

УДК 595.787

© В. В. Дубатов

## ПОСТРОЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ДЛЯ РОДОВ ТРИБЫ АРЦИИ (LEPIDOPTERA, ARCTIIDAE) МЕТОДОМ SYNAP

[V. V. DUBATOLOV. CONSTRUCTION OF THE PHYLOGENETIC MODEL FOR THE GENERA OF THE TRIBE ARCTIINI (LEPIDOPTERA, ARCTIIDAE) WITH THE SYNAP METHOD]

Настоящая статья является частью серии публикаций по разработке моделей филогенеза в трибах подсем. Arctiinae. Ранее кладистическая модель была построена для более примитивной трибы Callimorphini (Дубатов, 2006). Триба Arctiini принимается здесь в узком смысле, как было определено при разработке системы подсемейства (Дубатов, 1990). Она включает 17 родов (см. таблицу), обитающих на территории Палеарктики, 5 из которых проникают вNearктику, а 4 встречаются на высокогорьях вдоль границы с Ориентальной областью. Единственный внепалеарктический род трибы — эндемичный для Nearктики монотипный род *Platyrepia* — обитает в Кордильерах. По сравнению с трибой Callimorphini триба Arctiini характеризуется следующими апоморфными состояниями признаков: полная редукция мембранозного отростка вальвы (брахиолы); развитие базальных отростков транстиллы (пеникул); вогнуто-выпуклые вальвы; наличие единственного узкого и неуплощенного апикального отростка вальвы. Два последних признака являются аутапоморфиями Arctiini.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Все известные в мировой фауне таксоны трибы Arctiini родового ранга проанализированы по 33 признакам внешнего строения тела, строения гениталий (как самцов, так и самок) и типа рисунка крыльев. Для этих признаков удалось выявить направление развития от плезиоморфного состояния к апоморфному. Определение плезиоморфных состояний признаков проводилось путем их сравнения с таковыми представителями трибы Callimorphini, принятой в качестве внешней группы. Список используемых признаков приводится далее. Номера признаков соответствуют таковым на предложенной кладограмме; пропуски в нумерации вызваны тем, что некоторые исходно сформулированные признаки были исключены из окончательного анализа. Матрица распределения состояний признаков по родам дана в таблице.

1. Гребешки на усиках: длинные, усики гребенчатые (плезиоморфное состояние); короткие, усики зубчатые (апоморфное состояние).
2. Наличие гребешков на усиках: имеются (плезиоморфное состояние), отсутствуют (апоморфное состояние).
3. Форма и размер глаз: большие, полушаровидные (плезиоморфное состояние); небольшие, овальные (апоморфное состояние).
4. Редукция глаз: не выражена (плезиоморфное состояние), выражена (апоморфное состояние).
5. Опущение глаз: отсутствует (плезиоморфное состояние), имеется (апоморфное состояние).
6. Крылья самки: хорошо развиты (плезиоморфное состояние), укорочены (апоморфное состояние).

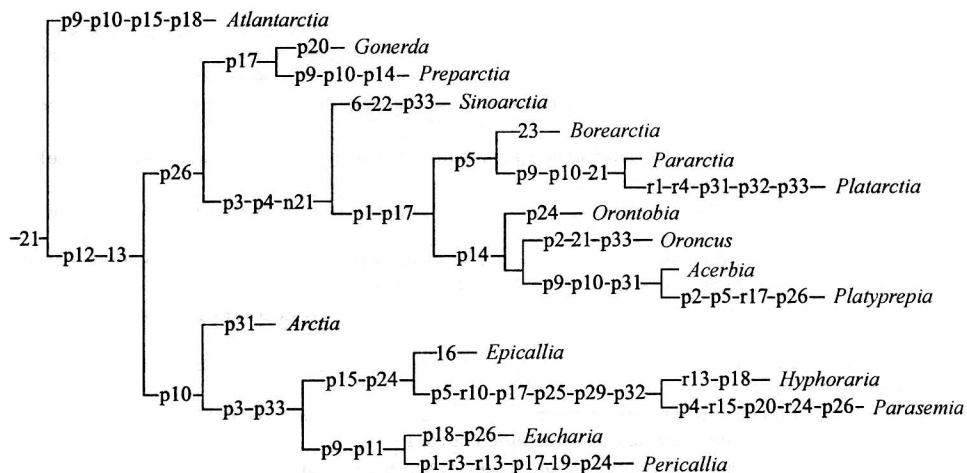
Распределение плезиоморфных (Р) и апоморфных (А) состояний признаков в трибе Argstini

