной и Восточной Азии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен К.С. Байкову и А.А. Легалову (Новосибирск) за помощь при освоении программы SYNAP420, А.Л. Львовскому (С.-Петербург) за помощь при работе с коллекцией Зоологического института РАН, П. Оплеру (P. Opler, USA), Дж. Тробрэджу (J. Troubridge, Canada), Б. Густафссону (B. Gustafsson, Sweden) и В.С. Мурзину (Москва) за предоставление для работы видов родов *Apantesis*, *Grammia*, *Neoarctia*, *Notarctia*, *Ebertarctia* и *Micrarctia*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байков К.С., 1999. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. Новосибирск: Центральный сибирский ботанический сад СО РАН. 95 с.
- Дубатов В.В., 1990. Высшие медведицы (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) гор Южной Сибири. Сообщение 2 // Членистоногие и гельминты. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение. С. 139–169. – 2004. Основные пути формирования и становления таксономического разнообразия медведиц (Lepidoptera, Arctiidae, Arctiinae) Палеарктики и сопредельных территорий // Евразийский энтомолог. журн. Т. 3. Вып. 1. С. 11–24. – 2006. Филогенез чешуекрылых подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae). Построение филогенетической модели трибы Callimorphini методом SYNAP // Там же. Т. 5. Вып. 2. С. 95–104. – 2007. Чешуекрылые подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae) Палеарктики. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 50 с. – 2008. Построение филогенетической модели родов трибы Arctiini (Insecta, Lepidoptera, Arctiidae) методом SYNAP // Энтомолог. обозр. Т. 87. Вып. 3.
- Bendib A., 1998. Contribution à l'étude des Arctiidae (Lepidoptera: Noctuidae): phylogénie et morphologie de l'abdomen des femelles. Thèse de doctorat du Mus. Nat. d'Hist. Natur. spécialité entomologie. Paris. 300 p.
- Da Costa M.A., Weller S.J., 2005. Phylogeny and classification of Callimorphini (Lepidoptera: Arctiidae: Arctiinae) // Zootaxa. № 1025. P. 1–94.
- Ferguson D.C., 1985. Contributions toward reclassification of the world genera of the tribe Arctiini. Part 1 – Introduction and a revision of the *Neoarctia*-*Grammia* group (Lepidoptera: Arctiidae; Arctiinae) // Entomography. An Ann. Rev. Biosyst. V. 3. P. 181–275.

DEVELOPMENT OF A PHYLOGENETIC MODEL OF THE TRIBE MICRARCTIINI (LEPIDOPTERA, ARCTIIDAE) BY THE SYNAP METHOD

V. V. Dubatolov

*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091, Russia
e-mail: vvdubat@online.nsk.su*

A phylogenic model for all 18 genera of Micrarctiini (Lepidoptera, Arctiidae) of the world fauna is discussed. The SYNAP method was used for the development of the model. For these purposes, 47 characters of the body, male and female genitalia, and wing pattern were used. Based on these characteristics, an evolutionary trend from the plesiomorphic state to apomorphic one was revealed. *Apantes* and *Amurrhyparia*, as well as *Notarctia* turned up to differ from the rest genera to the greatest degree. Other genera formed two main clades – *Grammia* + (*Diacrisia* + (*Rhyparia* + *Rhyparioides*)). *Neoarctia* + (*Palaearctia* + *Holarctia* + *Chelis*) and all other genera occupied separate positions. The latter group was divided into two clades – *Ebertarctia* + *Tancrea* + *Divarctia* with brachypterous females and *Centrarctia* + (*Sibirarctia* + (*Micrarctia* + *Hyperborea*)).