

ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ ИВАНОВИЧА КУРЕНЦОВА

A. I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings

2004

вып. XV

УДК 595.782: 591.46

ВЫЕМЧАТОКРЫЛЫЕ МОЛИ ПОДСЕМЕЙСТВА DICHOMERIDINAE (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE): ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ

М. Г. Пономаренко

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

На основе сравнительно-морфологического анализа строения гениталий с учетом данных по их функциональной морфологии установлена гомология структур копулятивного аппарата, показаны вероятные пути эволюционного преобразования генитальных структур, предложена кладограмма родственных отношений родов подсемейства Dichomeridinae мировой фауны. Пересмотрен таксономический объем подсемейства Dichomeridinae, в его состав включены 34 рода из трех триб: Anarsiini, Chelariini и Dichomeridini. Обосновано исключение из состава подсемейства родов *Brachmia* Hübner, *Filatima* Busck, *Xystophora* Wocke, *Paranarsia* Ragonot и *Athrips* Billberg. Предложена новая и пересмотрена ранее установленная синонимия: *Dichomeris* Hübner, 1818 = *Hyperecta* Meyrick, 1925, **syn. n.** = *Virgula* Omelko, 1999, **syn. n.** = *Resupina* Omelko, 1999, **syn. n.**; *Encolapta* Meyrick, 1913 = *Homoshelas* Meyrick, 1935, **syn. n.** = *Chelophoba* Meyrick, 1935, **syn. n.** = *Homochelas* Clarke, 1969, **syn. n.** Изменено таксономическое положение видов: *Encolapta aganactes* (Meyrick, 1935), **comb. n.**; *E. catarina* (Ponomarenko, 1994), **comb. n.**; *E. epichthonia* (Meyrick, 1935), **comb. n.**; *E. heppneri* (Park, 1995), **comb. n.**; *E. scriniata* (Meyrick, 1913), **comb. n.**; *E. subtegulifera* (Ponomarenko, 1994), **comb. n.**; *E. tegulifera* (Meyrick, 1932), **comb. n.** В работе приведены новые данные по функциональной морфологии гениталий самцов родов *Acompsia* Hübner, *Helcystogramma* Zeller, *Brachmia* Hübner, *Filatima* Busck и *Xystophora* Wocke.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	6
1. История изучения группы	8

2. Морфология основных отделов тела молей подсемейства Dichomeridinae	11
2.1. Голова	11
2.2. Грудь и ее придатки	12
2.3. Брюшко	18
2.4. Андрокониальные структуры	18
3. Функционально-морфологический анализ гениталий самцов	22
3.1. Строение мускулатуры гениталий самцов	22
3.2. Строение и функционирование скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов	27
3.2.1. Тегминальный функционально-морфологический комплекс	29
3.2.2. Вальварный функционально-морфологический комплекс	31
3.2.3. Фаллический функционально-морфологический комплекс	35
3.3. Происхождение основных структур копулятивного аппарата самцов и их эволюционные преобразования в подсемействе	37
3.3.1. Тегминальный функционально-морфологический комплекс	37
3.3.2. Вальварный функционально-морфологический комплекс	40
3.3.3. Фаллический функционально-морфологический комплекс	45
4. Морфология и эволюционные преобразования терминальных сегментов брюшка самок	49
4.1. Строение VIII и IX сегментов брюшка	51
4.2. Эволюционные преобразования приостиальной области	55
5. Способ фиксации полов при копуляции	57
6. Филогенетический анализ подсемейства Dichomeridinae	59
7. Система подсемейства Dichomeridinae	65
8. Приложение	73
8.1. Новые данные по функциональной морфологии гениталий самцов Dichomeridinae	73
8.2. Роды, вынесенные за пределы подсемейства Dichomeridinae	75
Литература	83
Summary	88

ВВЕДЕНИЕ

Выемчатокрылые моли подсемейства Dichomeridinae – бабочки средних и крупных для Gelechiidae размеров с размахом передних крыльев 8-25 мм. В настоящее время подсемейство включает более 1000 видов из 34 родов и распространено на всех континентах, за исключением Антарктиды. Габитуально бабочки подсемейства отличаются от других представителей выемчатокрылых молей характерной позой покоя, особенностью которой являются высоко поднятая голова, прижатые вдоль спинки усики и сложенные плоско крылья. В целом группа молей дихомеридин характеризуется большим морфологическим разнообразием, сочетая комплексы признаков, как исходного для группы плана строения, так и высоко специализированные черты, сопровождающиеся глубокими морфологическими перестройками. В силу такого богатства форм моли подсемейства Dichomeridinae, несомненно, являются удачной группой для исследований по эволюционной морфологии. Однако, несмотря на теоретический интерес, эта группа молей до настоящего времени остается недостаточно изу-

ченной. Одной из причин является слабая изученность семейства выемчатокрылых молей в целом. До настоящего времени отсутствуют работы, в которых на основе детального сравнительно-морфологического анализа была бы предложена обоснованная структура семейства с таксономически очерченными подсемействами. Другой причиной накопившихся нерешенных таксономических проблем в подсемействе *Dichomeridinae* является наличие у их представителей сложно устроенных копулятивных аппаратов, характеризующихся глубокими трансформациями, сопровождающимися, с одной стороны, процессами редукции, а с другой – многими новообразованиями. Это значительно осложняет установление гомологии структур и проведение сравнительно-морфологического анализа в подсемействе, а одностороннее изучение только скелетных структур резко ограничивает возможности исследований и приводит к противоречивым результатам.

В настоящей работе представлены результаты глубокого изучения выемчатокрылых молей с привлечением новых данных по функциональной морфологии их копулятивных аппаратов, что позволило выяснить гомологию используемых в таксономии гелехиид структур и провести сравнительно-морфологический анализ гомологичных генитальных придатков. Обширные исследования в семействе выемчатокрылых молей позволили существенно пересмотреть таксономические границы и объем подсемейства *Dichomeridinae*. На основе полученных результатов проведен филогенетический анализ подсемейства, в ходе которого был выявлен комплекс синапоморфий, позволяющий рассматривать подсемейство *Dichomeridinae* как монофилетическую группу, включающую три трибы: *Anarsiini*, *Chelariini* и *Dichomeridini*. Анализ морфологических рядов, отражающих трансформации генитальных структур в подсемействе дал возможность представить наиболее вероятные направления эволюции группы.

Методика и номенклатура, используемые в ходе исследования, а также морфологические обоснования таксономическим изменениям даны в соответствующих разделах. В тексте названия таксонов, включенные в систематический список (см. раздел 7), даны без указания автора, для всех остальных таксонов автор приводится при их первом упоминании.

Автор выражает глубокую благодарность всем коллегам, оказавшим помощь в получении научного материала, литературы, в проведении полевых работ и содействовавшим в проведении настоящего исследования: д.б.н. В. И. Кузнецову, д.б.н. С. Ю. Синеву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия), д.б.н. А. А. Стекольникову (Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия), Prof. K. Sattler, Dr. G. Robinson (Natural History Museum, London, UK), Prof. K. Mikkola (Zoological Museum Helsinki University, Helsinki, Finland), Dr. P. Huemer (Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck, Austria), Mr. O. Karsholt (Zoological Museum, København, Denmark), Dr. T. Matsuura, Dr. K. Yasuda (National Institute of Agro-Environmental Sciences, Tsukuba, Japan), Dr. R. Hodges (Systematic Entomology Laboratory, USDA, Washington, USA), Dr. W. Mey (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin,

Germany); Prof. K. T. Park (Center for Insects Systematics, Chuncheon, Korea), Prof. H. Li (Nankai University, Tianjin, China), к.б.н. М. М. Омелько (Горнотаежная станция ДВО РАН, Горнотаежное, Россия), В. И. Пискунову (Витебский государственный университет, Витебск, Белоруссия) и к.б.н. А. В. Бидзиле (Зоологический музей государственного университета, Киев, Украина). Автор искренне признателен фондам KOSEF (Korea) и JISTEC (Япония) за поддержку совместной работы с коллегами по исследованию палеарктического и тропического материала, а также фондам Королевского Общества (Royal Society, London, England) и Эрнста Майра (Ernst Mayr Grants, Cambridge, USA), финансово поддержавшим научно-исследовательскую работу в Британском музее естественной истории (NHM, London) и Музее естественной истории “Тригоре Антипа” (Muzeul de Istorie Naturala “Grigore Antipa”, Bucharest, Rumania).

1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГРУППЫ

Первые описания молей, относящихся в настоящее время к подсемейству Dichomeridinae, были сделаны во второй половине XVIII в. (Linnaeus, 1758; Clerck, 1759; Fabricius, 1781, 1794). Большая часть видов Dichomeridinae была описана в конце XIX – середине XX вв. Э. Мейриком (E. Meurick) из Индии и Северо-Восточного Китая; Ф. Уолкером (F. Walker) и Я. Хюбнером (J. Hübner) с территории Западной Палеарктики; Б. Клеменсом (B. Clemens), В. Чамберсом (V. Chambers) и Т. Уолсингхамом (T. de G. Walsingham) из Северной Америки; А. Янсом (A. Janse) из Южной Африки. Более половины таксонов родового ранга, относимых к рассматриваемому подсемейству, была описана Э. Мейриком.

Вплоть до 40-х годов XX в. в описаниях таксонов видового и родового рангов авторы ограничивались указанием размера бабочек, описанием строения придатков головы и груди, поэтому многие виды, рассматриваемые в настоящее время как близкие, были описаны не только в разных родах одного семейства, но и в родах, относимых ныне к разным семействам. В течение этого периода были описаны некоторые новые семейства, статус которых в последующем не был поддержан. В частности, было предложено отдельное семейство Dichomeridae (Hampson, 1918).

Э. Мейриком была предложена первая классификация накопившегося к началу XX в. большого фаунистического материала по выемчатокрылым молям (Meurick, 1925), в которой автором описанные к тому времени гелехииды были разделены на 9 родовых групп. Несмотря на то, что в выделении указанных групп были использованы только особенности строения усиков, губных щупиков и крыльев, этой классификации до настоящего времени во многом придерживаются исследователи семейства Gelechiidae.

Для двух групп Э. Мейриком типовыми были установлены роды *Chelaria* (ныне рассматривается в качестве младшего синонима рода *Hypatima*) и *Dichomeris*. Для первой группы вскоре был предложен ранг подсемейства Chelariinae с типовым родом *Chelaria* (Heslop, 1938). Позже было установлено подсемейство

Нуратиминае с типовым родом *Hypatima* (Kloet, Hincks, 1945). Однако, оба названия группы семейства не сопровождалось описанием и признаны непригодными (МКЗН, 2000, 4-е издание, ст. 13.1., 13.2.1.). В настоящее время пригодным является название Chelariinae, приведенное в работе, опубликованной вслед выше упомянутым (Le Marchand, 1947). Вторая выделенная Э. Мейриком группа с типовым родом *Dichomeris* во всех процитированных выше работах рассматривалась в ранге подсемейства Dichomerisinae, написание названия которого неоднократно исправлялось в последующем. В дальнейших работах, в которых были предложены системы выемчатокрылых молей, взгляды исследователей на таксономический ранг упомянутых групп разделились. Ряд ученых продолжает придерживаться традиционно сложившегося представления о системе гелехий и рассматривать группы родов, близких *Hypatima* и *Dichomeris*, в ранге отдельных подсемейств Chelariinae и Dichomeridinae (Sattler, 1973; Moriuti, 1982; Hodges, 1983; Park, 1983; Кузнецов, Стекольников, 1984; 2001; Karsholt et al., 1985; Leraut, 1997; Омелько, 1991; 1999a; 1999b; Bland et al., 2002). В последнее время самостоятельность подсемейства Chelariinae многими исследователями не поддерживается. Эта группа рассматривается в ранге трибы Chelariini в подсемействе Gelechiinae (Hodges, 1986; 1999; Kanazawa, Heppner, 1992; Karsholt, Riedl, 1996; Elsner et al., 1999; Huemer, Karsholt, 1999; Li, 2002) либо в подсемействе Dichomeridinae (Ивинскис, Пискунов, 1976; Пискунов, 1981; Пономаренко, 1992; 1999; Ponomarenko, 1997a; 1997b; Большаков, Пискунов, 2003). Следует упомянуть работу по насекомым Гавайских островов, в которой ранг обеих обсуждаемых групп понижен до триб Chelariini и Dichomeridini, а само семейство выемчатокрылых молей рассматривалось как подсемейство Gelechiinae в составе Scythrididae (Zimmermann, 1978).

Существуют различные точки зрения на таксономический состав подсемейства Dichomeridinae. *Chelaria*-group и *Dichomeris*-group в работе Э. Мейрика (Meurigis, 1925) объединили 81 род мировой фауны, более половины которых распространены в тропиках. В последующих публикациях, большинство из которых посвящено региональным фаунам, многие роды из включенных в выше указанные группы больше не упоминались. Чаще других в одну группу с *Hypatima* включался род *Anarsia*. Однако, несмотря на большое сходство в строении представителей обеих групп, глубокая специализация последней из них, сопровождающаяся значительными морфологическими изменениями, как во внешнем строении, так и в строении гениталий обоих полов, послужили основанием выделения молей-анарзий в отдельное семейство Anarsiidae (Amsel, 1977). Эта точка зрения не получила поддержки у исследователей. В настоящее время группа рассматривается в объеме одного рода, либо 2 родов *Anarsia* и *Ananarsia*, в трибе Chelariini (Karsholt, Riedl, 1996; Elsner et al., 1999; Li, 2002), либо в трибе Anarsiini (Пономаренко, 1992; 1999; Ponomarenko, 1997a; 1997b; Омелько, 1999a; Большаков, Пискунов, 2003).