Род	№ признака																																	
	1	2	3	4	5	6	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	29	30	31	32	33				
<i>Parasemia</i> Hübner, [1820]	Р	Р	А	А	А	Р	Р	Р	Р	А	А	Р	Р	Р	А	А	Р	Р	А	А	Р	Р	В	А	А	А	Р	Р	Р	А	А	А	А	
<i>Hyphoraia</i> Hübner, [1820]	Р	Р	А	Р	А	Р	Р	Р	Р	А	А	Р	А	Р	А	А	Р	Р	А	А	Р	Р	В	А	А	А	Р	Р	Р	А	А	А	А	
<i>Platarctia</i> Packard, 1864	В	Р	А	Р	А	Р	А	А	А	Р	А	Р	Р	Р	А	В	Р	Р	А	Р	Р	Р	В	А	А	А	Р	Р	А	А	А	А	А	
<i>Pararctia</i> Sotavalta, 1965	А	Р	А	А	А	Р	А	А	А	Р	А	Р	Р	Р	А	В	Р	Р	А	Р	М	А	Р	М	А	А	Р	Р	А	Р	Р	Р	Р	
<i>Borearctia</i> Dubatolov, 1984	А	Р	А	А	А	Р	Р	Р	Р	А	А	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	М	А	Р	М	А	А	А	А	Р	Р	А	Р	Р	Р	Р	
<i>Sinoarctia</i> Dubatolov, 1987	Р	Р	А	А	Р	А	В	А	В	Р	А	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	М	А	Р	М	А	А	А	А	Р	Р	А	Р	Р	Р	Р	
<i>Acerbia</i> Sotavalta, 1963	А	Р	А	А	А	Р	А	А	А	Р	А	А	А	Р	Р	А	В	Р	Р	Р	Р	Р	В	А	А	А	В	Р	А	А	А	А	А	А
<i>Platyrepia</i> Dyar, 1897	А	А	А	А	А	Р	А	А	А	Р	А	А	А	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	В	А	А	А	Р	Р	А	А	А	А	А	А
<i>Oroncus</i> Seitz, 1910	А	А	А	А	А	Р	Р	Р	Р	Р	А	А	А	Р	Р	А	В	Р	Р	Р	Р	Р	В	А	А	А	Р	Р	А	А	А	А	А	А
<i>Oronotobia</i> de Freina, 1997	А	Р	А	А	А	Р	Р	Р	Р	Р	А	А	А	Р	Р	А	В	Р	Р	Р	Р	Р	В	А	А	А	Р	Р	А	А	А	А	А	А
<i>Gonerda</i> Moore, 1879	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	А	А	А	Р	Р	А	В	Р	Р	Р	Р	Р	В	А	А	А	Р	Р	А	А	А	А	А	А
<i>Preparctia</i> Hampson, 1901	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	А	Р	А	А	Р	Р	А	В	Р	Р	Р	Р	Р	В	А	А	А	Р	Р	А	А	А	А	А	А
<i>Atlantarctia</i> Dubatolov, 1990	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	А	Р	А	А	Р	Р	А	В	Р	Р	Р	Р	Р	В	А	А	А	Р	Р	А	А	А	А	А	А
<i>Arctia</i> Schrank, 1802	Р	Р	В	В	Р	Р	Р	Р	Р	А	А	В	Р	Р	Р	Р	Р	Р	М	А	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	М	Р	М	Р	М	Р	Р
<i>Epicaltia</i> Hübner, [1820]	Р	Р	А	Р	Р	Р	Р	Р	Р	А	А	Р	А	А	А	В	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р
<i>Eucharia</i> Hübner, [1820]	Р	Р	А	Р	Р	Р	Р	Р	Р	А	А	Р	А	А	А	В	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р
<i>Pericaltia</i> Hübner, [1820]	А	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	А	А	В	Р	Р	Р	А	Р	А	М	Р	Р	Р	В	А	А	А	Р	Р	А	Р	Р	Р	Р	Р
Вес признака	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1

Примечание. В — полиморфизм; М — вектор признака отсутствует; ? — состояние признака неизвестно.

9. Размер ункуса: длинный (плезиморфное состояние), укороченный (апоморфное состояние).
10. Форма ункуса: заостренный (плезиморфное состояние), расширенный (апоморфное состояние).
11. Задняя часть тегумента: простая (плезиморфное состояние), расширенная (апоморфное состояние).
12. Апикальный отросток вальв: перед вершиной вальвы (плезиморфное состояние), на самой вершине (апоморфное состояние).
13. Форма сечения апикального отростка вальв: уплощенная (плезиморфное состояние), округлая (апоморфное состояние).
14. S-образный изгиб апикального отростка вальвы: отсутствует (плезиморфное состояние), имеется (апоморфное состояние).
15. Вытянутый приотсранный вентральный угол вальвы: отсутствует (плезиморфное состояние), имеется (апоморфное состояние).
16. Асимметрия в строении вальв: не выражена (плезиморфное состояние), выражена (апоморфное состояние).
17. Пеникулы и склеротизации транстиллы: имеются и то, и другое (плезиморфное состояние); имеются только пеникулы (апоморфное состояние).
18. Пеникулы: имеются (плезиморфное состояние), редуцированы (апоморфное состояние).
19. Количество отростков пеникул: 1 пара (плезиморфное состояние), 2 пары (апоморфное состояние).
20. Срединный отросток юксты: имеется (плезиморфное состояние), отсутствует (апоморфное состояние, новый признак).
21. Темные перевязи на передних крыльях: узкие, непрерывные (плезиморфное состояние); в виде отдельных пятен (апоморфное состояние).
22. Темный рисунок на крыльях, первый вариант: поперечный (плезиморфное состояние), продольный не по жилкам (апоморфное состояние).
23. Темный рисунок на крыльях, второй вариант: поперечный (плезиморфное состояние), продольный по жилкам (апоморфное состояние).
24. Гипертрофия темного рисунка на передних крыльях: не выражена (плезиморфное состояние), выражена (апоморфное состояние).
25. Рисунок между жилками *Cu* и *A*: из ряда мелких пятен (плезиморфное состояние), в виде длинного штриха, особенно хорошо выраженного в основании крыла (апоморфное состояние).
26. Зубчатое поле на вершине здеагуса: отсутствует (плезиморфное состояние), имеется (апоморфное состояние).
27. Кили на конце апикального отростка вальвы: отсутствуют (плезиморфное состояние), имеются (апоморфное состояние).
29. Поствагинальная пластинка: приближена к остиуму (плезиморфное состояние), удалена от остиума (апоморфное состояние).
30. Размер предстиальных складок: короткие (плезиморфное состояние), длинные (апоморфное состояние). Простая структура принимается плезиморфной по отношению к более сложной.
31. Форма предстиальных складок: овальные или треугольные (плезиморфное состояние), с обособленной вершиной лопастью (апоморфное состояние). Простая структура принимается плезиморфной по отношению к сложной.
32. Бурса: большая (плезиморфное состояние), маленькая (апоморфное состояние).
33. Булла: большая (плезиморфное состояние), маленькая (апоморфное состояние).

Для филогенетического анализа был выбран метод 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 плезиморфного состояния к апоморфному задается самим исследователем. Это позволяет более взвешенно относиться к определению плезиморфий и опираться не только на единственную внешнюю группу, некоторые представители которой могут иметь и апоморфные состояния признаков. В рамках метода также более адекватно учитываются реверсии, приравняемые к апоморфным состояниям. Еще одной важной положительной чертой метода SYNAP является возможность задания «веса» признаков, что очень важно, если какой-то признак возникает впервые и отсутствует во всех внешних группах. Такому уникальному признаку придается максимальный вес, поскольку его обладатели, несомненно, являются близкими родственниками. Полученная кладограмма представлена на рисунке.



Кладограмма трибы Arctiini, полученная методом SYNAP.

Цифры соответствуют номерам признаков, приведенных в тексте; n — состояние признака не определено; p — параллелизм, r — реверсия.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Наиболее обособленное положение в трибе занимает род *Atlantarctia*, обычно рассматриваемый европейскими систематиками в составе рода *Arctia* (de Freina, Witt, 1987). Архаичное строение уплощенных вальв, а также короткий и плоский, сдвинутый на костальный край вальвы апикальный отросток сближают этот род с представителями примитивной трибы Callimorphini. Однако для него характерны и аутопоморфии, из которых наиболее бесспорны укороченный ункус и наличие вытянутого приостренного вентрального угла вальвы.

Все другие роды трибы образуют 3 основные клады. В первой из них, включающей таксоны, характерные для равнин умеренной зоны, обособляется группа родов *Arctia*—*Epicallia*—*Parasemia*—*Hyphoraia*—*Eucharia*—*Pericallia*. Для большинства из них характерен укороченный и расширенный к основанию ункус, и только у *Parasemia*—*Hyphoraia* он вторично удлиняется. Перечисленные роды распадаются на 4 основные подгруппы. У *Arctia* предстиальные складки имеют обособленную вершинную лопасть; у *Eucharia*—*Pericallia* происходит сильная гипертрофия тегумента (с образованием своеобразных дорсальных выступов) и связанное с ней резкое укорочение ункуса; у *Parasemia*—*Hyphoraia* имеется целый ряд синпоморфных признаков, из которых наиболее яркие — присутствие волосков на глазах, слияние светлых пятен на передних крыльях в продольный штрих между стволом *Cu* и жилкой *A*, отодвинутая от остиума постгенитальная пластинка и укороченная бурса. Род *Epicallia* сближается с последней парой родов по присутствию вытянутого приостренного вентрального угла вальвы и гипертрофии темного рисунка на передних крыльях.