В течение последних 80 лет в одной группе с родом *Hypatima* рассматривались, а некоторыми авторами включаются и в настоящее время, роды, явно принадлежащие к другим подсемействам гелехий: *Psoricoptera* Stainton (Bradley,

Fletcher, 1986); *Pectinophora* Busck, *Platyedra* Meyrick, *Pexicopia* Common, *Sitotroga* Heinemann, *Epilechia* Busck (Leraut, 1980; Burmann, 1981; Moriuti, 1982; Hodges, 1983; Karsholt et al., 1985; Vives, 1985); *Phrixocrita* Meyrick (Park, 1995); *Holcophora* Staudinger, *Aponoea* Walsingham (Karsholt, Riedl, 1996; Elsner et al, 1999); *Atrips* Billberg, *Paranarsia* Ragonot (Омелько, 1999б).

В работе К.Т. Пака и Р. Ходжеса, посвященной трибе Chelariini, в ее состав были включены роды *Anacampsis* Curtis и *Pexicopia* (Park, Hodges, 1995) со ссылкой на работу М. Пономаренко (1992). Поскольку я никогда не рассматривала эти роды ни в трибе Chelariini, ни в подсемействе Dichomeridinae, данное указание основывается на невнимательном прочтении текста публикации.

В процитированных выше работах состав *Dichomeris*-group, предложенный Э. Мейриком, не пересматривался. Дополнительно в этой же группе было предложено рассматривать роды *Thiotricha* Meyrick (Ивинскис и др., 1984), *Filatima* Busck и *Xystophora* Wocke (Омелько, 1999б).

Наиболее существенные изменения состава *Dichomeris*-group были сделаны в работе Р. Ходжеса (Hodges, 1986), где она была рассмотрена в составе 3 родов, представленных в североамериканской фауне. Там же было предложено 51 родовое название рассматривать младшими синонимами рода *Dichomeris*. Трудно однозначно оценить предложение объединить в одном роде более 50 родов. Вероятно, назревшее решение можно объяснить, с одной стороны, большим количеством описанных монотипических родов, не отличающихся существенно от типового вида рода – *Dichomeris ligulella* и сходных с видами, описанными ранее в пределах рода *Dichomeris*. Однако не все исследователи поддержали предложенные таксономические изменения. Так, род *Acanthophila*, указываемый Р. Ходжесом среди синонимов рода *Dichomeris*, в последующих публикациях рассматривается как самостоятельный (Ponomarenko, 1997a; 1997b; Омелько, 1999a; 1999б; Пономаренко, 1999; Elsner et al, 1999; Ponomarenko, Omelko, 2003; Большаков, Пискунов, 2003).

Обобщая результаты изучения молей Dichomeridinae, следует отметить отсутствие у исследователей единого взгляда на систему подсемейства и его таксономический состав. Наблюдающееся до настоящего времени включение в обсуждаемые выше группы родов на основе конвергентного сходства неомологичных структур и многочисленных параллелизмов свидетельствует о том, что использовавшиеся признаки не позволяют решить имеющиеся таксономические проблемы. В сложившейся ситуации необходимо использование в морфологических исследованиях наряду с признаками скелета данных по анатомии имаго.

Настоящая работа представляет собой обобщенные и дополненные новыми данными результаты исследования автором молей подсемейства Dichomeridinae за последние 15 лет, частично нашедшие отражение в серии публикаций (Пономаренко, 1989; 1991; 1992; 1993a; 1993б; 1999; Ponomarenko, 1994; 1995; 1997a; 1997b; 1998; 2000; 2002; Park, Ponomarenko, 1996a; 1996b; 1996c; 1998; 1999; Ponomarenko, Park, 1996; Ponomarenko, Kuranishi, 2000; Ponomarenko, Ueda, 2000; Ponomarenko, Huemer, 2001; Ponomarenko, Mey, 2002; Ponomarenko, Omelko, 2003).

2. МОРФОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ ОТДЕЛОВ ТЕЛА МОЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА DICHOMERIDINAE

2.1. Голова

Голова молей подсемейства Dichomeridinae покрыта плотно прилегающими чешуйками, ориентированными в направлении от глаз ко лбу, теменной области и затылку (рис. 1). Удлиненные чешуйки у некоторых представителей образуют небольшой хохолок, расположенный над глазом в направлении от основания усиков ко лбу. Усики простые, их длина достигает $2/3$ длины переднего крыла. Глаза большие, у некоторых родов позади усиков имеется пара небольших глазков. Хоботок хорошо развит, покрыт чешуйками. Нижнегубные щупики, как у большинства Gelechiidae, серповидно изогнуты вверх и назад и вершинами далеко заходят за глаза.

Из упомянутых структурных частей головы, особенности строения которых используются в таксономии Lepidoptera в целом, следует акцентировать внимание лишь на некоторых, которые имеют более или менее стабильное состояние в таксономических группах, выделяемых в пределах подсемейства Dichomeridinae.

Глазки. Наличие или отсутствие глазков, как правило, характерно для всех представителей того или иного рода. Так, род *Neofaculta* отличается наличием небольших глазков. В пределах *Dichomeris* только у некоторых групп близких видов тоже имеются глазки, но для всего рода в том объеме, который предложен Р. Ходжесом (Hodges, 1986), эти структуры не характерны. Остальные представители подсемейства отличаются отсутствием глазков.

Нижнегубные щупики. В трибе Anarsiini проявляется половой диморфизм в строении нижнегубных щупиков: для самцов характерно наличие редуцированного третьего членика в виде бугорка, тогда как у самок он относительно длинный и загнут кверху (рис. 2, 3). Второй членик нижнегубных щупиков имеет характерную для всех представителей того или иного рода форму пучка удлиненных чешуек на вентральном крае, а иногда и торчащие удлиненные чешуйки на дорсальном крае (рис. 4-11). Рыхлый щетковидный пучок характерен для *Hypatima*, *Paralida*, *Encolapta* и *Ethmiopsis*. Роды *Nothris*, *Bagdadia*, *Dendrophilia* и *Faristenia* отличаются плотным пучком более или менее треугольной формы, а у *Anarsia* и *Ananarsia* форма пучка четырехугольная. У *Neofaculta*, *Helcystogramma* и *Acanthophila* чешуйки плотно прилегают ко второму членику, не формируя пучок. В отличие от других представителей подсемейства второй членик нижнегубных щупиков у рода *Scodes* несет плотный пучок удлиненных чешуек на дорсальной стороне.

Следует обратить внимание, что после объединения более 50 родов в пределах рода *Dichomeris*, последний отличается большим разнообразием в строении щупиков у своих представителей.

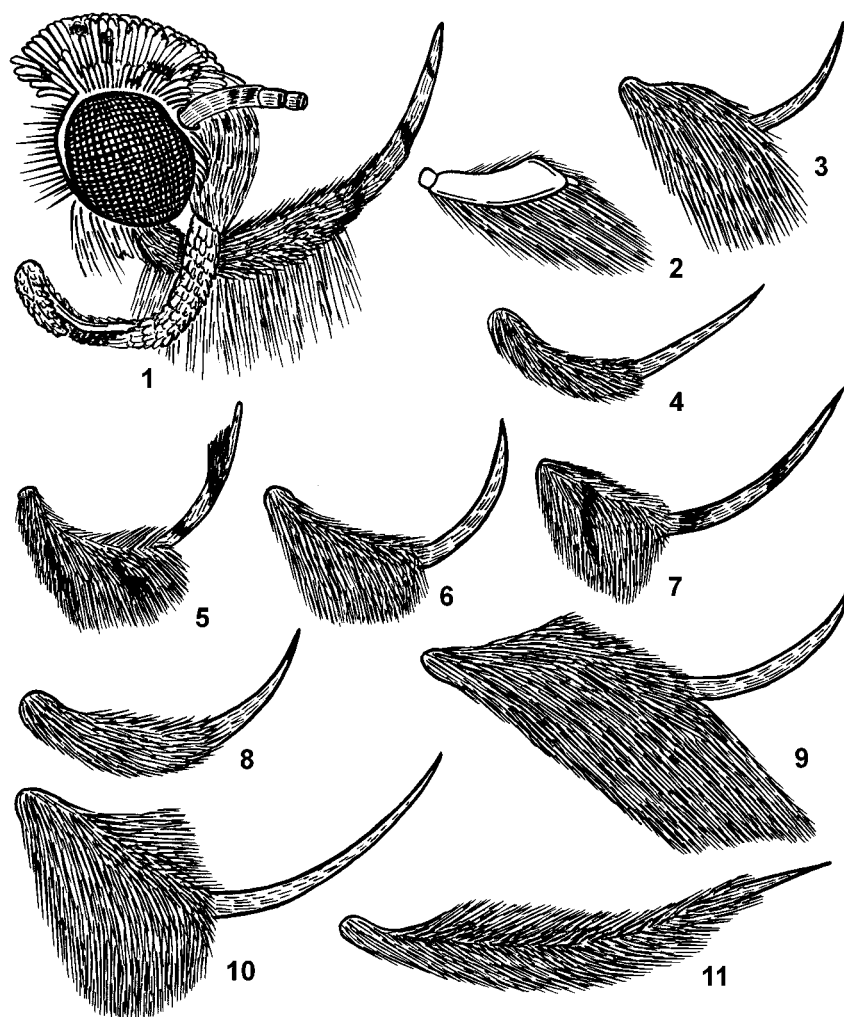


Рис. 1-11. Голова и нижнегубные щупики.

1 – *Encolapta* Meyr., голова; 2-11 – нижнегубные щупики: 2, 3 – *Anarsia bimaculata* Ponom. (2 – самец, 3 – самка); 4 – *Acompsia cinerella* (Cl.); 5 – *Hypatima excellentella* Ponom.; 6 – *Nothris lemniscella* (Zell.); 7 – *Faristenia ussuriella* Ponom.; 8 – *Dichomeris rasilella* (H.-S.); 9 – *D. derasella* ([Den. et Schiff.]); 10 – *D. oceanis* Meyr.; 11 – *D. okadai* (Mrt.).

2.2. Грудь и ее придатки

В целом, грудь молей из подсемейства *Dichomeridinae* имеет обычное для чешуекрылых строение. Грудные ноги нормально развиты. Передние голени с эпифизом, а средние и задние голени с одной и двумя парами шпор соответ-

венно (рис. 13-15). Из придатков груди в таксономических исследованиях наибольшее внимание уделяется особенностям строения крыльев.

Форма и окраска крыльев. Передние крылья у большинства представителей подсемейства более или менее ланцетовидные, только у некоторых видов из родов *Dichomeris* и *Helcystogramma* они почти трапециевидные с оттянутой и заостренной вершиной. У многих представителей подсемейства (*Encolapta*, *Ethmiopsis*, *Hypatima*, *Neofaculta*, *Anarsia*, *Nothris*, *Acanthophila*, некоторые виды *Dichomeris*) проксимальная половина крыла лопастевидно расширена. У некоторых видов из триб Chelariini и Anarsiini расширенная часть проксимальной половины крыла образует дистальный клиновидный выступ. Характерная для большинству гелехиид выемка на внешнем крае задних крыльев у бабочек из многих родов подсемейства Dichomeridinae выражена слабо или отсутствует.

Окраска крыльев разнообразна (рис. 16-22). Большинство представителей триб Anarsiini и Chelariini отличается сероватым фоном передних крыльев, иногда с коричневатым оттенком. Окраска передних крыльев состоит из штрихов темно-серого цвета, пятен неопределенной формы и точек. Приблизительно посередине костального края крыльев часто имеются параллельные штрихи и более крупное пятно. Реже передние крылья однотонные или с перевязью. Близка к описанной окраска крыльев у *Acanthophila* из трибы Dichomeridini. Бабочки из рода *Nothris* (Chelariini), так же как большинство видов номинативной трибы, имеют более яркую окраску с черными точками, перевязями, извитыми линиями на рыжевато-желтом, светло-коричневом и коричневом фоне. Какие-либо закономерности в расположении элементов рисунка на передних крыльях не обнаружены. Окраска задних крыльев однотонная, сероватая или светло-коричневая, реже желтоватая.

Сцепочные аппараты крыльев. В строении основного сцепочного аппарата крыльев проявляется половой диморфизм, типичный для папилиноморфных чешуекрылых. На переднем крыле самцов зацепка в виде покрытого чешуйками лопастевидного выроста нижней поверхности переднего крыла, а у самок – в виде двух почти параллельных рядов щетинок, направленных навстречу друг другу. Один ряд расположен на субкостальной жилке, второй – на радиальном стволе. На заднем крыле уздечка представлена у самцов 1 крепкой, а у самок – 3 более тонкими щетинками. Кроме типичного френатного сцепочного аппарата, почти у всех родов триб Anarsiini и Chelariini обнаружен и дополнительный сцепочный аппарат одинакового строения у самцов и самок (Пономаренко, 1993а). Он состоит из двух рядов щетинок, совпадающих при наложении крыльев. Ряд щетинок на нижней поверхности переднего крыла расположен вдоль проксимальной половины заднего края. На верхней поверхности заднего крыла косой ряд щетинок тянется от редуцированной базальной части радиального ствола к субкостальной жилке (рис. 12). Дополнительный сцепочный аппарат не найден у родов *Faristenia*, *Nothris* и *Neofaculta*.

Жилкование крыльев. В таксономии Gelechiidae и, в частности, подсемейства Dichomeridinae при выделении таксонов родового ранга и выше ранее широко, в настоящее время реже, использовались особенности жилкования крыльев. В ходе исследования отчетливых отличий по этому признаку между

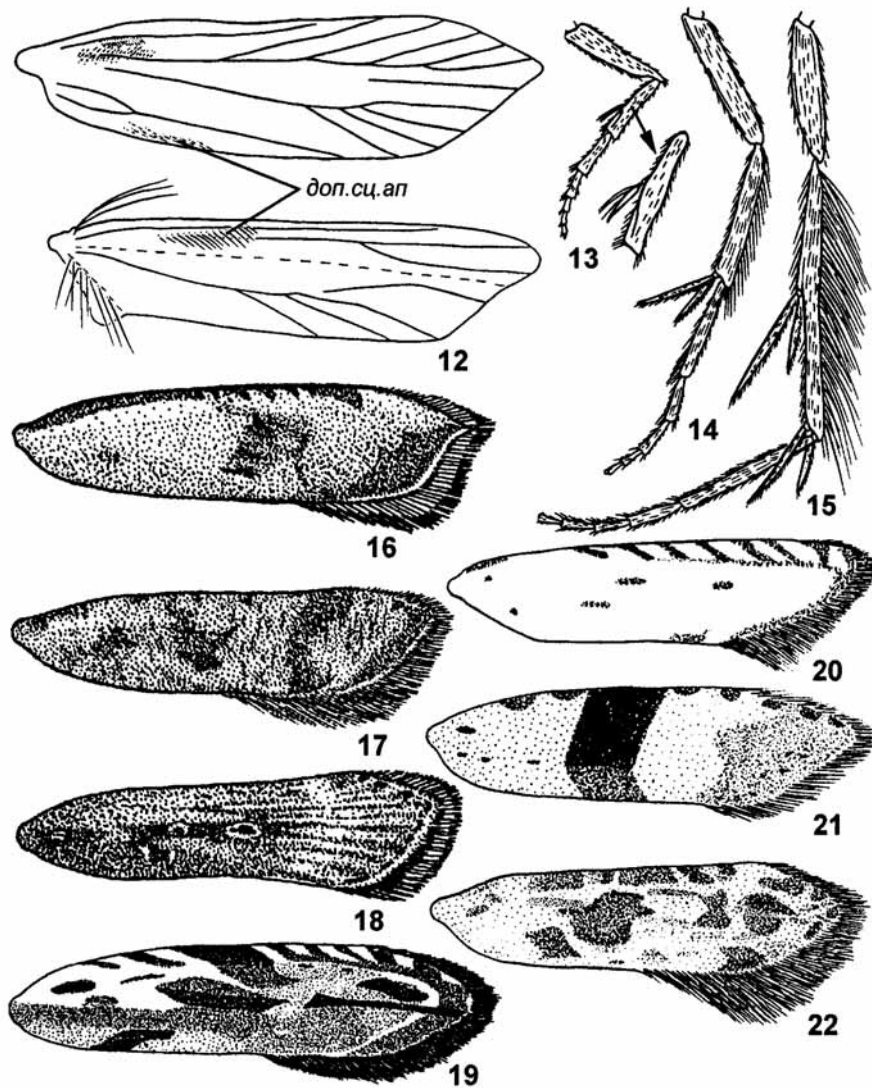


Рис. 12-22. Детали внешнего строения.

12 – дополнительный сцепочный аппарат крыльев (*доп. сц. ап.*); 13-15 – ноги: 13 – передняя, 14 – средняя, 15 – задняя; 16-21 – рисунок переднего крыла: 16 – *Dichomeris oceanis* Меур.; 17 – *D. harmonias* Меур.; 18 – *Helcystogramma triannulella* (H.-S.); 19 – *Hyapatima venefica* Ponom.; 20 – *Anarsia eburnella* Chr.; 21 – *Dendrophilia mediofasciana* (Park); 22 – *D. leguminella* Ponom.

трибами подсемейства не обнаружено. Бабочки из многих родов (*Acompsia*, *Anarsia*, *Bagdadia*, *Neofaculta*), принадлежащих к разным трибам, имеют сходное расположение жилок (рис. 23-26). Одинаково у всех *Dichomeridinae* расположена субкостальная жилка (*Sc*), упирающаяся в середину костального края. Базальная часть радиального ствола у многих родов подсемейства редуцирована. Почти у всех родов подсемейства в радиальном секторе имеется пять жилок. Жилки R_1 - R_3 почти параллельны и находятся на общем стебле. Все радиальные жилки выходят на костальный край крыла. Только у некоторых представителей подсемейства имеется поперечная жилка, соединяющая первую медиальную (M_1) и радиальный ствол, тогда как у остальных жилка M_1 свободная. Жилки M_2 и M_3 всегда соединены поперечной жилкой. Обычно имеется три медиальные жилки, которые подходят к внешнему краю крыла. Кубитальные жилки, отходя от общего ствола, упираются в задний край крыла вблизи торнального угла. У всех родов триб *Anarsiini* и *Chelariini*, а также некоторых видов *Helcystogramma*, *Acompsia*, *Acanthophila*, CuA_1 и CuA_2 отходят раздельно. Всегда имеется поперечная жилка, соединяющая M_3 и CuA_1 . Задняя кубитальная жилка (CuP) редуцирована, а сохраняющие обособленность в основании жилки $1A$ и $2A$ затем сливаются в одну и подходят примерно к середине заднего края крыла.

Из различий в жилковании переднего крыла можно отметить, что только у бабочек из рода *Faristenia*, жилка M_2 свободная (рис. 28), а у небольшой группы представителей номинативной трибы подсемейства CuA_1 и CuA_2 расположены на общем стебле (рис. 27). В некоторых работах наличие общего стебля у жилок CuA_1 и CuA_2 у группы родов, близких *Dichomeris*, придается важное значение (Омелько, 1999б). Однако, еще в А. Янсом было показано, что у 146 родов из 391, включаемых Э. Мейриком в семейство выемчатокрылых молей, кубитальные жилки передних крыльев расположены на общем стебле (Janse, 1954).

Выявлены отличия в жилковании переднего крыла не только между родами, но и между видами, принадлежащими к одному роду. Так, у *Encolapta tegulifera* и *E. catarina* редуцирована жилка M_1 , а у *E. subtegulifera* R_4 , R_5 и M_1 (рис. 29, 30). У *Hypatima rhomboidella* (Linnaeus) жилки R_5 и M_1 находятся на общем стебле, а у *H. venefica* Ponomarenko M_1 выходит из одной точки с общим стеблем жилок R_4 и R_5 (рис. 31, 32). Обнаружено, что в роде *Acanthophila* на переднем крыле отсутствует жилка R_5 (рис. 33).

Жилкование задних крыльев у всех родов сходно. Жилка *Sc* обычно соединена с косою поперечной жилкой R_1 . Последняя сохраняется даже тогда, когда базальная часть радиального ствола редуцирована. Как $Sc+R_1$, так и R_5 выходит на костальный край. Первая медиальная жилка (M_1) всегда отходит от R_5 , M_2 свободна, а жилка M_3 на общем стебле с CuA_1 . Все медиальные жилки упираются во внешний край крыла, тогда как кубитальные (CuA_1 , CuA_2) – в задний край вблизи торнального угла. Анальные жилки почти у всех молей подсемейства редуцированы.

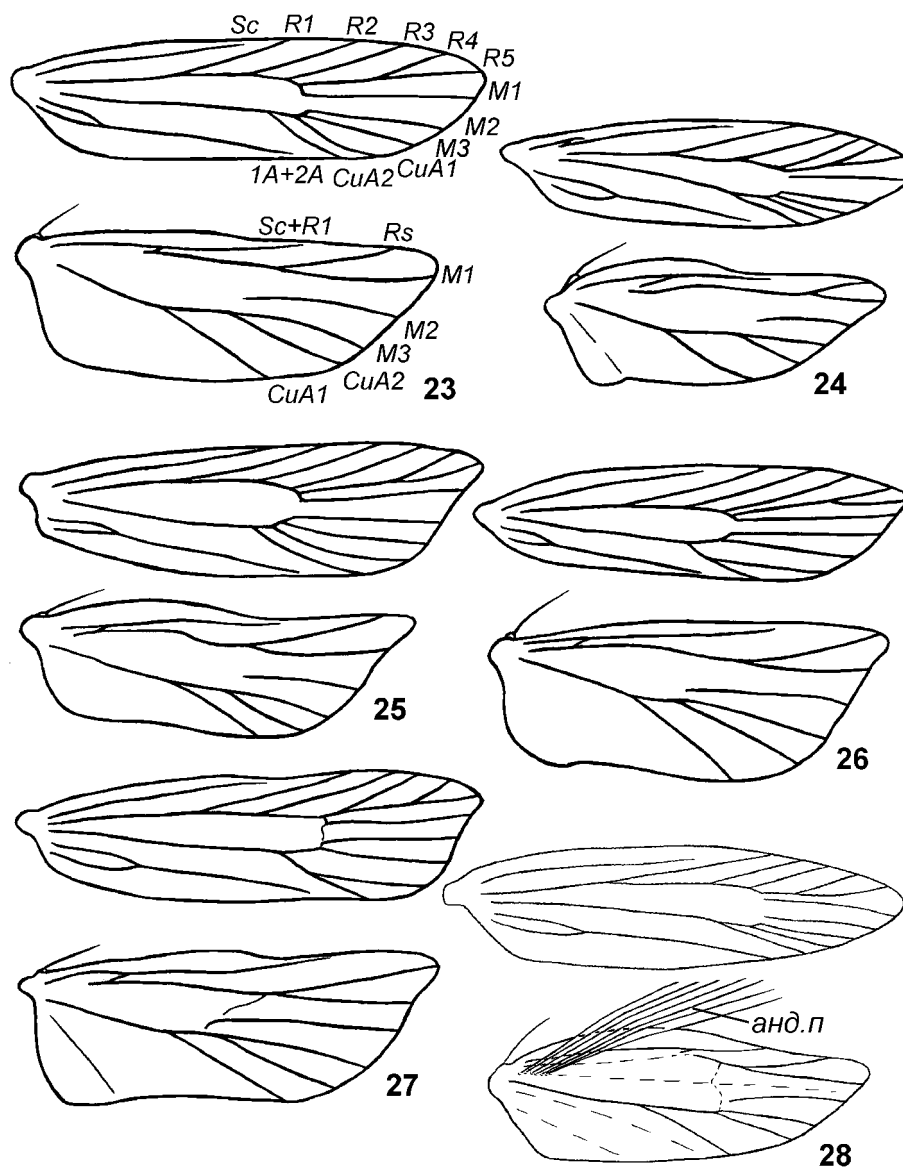


Рис. 23-28. Жилкование крыльев.
 23 – *Neofaculta infernella* (H.-S.); 24 – *Anarsia halimodendri* Chr.; 25 – *Acompsia cinerella* (Cl.); 26 – *Helcystogramma lutatella* (H.-S.); 27 – *Dichomeris heriguronis* (Mtsm.); 28 – *Faristenia omelkoi* Ponom. андр. п – андрокониальный пучок.

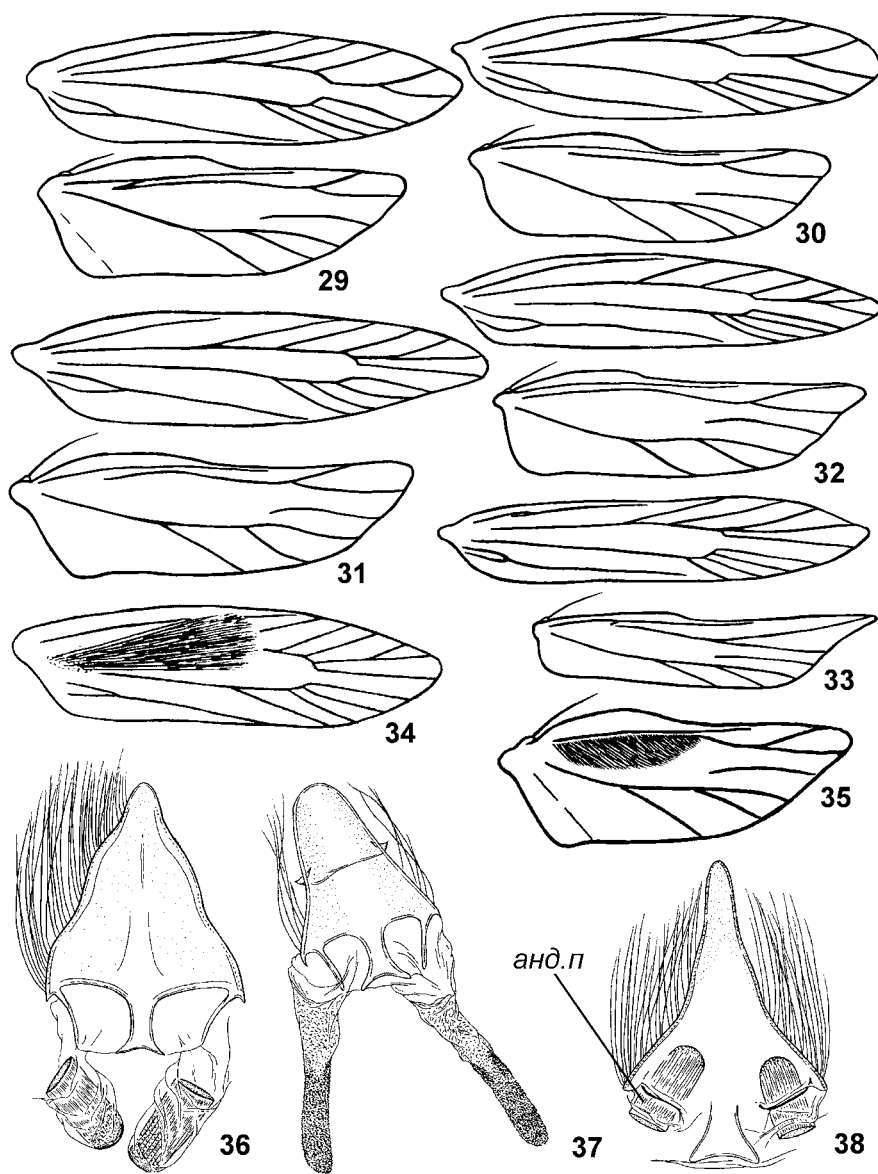


Рис. 29-38. Детали внешнего строения.