Остальные роды трибы, характерные в основном для северных и горных азиатских и североамериканских регионов Голарктики, формируют кладу, имеющую вид своеобразной лестницы. Наиболее близкими в ней оказались роды *Gonerda*—*Preparctia*, о чем свидетельствуют очень сходный рисунок крыльев и наличие пеникулы при отсутствии транстиллы. Род *Sinoarctia* занимает обособленное положение, судя по таким признакам, как укороченный ункус и наличие пеникулы при отсутствии транстиллы.

ченность крыльев самок, продольный темный рисунок на передних крыльях и уменьшенная булла. Группа *Borearctia—Pararctia—Platarctia* характеризуется наличием волосков на глазах, а группа *Oroncus—Orontobia—Acerbia—Platyrepia* — изогнутым апикальным отростком.

К сожалению, в связи с отсутствием материала не удалось исследовать строение гениталий самок видов из родов *Preparctia* и *Orontobia*. По этой причине нельзя считать окончательно доказанной часть кладограммы, объединяющую роды *Gonerda—Platarctia—Platyrepia*.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Исходя из того, что наиболее примитивные представители трибы *Arctiini* обитают в Средиземноморье, можно предположить европейское, а не сибирско-американское ее происхождение. Разделение двух крупных клад *Arctia—Pericallia* и *Gonerda—Platyrepia* автор связывает с изоляцией их предков еще в палеогене, первой — на территории западной Евразии, второй — в Азии и Северной Америке в период обособления этих частей Евразии и существования сухопутного моста в Берингии. В пользу такой датировки говорит обнаружение рода *Stauropolia*, отнесенного к данной трибе (Dubatolov, 1996) и, судя по рисунку крыльев, входившего во вторую кладу уже в миоцене Предкавказья. Позднее, вероятнее всего, в неогене и плейстоцене, представители обеих клад расселились по всей Евразии и Северной Америке.

Формирование тундровой фауны *Arctiini*, в которой представлены роды *Acerbia* и *Pararctia*, происходило в Азии и Северной Америке, что согласуется с данными о возникновении тундровых ландшафтов во второй половине плиоцена в Берингии (Фрадкина, 1995). Транспалеарктический бореальный род *Borearctia*, вероятнее всего, в своем происхождении также связан с Азией. Суббореальная же фауна *Arctiini* как степная, так и неморальная, формировалась в западной части Евразии.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байков К. С. Основы моделирования филогенеза по методу SYMAP. Новосибирск, 1999. 95 с.
- Дубатово В. В. Высшие медведицы (Lepidoptera, Arctiidae: Arctiinae) гор Южной Сибири. Сообщение 2 / Ред. Г. С. Золотаренко. Членистоногие и гельминты. Новосибирск: Наука, 1990. С. 139—169.
- Дубатово В. В. Филогенез чешуекрылых подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae). Построение филогенетической модели трибы Callimorphini методом SYMAP // Евразийский энтомологический журнал. 2006. Т. 5, вып. 2. С. 95—104.
- Фрадкина А. Ф. Палиностратиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Северо-Востока России. Новосибирск, 1995. 83 с.
- Dubatolov V. V. A list of the Arctiinae of the territory of the former U.S.S.R. (Lepidoptera, Arctiidae) // Neue Entomologische Nachrichten. 1996. Bd 37. P. 39—87.
- Freina J. de, Witt T. Die Bombyces und Sphinges der Westpalaearktis. München, 1987. Bd 1. 708 S.

Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Новосибирск.

Поступила 15 II 2007.

## SUMMARY

A new scheme of the phylogeny of the tribe Arctiini is proposed. The Western Mediterranean genus *Atlantarctia* is considered the most primitive one in the tribe; the rest of the genera form the two large clades *Arctia*—*Pericallia* and *Gonerda*—*Platyrepia*. The first clade is supposed to have subjected radiation in western Eurasia, and the second clade, in Asia and North America in the Palaeogene when eastern part of Asia was isolated from western Eurasia. Subsequently, most probably in the Neogene—Pleistocene, representatives of the both clades spread over the whole of Eurasia and North America. The Arctiini fauna of the tundra zone, which includes the genera *Acerbia* and *Pararctia*, was formed in Asia and North America, whereas the subboreal fauna (both steppe and nemoral) originated in western Eurasia. The boreal genus *Borearctia* most likely also has originated in Asia.