29-33 – жилкование крыльев: 29 – *Encolapta catarina* (Ponom.); 30 – *E. tegulifera* (Meugick); 31 – *Hypatima venefica* Ponom.; 32 – *H. rhomboidella* L.; 33 – *Acanthophila lucistriaella* Ponom. et Om.; 34-38 – андрокониальные структуры: 34 – *Anarsia ulneongensis* Park et Ponom., переднее крыло; 35 – *A. bipinnata* (Meug.), заднее крыло; 36-38 – VIII тергит брюшка: 36 – *Hypatima* sp.; 37 – *H. isopogon* (Meug.); 38 – *H. corynetis* (Meug.).

Описанные выше особенности жилкования крыльев Dichomeridinae демонстрируют большую неустойчивость в расположении жилок, наблюдающуюся не только в пределах таксонов надродового ранга, но и в пределах родов. Группировки видов, очерченные на основании сходства жилкования крыльев, не поддерживаются при изучении других структур. Результаты, полученные в ходе исследования, показали, что особенности жилкования крыльев у выемчатокрылых молей имеют невысокое диагностическое значение.

2.3. Брюшко

Сегменты брюшка молей Dichomeridinae, за исключением базальных, гладкие, одинакового строения. В базальной части брюшка наибольшее внимание исследователей привлекает II стернит.

II стернит брюшка. В рассматриваемом подсемействе только у рода *Nothris* на этом стерните, ближе к переднему краю, имеются две небольшие зоны мелких, едва заметных шипиков (рис. 40). Особенности строения II стернита брюшка было предложено использовать в качестве одного из признаков, отличающих подсемейства Gelechiidae, в частности Pexicoreinae, Gelechiinae и Dichomeridinae (Hodges, 1986). С целью выяснения диагностической значимости признаков II стернита был проведен сравнительный анализ его строения у различных родов семейства выемчатокрылых молей.

В результате сравнения II стернита брюшка у различных представителей Dichomeridinae описанное Р. Ходжесом строение обнаружено только у половины родов, причем относящихся к разным трибам (*Anarsia*, *Ananarsia*, *Hypatima*, *Neofaculta*, *Dichomeris*, *Acanthophila*). У них на стерните отчетливо выражены вены, его передний край с округлыми лопастями, но без аподем (рис. 44-46). Роды *Acompsia* и *Helcystogramma* отличаются отсутствием венул. Однако, если рассматриваемый стернит у названных родов в целом сходен с выше описанным, то у *Nothris*, близость которого к роду *Hypatima* не вызывает сомнений, строение II стернита такое же, как у *Pexicopia* (Pexicoreinae) (рис. 40, 41). У *Encolapta* и *Dendrophilia*, передний край этого стернита без лопастей, но имеются образования, напоминающие аподемы у *Platyedra* (Pexicoreinae), но в отличие от последнего у этих родов хорошо выражены вены (рис. 42). С другой стороны, строение II стернита брюшка у *Anacampsis* и *Pseudotelphusa* Janse (подсемейство Gelechiinae) такое же, как у большей части Dichomeridinae, а у рода *Metzneria* Zeller (Anomologinae) сходно с таковым у *Gelechia* Hübner (рис. 39, 43). Таким образом, строение II стернита разнообразно у представителей Gelechiidae и на его основании нельзя ограничить таксоны ранга подсемейства.

2.4. Андрокониальные структуры

Грудь. У самцов многих видов рода *Dichomeris* имеется пучок длинных волосовидных чешуек на анепистернуме среднегруди (Hodges, 1986: 21, fig. 5). Подобный пучок был обнаружен и у представителей рода *Anarsia* (рис. 47). У

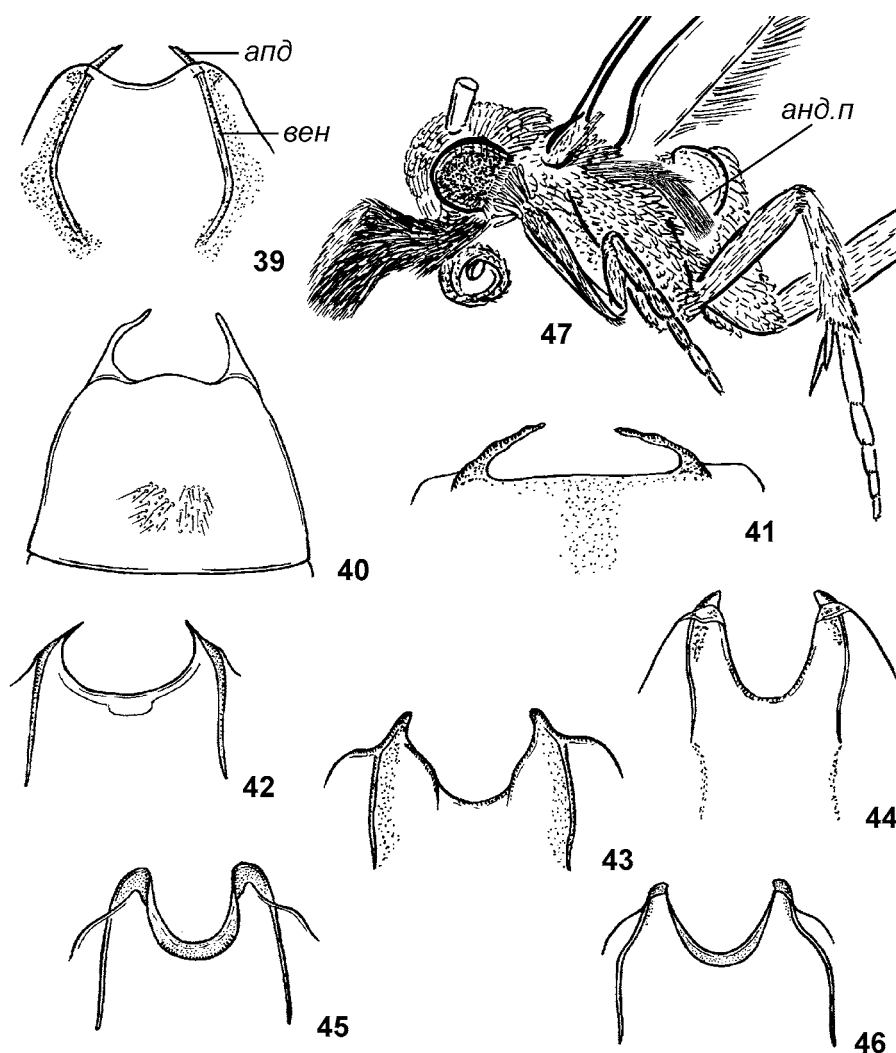


Рис. 39-47. Детали внешнего строения.

39-46 – II стернит брюшка: 39 – *Gelechia* Hbn.; 40 – *Nothris verbascella* (Den. et Schiff.); 41 – *Pexicopia malvella* Hbn.; 42 – *Encolapta tegulifera* Meyr.; 43 – *Anacamptis populella* (Cl.); 44 – *Dichomeris oceanis* Meyr.; 45 – *D. rasilella* (H.-S.); 46 – *Hypatima excellentella* Ponom.; 47 – *Anarsia bipinnata* (Meyr.), самец, голова и грудь. *анд* – аподема, *вен* – вена.

всех представителей подсемейства развиты щетки плотных волосовидных чешуек на дорсальной поверхности задних голеней (рис. 15). Более рыхлые длинные волосовидные пучки имеются на задних крыльях – у корней в складках и на их поверхности в области анальных жилок. Кроме того, у некоторых видов трибы

Anarsiini обнаружены длинные плотные пучки видоизмененных чешуек на исподе передних крыльев в базальной части радиальной ячейки, а также ряд относительно коротких волосовидных чешуек на исподе задних крыльев вдоль базальной части *Sc* (рис. 34, 35). Подобные андрокониальные структуры обнаружены у рода *Faristenia*: вдоль базальной части радиального ствола на верхней поверхности задних крыльев имеется ряд относительно толстых и очень длинных (превышающих $2/3$ длины крыла) волосовидных чешуек, укладываемых при сложенных крыльях довольно плотной кистью вдоль крыла (рис. 28).

Брюшко. Плотные щетки чешуек, превышающие длину копулятивных придатков, расположены у самцов на заднем крае VIII, а у самок VII сегментов. Более сложны устроены андрокониальные структуры в области гениталий. Очень специализировано их строение у самцов родов *Dichomeris* и *Acanthophila* (рис. 48). Толстые длинные пучки волосовидных чешуек погружены в мембранозные мешки по бокам тегумена. Эти мешки поддерживаются паратегминальными склеритами и их лентовидными выростами, которые сильно модифицированы. Строение паратегминальных склеритов имеет таксономическое значение для диагностики этих родов. У *Acompsia* и *Helcystogramma*, плотные андрокониальные пучки в области гениталий отсутствуют, но на паратегминальных склеритах расположены длинные видоизмененные чешуйки, превышающие по длине кукуллусы. Длинные пучки волосовидных чешуек, подобные таковым у родов *Dichomeris* и *Acanthophila* и связанные с паратегминальными склеритами, обнаружены у немногих тропических представителей трибы Anarsiini (*Ananarsia* spp.) (рис. 50). Андрокониальные структуры, связанные со склеритами гениталий, не обнаружены у молей трибы Chelariini, представленных в Палеарктической фауне. Однако, подобные пучки имеются у некоторых тропических видов этой трибы и связаны они с VIII тергитом (*Hypatima* spp.), (рис. 36, 38, 49). Редко встречаются удлиненные мешковидные образования, также связанные с VIII тергитом (рис. 37).

Обобщая обзор черт внешней морфологии молей подсемейства Dichomegidae, можно заключить, что особенности строения головы, груди и их придатков, а также соматических сегментов брюшка в целом имеют невысокую систематическую ценность, так как ни один из рассмотренных выше признаков, или даже несколько из них, не позволяют надежно выделять таксономические группы. Для таксона ранга подсемейства характерные черты внешней морфологии не обнаружены. Единственным признаком, характеризующим трибу, является половой диморфизм в строении нижнегубных щупиков у молей Anarsiini. Все остальные рассмотренные структуры имеют сходное строение у групп родов, относимых к разным трибам. Для характеристики таксонов родового ранга можно выделить признаки лишь у некоторых из них. Это андрокониальные кисти на задних крыльях у *Faristenia*, андрокониальный аппарат у *Dichomeris* и *Acanthophila*, а также зоны шипиков на II стерните у *Nothris*. Однако и в этих случаях, для исключения ошибки при параллельном возникновении структур сходного строения, выводы о близости объединяемых в роде видов важно подтверждать комплексом других признаков. По внешним признакам

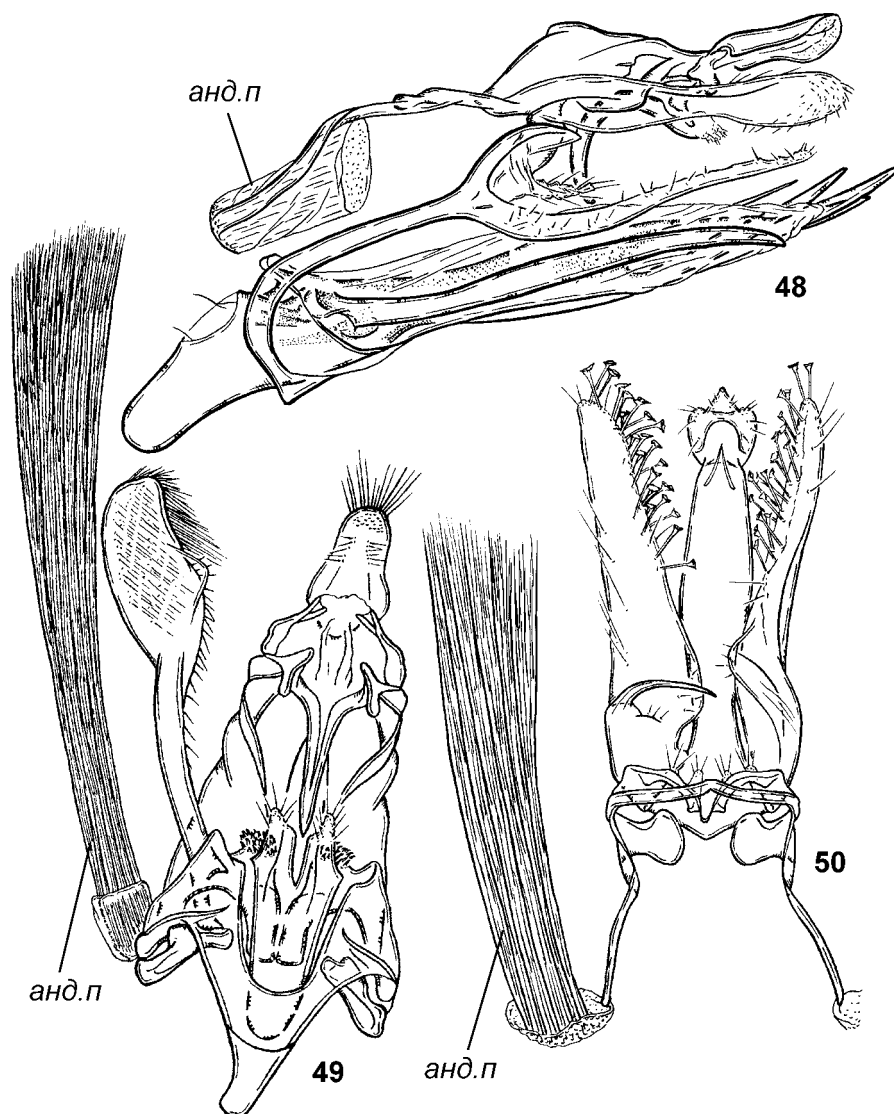


Рис. 48-50. Андрокониальные структуры.

48 – *Acanthophila silvania* Ponom. et Om.; 49 – *Hypatima anguinea* (Meur.); 50 – *Ananarsia didymopa* (Meur.).

гораздо надежнее идентифицируются таксоны ранга вида, особенно если бабочки обладают яркой окраской или характерным рисунком на передних крыльях. По рисунку крыльев можно отличить почти всех молей подсемейства.

Оценка значимости признаков внешней морфологии для диагностики подсемейства, трибы, рода и вида показала, что чем выше ранг таксона, тем менее надежным становится их использование. Для ограничения таксонов родового ранга и выше следует руководствоваться всем комплексом признаков, как внешнего строения, так и морфологии гениталий, рассматривая последние в качестве основных.

3. ФУНКЦИОНАЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ

С момента предложения первой классификации выемчатокрылых молей (Meurick, 1925) было опубликовано более двух с половиной десятков работ, в которых более или менее была изменена структура подсемейства *Dichomeridinae* и пересмотрена система *Gelechiidae* в целом. Анализируя предлагавшиеся новшества, можно выявить серию комбинаций элементов из ранее предложенных, а в последних работах прослеживается тенденция возврата во взглядах на систему группы к более ранним этапам ее изучения. Исследование структур копулятивного аппарата у гелехийд в начале XX века позволило выявить гетерогенность многих таксонов родового и выше рангов, описанных на основе только признаков внешней морфологии. Однако, этап успешной первичной ревизии группы выемчатокрылых молей прошел, и ситуация, сложившаяся в настоящее время в исследованиях гелехийд, может быть охарактеризована, как тупиковая. Использование устаревающих методов исследования способствуют накоплению проблем, а не их разрешению. Это подтверждается заключением авторов в одной из последних публикаций, которым не удалось обнаружить синапоморфии для таксонов надродового ранга в рассматриваемом ими составе. Ссылаясь на многочисленные параллелизмы, они пишут, что “деление семейства на таксоны надродового ранга остается спорным и каждую из выделенных триб можно охарактеризовать только комбинацией различных признаков” (Huemer, Karsholt, 1999).

Работа с любой группой выемчатокрылых молей наталкивается на ряд трудностей. Наличие, с одной стороны, большого конвергентного сходства в строении негомологичных структур генитального аппарата в связи с выполнением ими сходных функций, а с другой – имеющиеся отличия в строении гомологичных структур, привели к выделению многочисленных полифилетических таксонов на основании гомоплазий. Выявление последних невозможно без глубокого сравнительно-морфологического анализа гениталий с установлением гомологии всех структурных частей копулятивного аппарата.

3.1. СТРОЕНИЕ МУСКУЛАТУРЫ ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ

Первые исследования функциональной морфологии гениталий самцов у гелехийд, в том числе четырех родов подсемейства *Dichomeridinae*, были проведены В.И. Кузнецовым и А.А. Стекольниковым (1978, 1984). Позже были исследованы

почти все роды подсемейства Dichomeridinae Палеарктики и ряд представителей из других подсемейств выемчатокрылых молей (Пономаренко, 1992; Ponomarenko, 1995, 1997b).

В первых работах, посвященных функциональной морфологии чешуекрылых, была разработана цифровая номенклатура мышц. Позже, с целью установления гомологии мышц всех брюшных сегментов, она была сопоставлена с новой унифицированной латинской номенклатурой (Кузнецов, Стекольников, 2001). В настоящей работе при первом упоминании мышц приводятся названия согласно обеим номенклатурам, далее по тексту в качестве рабочей используется цифровая номенклатура.

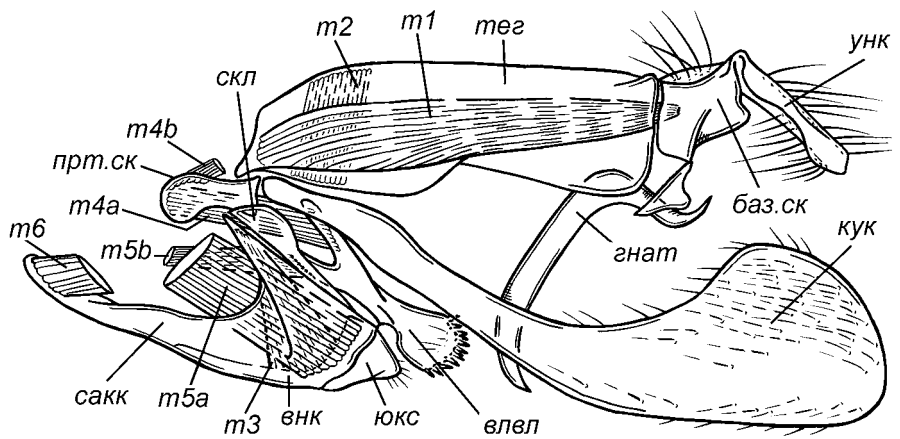
В копулятивном аппарате подсемейства Dichomeridinae описано 7 мышц, большинство из которых парные (рис. 51-54, 56-58, 71, 74).

Группа тергалных мышц (musculi tergales). Из этой группы у Dichomeridinae обнаружены только парные тергалные интерсегментарные мышцы, связывающие основание ункуса и переднюю часть тегумена, и у большинства представителей подсемейства функционально являющиеся депрессорами ункуса: *mt. 9-10* (musculus tergalis intersegmentalis 9-10) (= m_1). В пределах подсемейства мышцы занимают в основном стабильное положение (рис. 55, 56-58, 63, 72). Отличия заключаются в месте прикрепления проксимального и дистального концов. Почти у всех представителей подсемейства мышцы m_1 отходят от переднего края тегумена, и только у рода *Hypatima* обнаружено перемещение их проксимального конца на боковые стенки тегумена (рис. 53). Дистальный конец m_1 прикрепляется к основанию ункуса, либо к обособившимся от него базальному склериту (*Hypatima*, *Encolapta*), или треугольным латеральным пластинкам (*Faristenia*) (рис. 55).

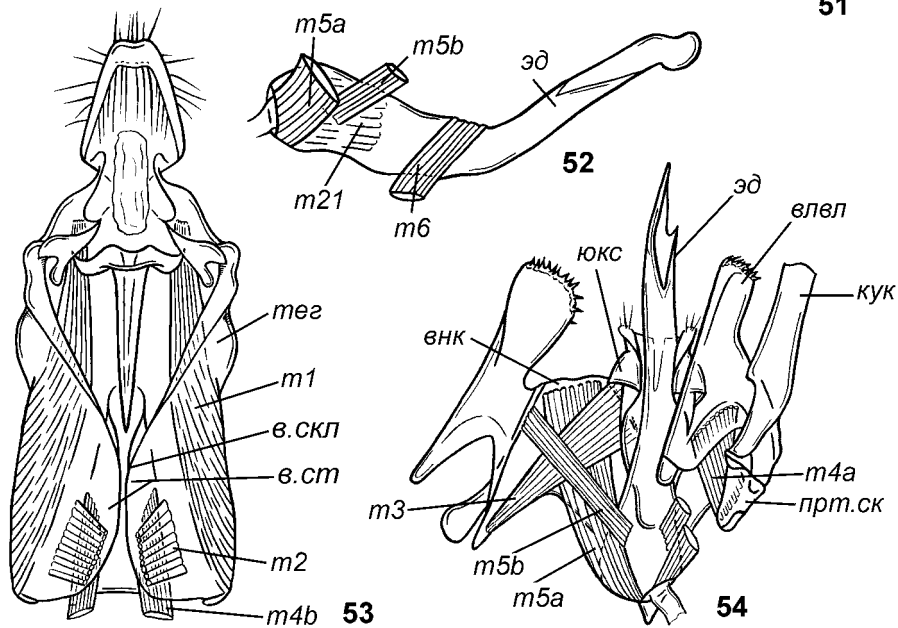
Группа мышц гонопод, или вальварная мускулатура (musculi gonopodales). В гениталиях молей подсемейства Dichomeridinae описаны две пары первичных наружных мышц гонопод. Первая пара представлена наружными дорсолатеральными мышцами – *mg. ed-1* (musculus gonopodalis externus dorso-lateralis) (= m_2), связывающими дорсальную и вентральную стенки тегумена и функционально являющимися экстензорами вальв (рис. 53). В трибе Chelariini эта пара мышц первоначально была описана как тергалные интрасегментарные дорсовентральные мышцы m_{12} (Кузнецов, Стекольников, 1984). Последующие исследования молей подсемейства Dichomeridinae и сравнительно-морфологический анализ мускулатуры выемчатокрылых молей, а также других представителей гелехиоидного комплекса, позволил установить гомологичность описанных у Chelariini мышц m_{12} дорсолатеральным мышцам m_2 (Пономаренко, 1992). Положение этих мышц в трибах Anarsiini, Chelariini и Dichomeridini (*Helcystogramma*) стабильно (рис. 51, 55, 56, 67, 75).

Вторая пара представлена наружными дорсомедиальными мышцами – *mg. ed-m* (musculus gonopodalis externus posterior) (= m_3), связывающими паратегминальные склериты с медиальной стенкой базальной части вальвы и функционально являющимися флексорами вальв (рис. 55, 56, 58). В пределах подсемейства мышцы m_3 имеют одинаковое строение и положение, за исключением родов

Hypatima и *Encolapta*, у которых выявлено расщепление этих мышц на 2 пучка m_{4a} и m_{4b} , с прикреплением дорсального пучка к вентральным складкам тегумена (рис. 51, 53, 59). В трибе Dichomeridini у родов *Acanthophila* и *Dichomeris* мышцы m_4 , прикрепляясь к паратегминальным склеритам, являющимся опорой для андрокониального аппарата, при сокращении способствуют разворачиванию пучков длинных волосовидных чешуек (рис. 57).



51



53

54

Группа фаллических мышц (musculi phallici). Функционирование эдеагуса обеспечивается двумя парами наружных фаллических мышц и одним внутренним мускулом фаллуса. Задние наружные мышцы фаллуса – *mph. ep* (musculus phallicus externus posterior) (= m_5), прикрепляясь к базальной части эдеагуса, при сокращении обеспечивают его протракцию. У *Dichomeridinae* мышцы m_5 расщепляются на 2 обособленных пучка m_{5a} и m_{5b} . Один из пучков этой мышцы начально рассматривался, как пучок передних наружных мышц фаллуса и был обозначен как m_{6b} (Кузнецов, Стекольников, 1984). В ходе сравнительно-морфологического анализа скелетно-мышечного аппарата самцов была установлена гомологичность последнего мышцам m_{5a} (Пономаренко, 1992). Положение пучка m_{5a} в пределах подсемейства стабильно: отходя от винкулума, он прикрепляется вокруг отверстия семяизвергательного протока эдеагуса или около него, чаще с вентральной стороны (*Chelariini* и род *Ananarsia*) (рис. 54-55, 67), либо на гребневидном выросте базальной части эдеагуса (*Anarsia*) (рис. 56). У молей трибы *Dichomeridini* мышцы m_{5a} прикрепляются к цекуму (рис. 57, 58).

В пределах подсемейства обнаружены отличия в прикреплении дорсального пучка мышц m_{5b} , который у триб *Chelariini* и *Dichomeridini* отходит от саккулусов, а у трибы *Anarsiini* от паратегминальных склеритов (рис. 51, 56, 58, 67). Его проксимальная часть прикрепляется около отверстия семяизвергательного протока эдеагуса (*Ananarsia*), к гребневидному выросту базальной части эдеагуса (*Anarsia*), сторонам базальной половины эдеагуса (*Hypatima*, *Encolapta*), либо к цекуму (*Dichomeridini*) (рис. 52, 56, 58, 67).

Передние наружные мышцы фаллуса – *mph. ea* (musculus phallicus externus anterior) (= m_6), связывая винкулум или саккус с вентральной, либо, реже, с дорсальной стенкой эдеагуса, функционируют как ретракторы эдеагуса (рис. 55-58, 71, 74).

Рис. 51-54. *Hypatima rhomboidella* L., строение скелето-мышечного аппарата гениталий. 51 – вид сбоку, эдеагус удален; 52 – эдеагус, вид сбоку; 53 – тегумен, вид снизу; 54 – стерральная область гениталий, вид сверху, правый кукуллус и дистальная часть левого кукуллуса удалены.

Обозначения на рис. 51-99, 110-113, 115-124. Скелетные структуры: *баз.ск* – базальный склерит ункуса, *в.ан* – выросты анеллуса, *в.скл* – вентральная складка тегумена, *в.ст* – вентральная стенка тегумена, *внк* – винкулум, *гнат* – гнатос, *гр.в* – гребневидный вырост, *д.унк* – дистальная часть ункуса, *дорс.пл* – дорсальная пластинка, *кук* – кукуллус, *прт.ск* – паратегминальный склерит, *сакк* – саккус, *скл* – саккулус, *тег* – тегумен, *тр.пл* – треугольная латеральная пластинка, *унк* – ункус, *юкс* – юкста, *culc* – culcitula. Мускулатура: m_1 – депрессоры ункуса, m_2 – экстензоры вальв, m_3 – мышцы медиальной пластинки, m_{4a} – вентральный пучок флексоров вальв, m_{4b} – дорсальный пучок флексоров вальв, m_{5a} – вентральный пучок протракторов эдеагуса, m_{5b} – дорсальный пучок протракторов эдеагуса, m_6 – ретракторы эдеагуса, m_{6a} – вентральный пучок ретракторов эдеагуса, m_{6b} – дорсальный пучок ретракторов эдеагуса, m_{21} – ретрактор везики.

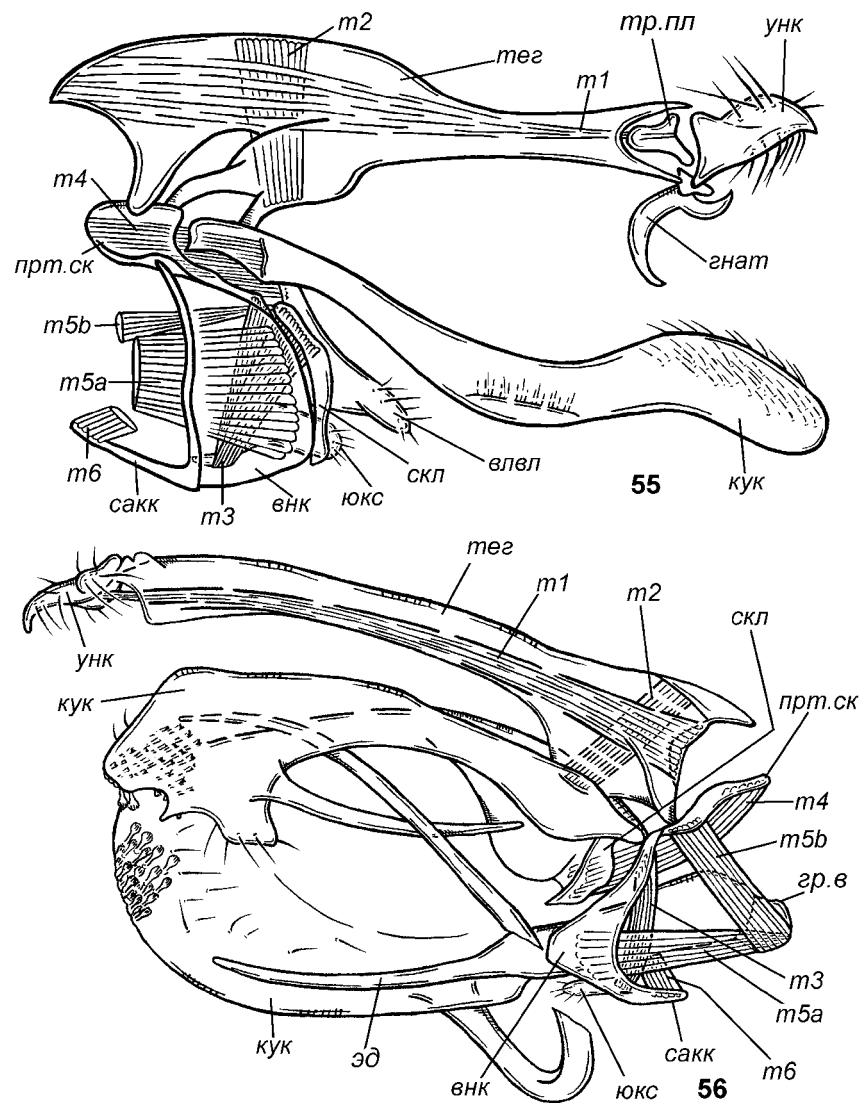


Рис. 55-56. Строение скелетно-мышечного аппарата генигалий самцов.
 55 – *Faristenia quercivora* Ponom.; 56 – *Anarsia halimodendri* Chr.

Уникально для подсемейства строение мышц протракторов и ретракторов эдеагуса у рода *Neofaculta*, который отличается эдеагусом со спирально закрученной вершиной. У этого рода протракторы эдеагуса представлены 3 пучками: один пучок m_{5a} и два пучка m_{5b} (рис. 65, 66). Их сокращение обеспечивает выд-

вигание эдеагуса с вращательным движением вокруг продольной оси. Обратное движение осуществляется благодаря сокращению мышц ретракторов эдеагуса m_6 , представленных непарным мускулом, охватывающим эдеагус.

Располагаясь внутри эдеагуса, продольный внутренний мускул фаллуса – *mph. il-t* (*musculus phallicus internus longitudinalis*) (= m_{21}) функционирует как ретрактор везики (рис. 52, 60, 71, 73).

Группа мышц медиальной пластинки, или юксты (*musculi laminae mediale*). У молей подсемейства *Dichomeridinae* эта группа мышц представлена одной парой передних мышц – *mlm. a* (*musculus laminae mediale anterior*) (= m_3), отходящих от переднего края юксты к винкулуму (большинство представителей трибы *Chelariini*, триба *Anarsiini*), реже – ко шву между винкулумом и саккулусом (*Neofaculta*), и обеспечивающих подвижность эдеагуса в дорсовентральной плоскости (рис. 54, 56, 63). У некоторых представителей трибы *Chelariini* (*Faristenia*) наблюдается расщепление мышц m_3 на 2 пучка (рис. 55), которые первоначально были описаны как архаичные дорсовентральные мышцы m_{23} и m_{24} (Кузнецов, Стекольников, 1984). Гомология последних и мышц m_3 была установлена в ходе дальнейших исследований более обширного материала (Пономаренко, 1992).

Хорошо развиты эти мышцы у рода *Helcystogramma* и несколько слабее у рода *Acompsia* (*Dichomeridini*). У *Helcystogramma* мышцы m_3 отходят от склеротизованной уздечки, связывающей вентрально латеральные ветви винкулума, и прикрепляются к месту слияния саккулусов и винкулума (рис. 74, 76). У *Acompsia* мышцы m_3 связывают лопасти саккулусов и швы между последними и винкулумом (рис. 72).

3.2. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ СКЕЛЕТНО-МЫШЕЧНОГО АППАРАТА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ

В целом копулятивный аппарат *Dichomeridinae* сохраняет основной план строения, характерный для других представителей гелехиоидного комплекса. Особенным является наличие более или менее выраженной у разных триб асимметрии в строении его структурных частей. Изучение скелета и мускулатуры гениталий самцов позволило выделить три функционально-морфологических комплекса – тегминальный, вальварный и фаллический. Такое деление основывается на особенностях функционирования и строения генитальных структур, включаемых в упомянутые комплексы. Условность такого деления состоит в том, что некоторые скелетные структуры включены в несколько упомянутых комплексов, либо части одной структуры отнесены к различным функциональным комплексам. С одной стороны, это объясняется тем, что копулятивный аппарат функционирует как единое целое и скелетные структуры, как правило, связаны не с одной, а с несколькими мышцами, обеспечивающими работу частей различных функциональных комплексов. С другой стороны, особенностью некоторых генитальных придатков у *Dichomeridinae* (например, вальвы) является их полное расщепление на обособленные части и прирастание последних к другим структурам.

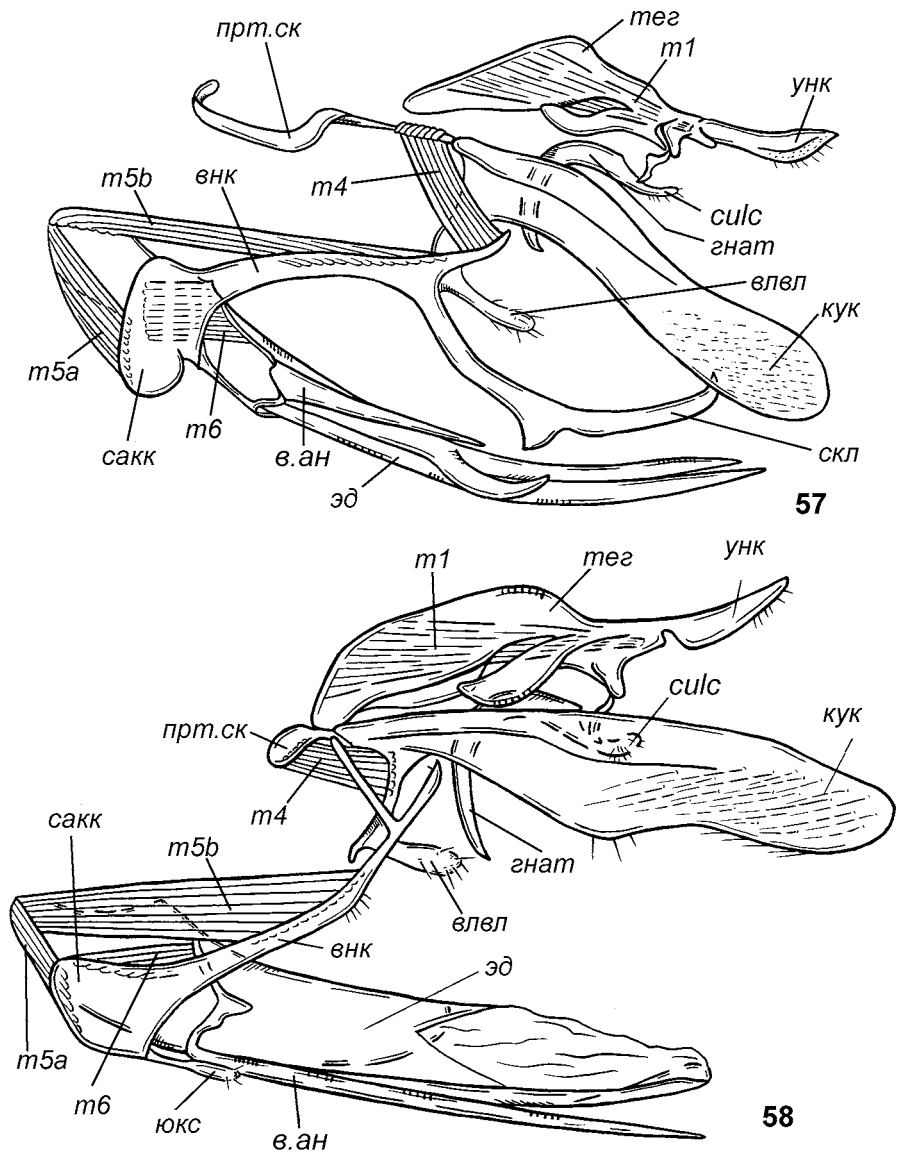


Рис. 57-58. Строение скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов.
 57 – *Acanthophila lucistriaella* Ponom. et Om.; 58 – *Dichomeris rasilella* (H.-S.).

3.2.1. Тегминальный функционально-морфологический комплекс

В тегминальный функционально-морфологический комплекс включены такие скелетные структуры, как ункус, гнатос, тегумен, и парные тергалные интерсегментарные мышцы *m*₁.

Тегумен. Тергалная область IX генитального сегмента представлена у *Dichomeridinae* тегуменом, который у всех представителей подсемейства продольно вытянут и дистально сужен, с медиально загнутыми боковыми краями (рис. 53, 64, 69). У родов *Nothris* и *Neofaculta* медиально загнутая часть боковых краев тегумена относительно невелика, тогда как у большинства других представителей подсемейства формируется непрерывная склеротизованная вентральная стенка. Отличительной особенностью родов *Hypatima* и *Encolapta* является наличие вентральных складок, образованных в результате срастания медиально завернутых краев тегумена и обособленных продольно вытянутых склеритов, расположенных в сагиттальной плоскости. У всех видов трибы *Dichomeridini* имеются округлые латеральные лопасти тегумена вблизи его заднего края.

Ункус. У самцов подсемейства *Dichomeridinae* ункус имеет разнообразное строение (рис. 55, 56, 69, 72). Чаще ункус рассматривается как производное тергита только X сегмента, реже – с участием дорсокаудальной части IX сегмента предковых форм (цит. по Кузнецов, Стекольников, 2001). В трибе *Chelariini* ункус пластинчатый, продольно вытянутый в виде четырехугольника, или округлый, часто изогнутый углом с частично или полностью отделенным базальным склеритом. У рода *Faristenia*, впереди округлой дистальной части ункуса имеется три склерита: 1 – дорсальный, слитый с задним краем тегумена; 2 – латеральных, обособленных, и в виде треугольных пластинок, погруженных в выемки на боковых стенках тегумена. Самцы трибы *Anarsiini* отличаются округлым лопастевидным или дистально суженным ункусом с изогнутой вниз пальцевидной вершиной. У самцов трибы *Dichomeridini* рассматриваемая структура округло- или туповершинная, лопастевидная, либо продольно вытянутая с небольшими вогнутостями по бокам и базальным расширением. Базальная часть ункуса у самцов номинативной трибы слита с дорсокаудальным краем тегумена.

Гнатос. Вентральное ункуса в гениталиях триб *Chelariini* и *Dichomeridini* располагается хорошо развитый, обычно сильно склеротизованный крюковидный гнатос (рис. 51, 58). Происхождение гнатоса связывают либо со стернитом X сегмента (Н.Я. Кузнецов, 1915; Klots, 1970), либо с вторичным разрастанием склеротизации дорсолатеральных краев тегумена (Кузнецов, Стекольников, 2001).

У самцов триб *Chelariini* и *Dichomeridini* гнатос в основании с латерально оттянутыми пластинками, сочлененными с основанием ункуса (рис. 53, 69). Кроме них, у *Dichomeridini* отмечено наличие в основании гнатоса округлого склерита – *culcitula* (по Hodges, 1986) (рис. 57, 58). Подобный склерит обнаружен также у самцов рода *Dendrophilia* (*Chelariini*).

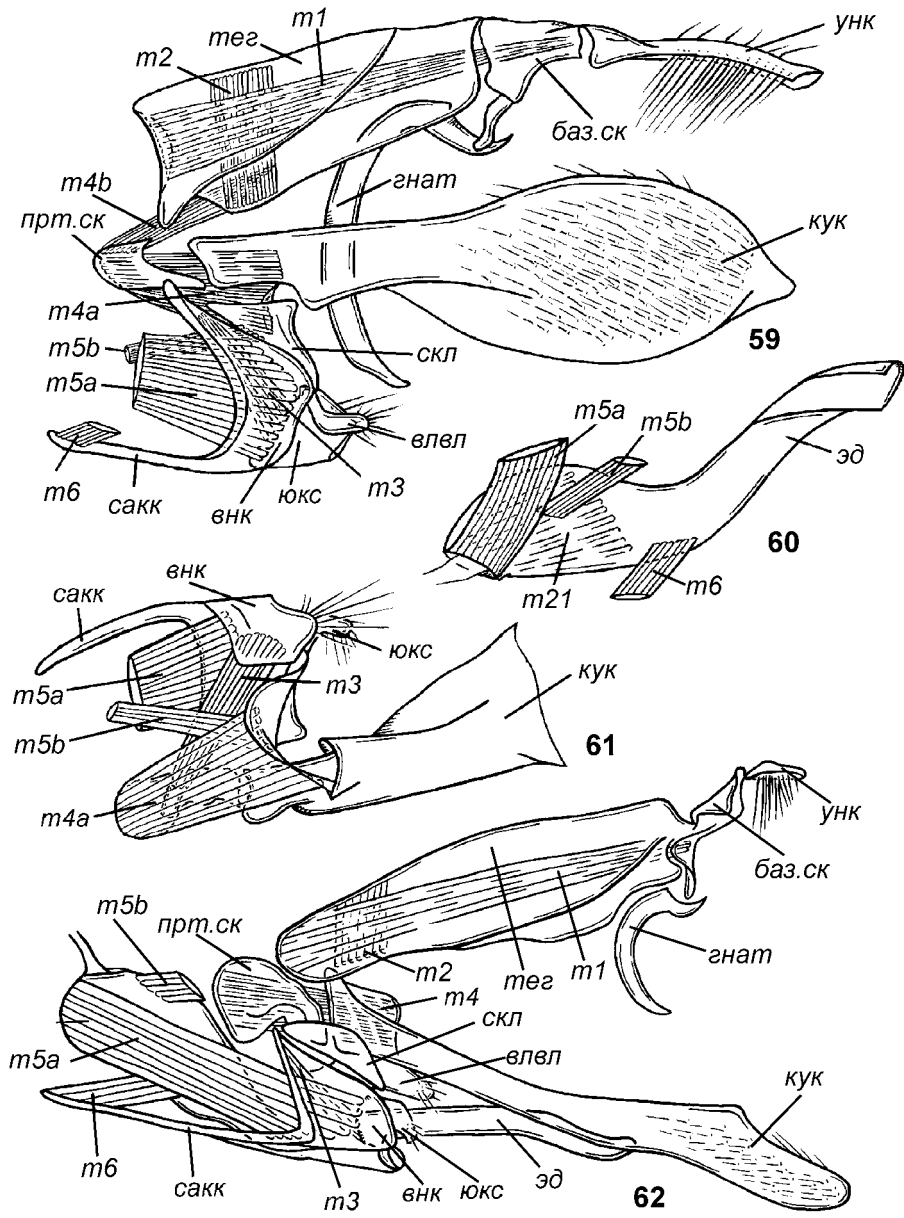


Рис. 59-62. Строение скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов.
 59-61 – *Encolpita tegulifera* (Meug.): 59 – вид сбоку; 60 – эдеагус; 61 – вальва, юкста и винкулум, вид с медиальной стороны; 62 – *Dendrophilia unicolorella* Ponom.

Образуя функциональную пару, ункус и гнатос обеспечивают захват и удержание самки во время копуляции. Функционирование этой пары структур обеспечивается мышцами депрессорами ункуса m_1 , которые у всех молей подсемейства занимают в основном стабильное положение. Отходя от передней части тегумена и соединяясь с базальной частью ункуса, при сокращении они способствуют опусканию и прижатию последнего к гнатосу. Слияние ункуса с тегуменом у молей трибы *Dichomeridini* ограничивает его подвижность. Поэтому при сокращении мышц m_1 наблюдается не только частичное опускание ункуса, но и подъем гнатоса, что обеспечивается благодаря сочленению основания последнего с базальной частью ункуса посредством латерально оттянутых пластинок.

3.2.2. Вальварный функционально-морфологический комплекс

В вальварный функционально-морфологический комплекс включены такие скелетные структуры, как тегумен, паратегминальные склериты и части вальв (кукуллусы и вальвеллы), а также пара наружных дорсолатеральных мышц m_2 и пара наружных дорсомедиальных мышц m_4 . Строение тегумена рассмотрено выше.

Паратегминальные склериты. Для пары пластин, занимающих латеральное положение в копулятивном аппарате самцов *Dichomeridinae*, было предложено название паратегминальные склериты (Пономаренко, 1992). У представителей триб *Anarsiini* и *Chelariini* они в виде округлых пластинок, имеющих суставные поверхности для сочленения с тегуменом, латеральными выростами винкулума и основаниями кукуллусов (рис. 51, 55, 56). Подобное строение и расположение имеют они у родов *Acompsia* и *Helcystogramma* (рис. 75), но сочленены только с тегуменом и кукуллусами, как у остальных родов трибы *Dichomeridini*. Для других представителей номинативной трибы характерно модифицированное строение паратегминальных склеритов в связи с выполнением ими опорной функции для андрокониальных структур. У рода *Dichomeris* эти склериты в виде треугольных пластинок, расположенных в плоскости, перпендикулярной боковым стенкам тегумена, при этом их медиальные края сочленяются с передним краем последнего, а латеральные части плавно переходят в лентовидные выросты, заворачивающиеся каудально и поддерживающие структуры с андрокониальными пучками (рис. 68-70). У рода *Acanthophila* подобную функцию выполняют передние концы сильно вытянутых и S-образно изогнутых паратегминальных склеритов (рис. 57).

Вальвы. В подсемействе *Dichomeridinae* вальвы глубоко расчленены (рис. 81-85). Для гениталий самцов триб *Anarsiini*, *Chelariini* и почти всех родов *Dichomeridini* характерно наличие хорошо развитых кукуллусов, у большинства расширенных дистально и полностью отделенных от саккулусов. Только у рода *Dichomeris* эти структуры слабо склеротизованы, вторично смещены дорсально и прикреплены к переднему краю тегумена. При этом латеральные стороны последнего плавно переходят в медиальные стенки кукуллусов, а наружные

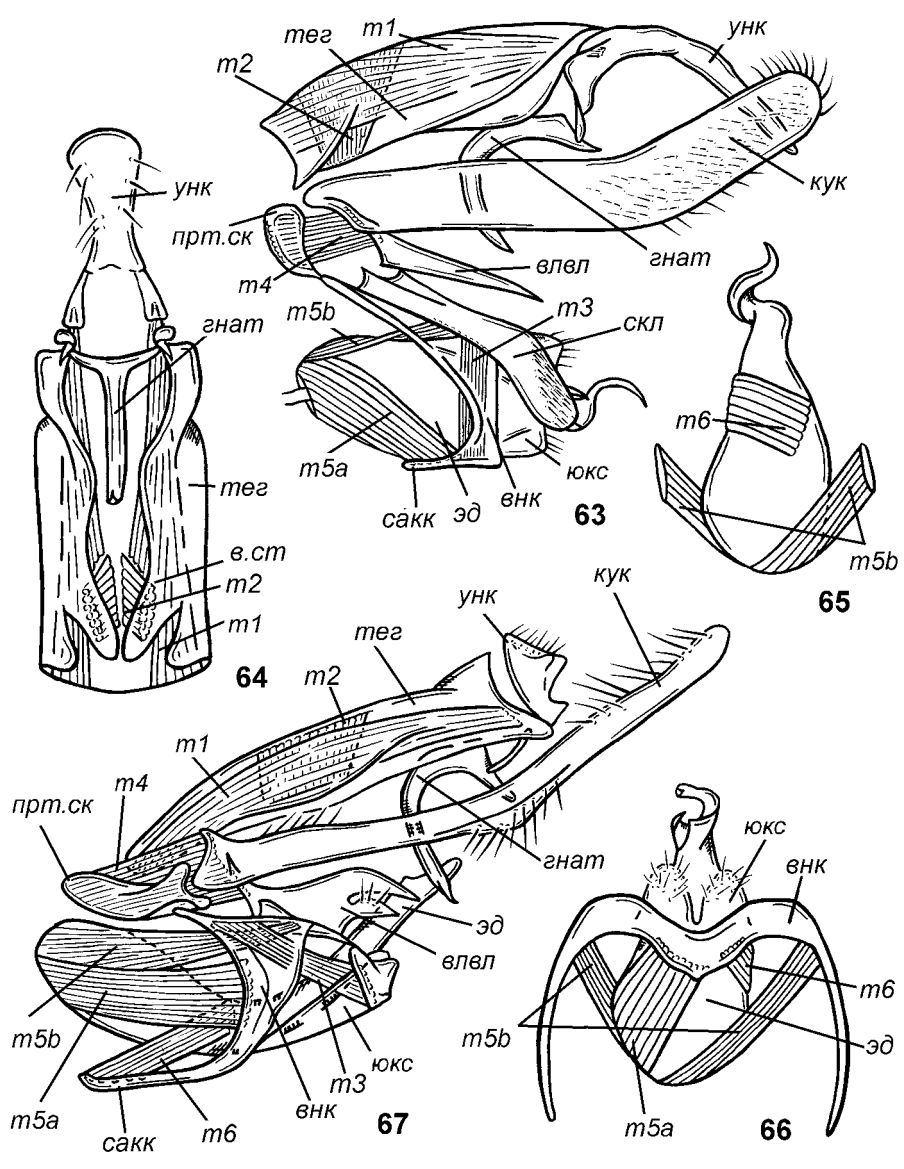


Рис. 63-67. Строение скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов.
 63-66 – *Neofaculta ericitella* (Geyer): 63 – вид сбоку; 64 – тегумен, снизу; 65 – эдегус;
 66 – эдегус, юкста и винкулум, снизу; 67 – *Bagdadia claviformis* (Park).

стенки связаны с лентовидными выростами паратегминальных склеритов (рис. 69). Почти для всех представителей подсемейства Dichomeridinae характерно срастание саккулусов с латеральными ветвями винкулума, сопровождающееся либо частичной, либо полной их редукцией. Если у большинства родов трибы Chelariini (*Encolapta*, *Dendrophilia*, *Faristenia*, *Neofaculta*) и некоторых родов из Dichomeridini (*Acompsia*, ряд видов *Dichomeris*) еще различимы швы, которые, вероятно, разделяют саккулусы и винкулум, то у остальных родов этих триб установление границ между ними затруднительно. Только у *Neofaculta*, *Porpodryas* и *Acompsia* саккулусы относительно крупные, в виде округлых лопастей со щетинками. Самцы *Helcystogramma*, *Dichomeris* и *Acanthophila* отличаются наличием на месте нахождения саккулусов у других родов небольших бугорков, клювовидных или длинных выростов, которые слиты с латеральными ветвями винкулума в единый склерит. У молей из трибы Anarsiini саккулусы отсутствуют. Вальвеллы имеются почти у всех родов подсемейства. У трибы Chelariini они более менее обособлены и отходят от медиальной стенки базальной части кукуллуса, а их дорсальные отростки соединены узкой мембраной (рис. 79, 80). Только у родов *Empalactis* и *Dendrophilia* эти склериты сближены и относительно широко сращены над эдеагусом. У трибы Dichomeridini в ряду *Scodes*, *Acanthophila*, *Dichomeris* наблюдается постепенное уменьшение склеротизации вальвелл и их дорсальное перемещение вслед за кукуллусами. Вальвеллы у представителей номинативной трибы соединены с кукуллусами и медиально сращены между собой. В трибе Anarsiini самцы *Ananarsia* отличаются наличием только левых небольших и слабо склеротизированных вальвелл, а у номинативного рода они полностью редуцированы.

Из скелетных структур вальварного функционально-морфологического комплекса Dichomeridinae только кукуллусы играют ведущую роль в фиксации самки в период копуляции. Разведение в стороны и медиальное приведение этих структур обеспечивается двумя парами мышц – экстензорами и флексорами вальв, соответственно. Экстензоры вальв m_2 , отходя от дорсальной и прикрепляясь к вентральной стенке тегумена, занимают интраатегминальное положение, что является уникальным не только для семейства выемчатокрылых молей, но и других представителей гелехиоидного комплекса. Такое положение мышц m_2 характерно для всех родов триб Anarsiini, Chelariini и рода *Helcystogramma* из трибы Dichomeridini, имеющего более генерализованное строение. При сокращении этих мышц вслед за смещением вентральной стенки тегумена происходит дорсальное оттягивание базальной части кукуллуса, соединенного посредством мембраны с ее передним краем, что в результате приводит к разведению кукуллусов в стороны. У наиболее специализированных родов трибы Dichomeridini мышцы m_2 редуцированы.

Флексоры вальв m_4 являются антагонистами мышц m_2 . Отходя от паратегминальных склеритов к медиальной стороне кукуллусов и перешейку между последними и вальвеллами, мышцы m_4 при сокращении обеспечивают медиальное приведение кукуллусов и прижатие их к латеральным сторонам VII сегмента брюшка самок.

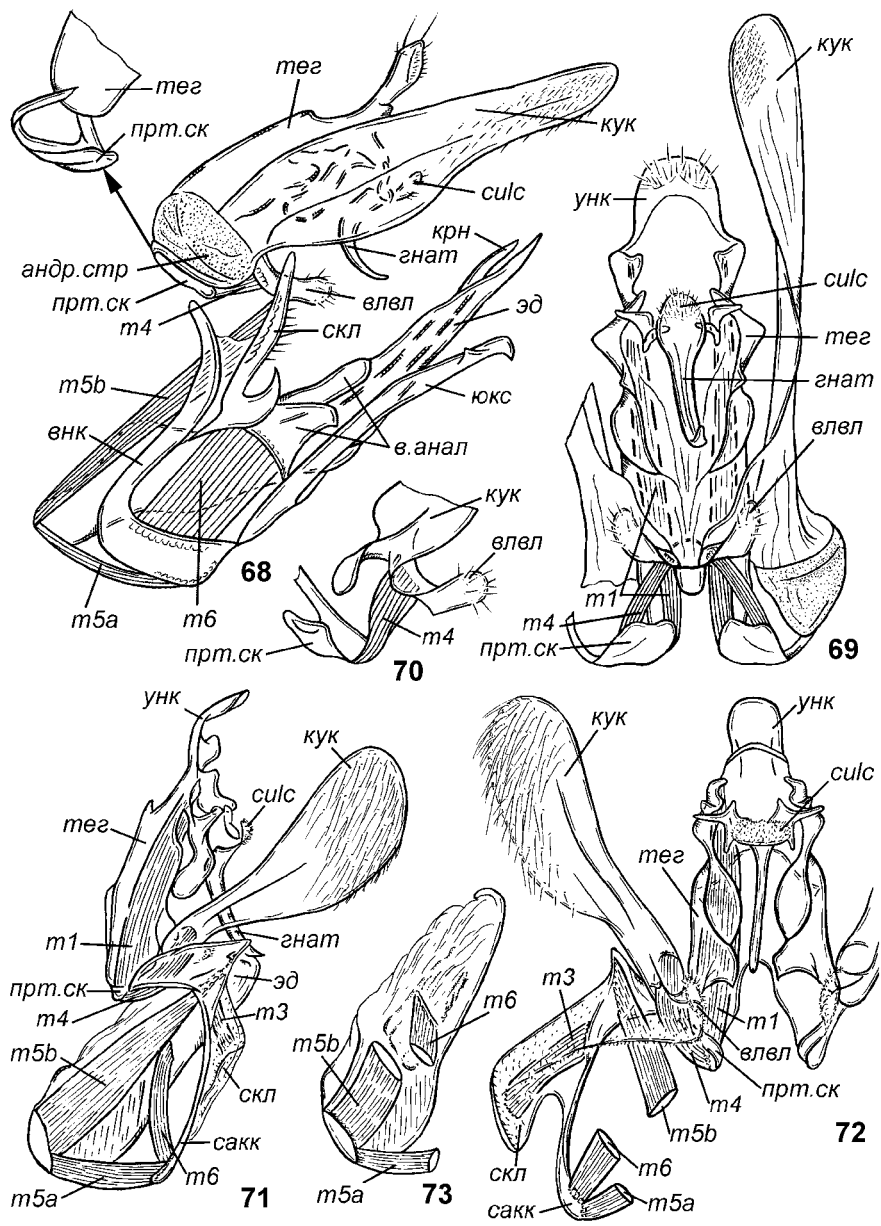


Рис. 68-73. Строение скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов.
 68-70 – *Dichomeris oceanis* (Meug.): 68 – вид сбоку; 69 – тегумен, кукуллус, вальвелла и паратегминальные склериты, снизу; 70 – паратегминальный склерит и базальная часть тегумена; 71-73 – *Acompsia cinerella* (Clerck): 71 – вид сбоку; 72 – вид с медиальной стороны; 73 – эдеагус.

3.2.3. Фаллический функционально-морфологический комплекс

В состав фаллического функционально-морфологического комплекса включены следующие скелетные структуры генитального аппарата: саккулус, эдеагус, юкста, анеллус и винкулум, а также 4 парные мышцы и 1 непарный мускул. Мускулатура этого комплекса представлена 2 парами наружных фаллических мышц – протракторами эдеагуса m_5 и ретракторами эдеагуса m_6 , непарным внутренним мускулом эдеагуса m_{21} и парой мышц юксты m_3 .

Эдеагус. В пределах подсемейства более просто устроен эдеагус у родов триб Anarsiini и Chelariini. Самцы Anarsiini имеют прямой (*Anarsia*) или изогнутый вниз (*Ananarsia*) эдеагус, относительно слабо вздутый в базальной части. У рода *Anarsia* эдеагус с гребневидным базальным выростом, смещенным вентрально и служащим аподемой для фаллических мышц. Самцы трибы Chelariini с эдеагусом в виде базально вздутой трубки, у большинства изогнутой вверх примерно посередине, иногда прямой или S-образной. Его дистальная часть у всех родов имеет асимметричное строение – косо срезана, или с одной стороны округлой пластинкой, у некоторых жгутовидная, либо спирально завернутая.

По строению эдеагуса самцы трибы Dichomeridini делятся на две группы. К первой из них относятся представители родов *Acompsia*, *Scodes* и *Helcystogramma*, имеющие сходный с выше описанным эдеагус без корнутусов и мембранозный анеллус. Вторая группа включает роды *Dichomeris* и *Acanthophila*, имеющие склеротизованный анеллус и сложно устроенный эдеагус. Последний часто с длинными стержневидными корнутусами, полностью погруженными или частично находящимися снаружи. В состав эдеагуса у обоих родов входит сросшийся с его стенками анеллус, несущий боковые выросты различной формы. Кроме того, у *Acanthophila* имеются более или менее длинные выросты боковых стенок эдеагуса, иногда крюковидной формы.

Юкста и анеллус. Вентральнее эдеагуса почти у всех представителей подсемейства расположена юкста, или медиальная пластинка. Строение этого склерита у разных родов различно. Самцы молей Anarsiini и некоторых родов из трибы Chelariini (*Faristenia*, *Neofaculta*) с юкстой в виде узкой склеротизованной пластинки, соединяющей короткие, дистально направленные пальцевидные выросты (рис. 86). У родов *Hypatima* и *Encolapta* юкста имеет более сложное строение, представляя собой продольно вытянутую лопасть, задняя треть которой несет выросты, охватывающие эдеагус с боков и частично сверху (рис. 87, 92). У триб Anarsiini и Chelariini юкста в виде отдельного склерита, за исключением родов *Bagdadia*, *Empalactis* и *Dendrophilia*, у самцов которых этот склерит сращен с медиальной стороной и задним краем винкулума (рис. 88, 89). Кроме того, у некоторых видов рода *Dendrophilia* (*D. caraganella* Ponomarenko и *D. petrinopis* Meutick) юкста имеет выросты, значительно превышающие ее длину (рис. 93). У трибы Dichomeridini юкста модифицирована и прикреплена к заднему краю винкулума. У некоторых представителей трибы Dichomeridini юкста в виде небольшой непарной пластинки, а у многих видов из рода

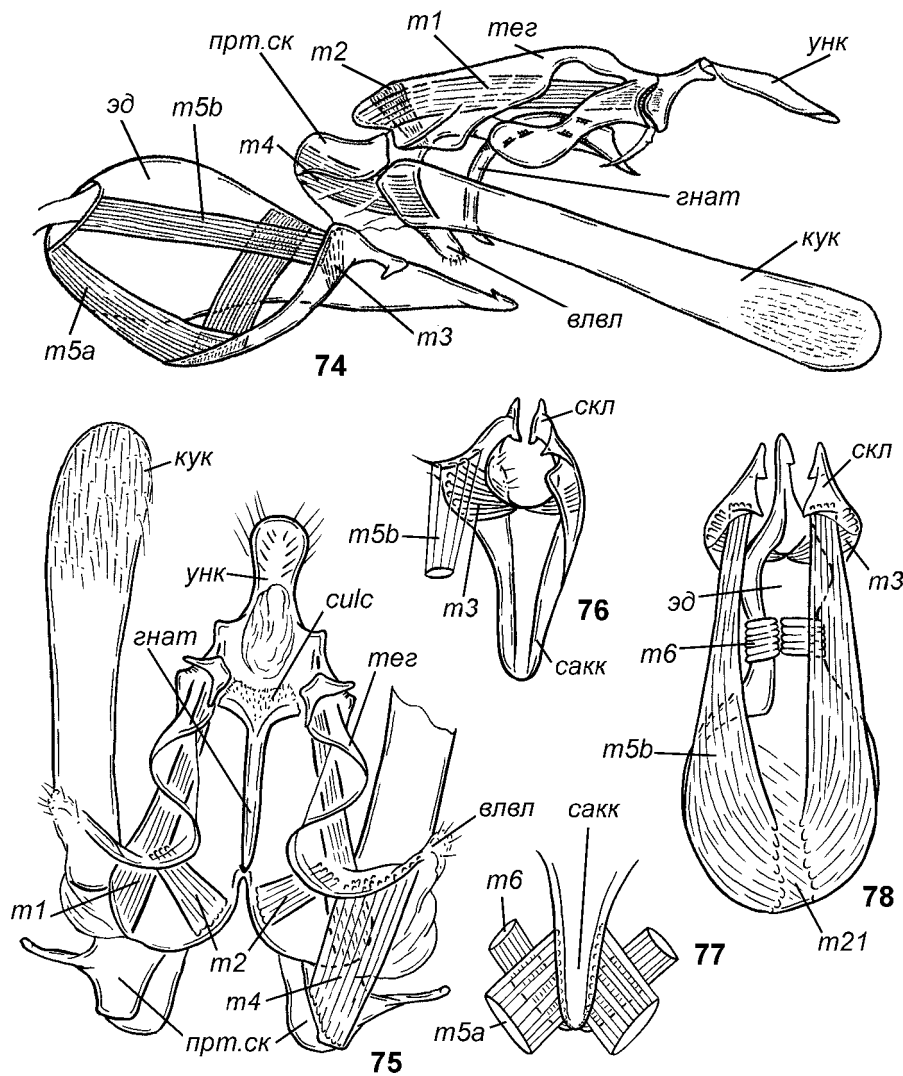


Рис. 74-78. *Helcystogramma triannulella* (Н.-S.), строение скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов.

74 – вид сбоку; 75 – ункус, тегумен, кукуллус и паратегминальные склериты, вид с медиальной стороны; 76 – саккулы и винкулум, вид с медиальной стороны; 77 – саккус, снизу; 78 – фаллический комплекс, с медиальной стороны.

Dichomeris представляет собой гипертрофированный, часто асимметричный, склерит с зубринами и клювовидными вершинами (рис. 90, 91). Вентральное эдеагуса у самцов *Helcystogramma* и *Scodes* имеется склеротизованная складка,

медиально соединяющая ветви винкулума и связанная с мышцами m_3 . Эта складка по положению и связи с мускулатурой, вероятно, гомологична юксте других Dichomeridinae. У рода *Acompsia* юкста отсутствует.

Анеллус у большинства представителей подсемейства мембранозный. Его склеротизация отмечена только у двух родов трибы Dichomeridini – *Dichomeris* и *Acanthophila*. У последних анеллус не только в виде сильно склеротизованного кольца окружает эдеагус, но и несет крепкие различные по форме выросты. Кроме того, у этих родов наблюдается срастание анеллуса, эдеагуса и винкулума.

Винкулум. Большую часть стернальной области IX сегмента брюшка самца занимает винкулум, представляющий собой у триб Anarsiini и Chelariini цельный склерит с более или менее глубокой выемкой на заднем крае и оттянутыми латеральными ветвями (рис. 56, 57). Только у родов *Empalactis* и *Dendrophilia* (Chelariini), и у большинства родов трибы Dichomeridini винкулум состоит из двух склеритов, соединенных мембраной. Вентральные половины этих склеритов часто расширены, а относительно тонкие латеральные ветви изогнуты углом. У всех родов триб Anarsiini и Chelariini, а также *Acompsia* и *Helcystogramma* (Dichomeridini) имеется саккус, у остальных представителей номинальной трибы он не выражен.

Саккулы. С задним краем винкулума у Dichomeridinae сочленяются саккулы, полностью обособившиеся от вальв. Чаще всего они в виде треугольных пластинок или лопастей, но у рода *Dichomeris* значительно удлиняются и приобретают различную форму (рис. 59, 68).

Функционирование эдеагуса обеспечивается двумя парами мышц антагонистов – протракторов эдеагуса m_5 и ретракторов эдеагуса m_6 . Кроме того, в перемещении эдеагуса в дорсовентральной плоскости участвуют мышцы медиальной пластинки m_3 , при сокращении которых юкста смещается дорсально, а, соответственно, и опирающийся на нее эдеагус. В копуляции участвуют ретракторы везики эдеагуса m_{21} , втягивающие везику, выворачивающуюся под давлением гемолимфы.

3.3. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОСНОВНЫХ СТРУКТУР КОПУЛЯТИВНОГО АППАРАТА САМЦОВ И ИХ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В ПОДСЕМЕЙСТВЕ

3.3.1. Тегминальный функционально-морфологический комплекс

Расхождений во взглядах различных исследователей на происхождение основных генитальных структур тегминального комплекса и на используемую для их описания терминологию нет. Не вызывает сомнения гомологичность ункуса, тегумента и гнатоса таковым у других гелехиид.

Ункус и гнатос. Эволюционные преобразования ункуса и гнатоса, как пары сопряженно функционирующих склеритов, коррелятивно связаны и, по видимому, были направлены на увеличение подвижности гнатоса, который, как правило, хорошо склеротизован и довольно крупных размеров, и на частичную потерю подвижности ункусом вплоть до слияния последнего с тегументом

в единый склерит. В соответствии с такой тенденцией в трибе Chelariini наблюдается обособление базального склерита ункуса с прикрепленными к нему мышцами m_1 , в результате чего дистальная часть последнего, не связанная с мышцами, теряет способность активно двигаться. Следующий этап морфологических преобразований заключается в отделении от базального склерита латеральных частей, аподем для мышц m_1 , и дорсальной пластинки, полностью срастающейся с тегуменом (рис. 95). Последнее состояние было выявлено у рода *Faristenia*, а анализ трансформации ункуса в трибе Chelariini позволил установить гомологию треугольных пластинок и боковых частей базального склерита ункуса на основе сходного сочленения тех и других с гнатосом и связи с мышцами m_1 (Попомаренко, 1997b). Отделившаяся же дорсальная часть базального склерита ункуса входит у *Faristenia* в состав тегумена, на что указывает имеющийся шов.

У всех родов трибы Dichomeridini неподвижность ункуса обеспечивается срастанием последнего с тегуменом в единый склерит. Это состояние рассматривается как одна из синапоморфий трибы. Подобное слияние ункуса и тегумена характерно для рода *Nothris* из трибы Chelariini и, вероятно, возникло параллельно. Род *Bagdadia* отличается уникальным строением ункуса, который обычно поднят вверх и располагается под прямым углом к тегумену и только при сокращении мышц m_1 занимает положение вдоль продольной оси тела, что рассматривается как аутапоморфия этого рода (рис. 67).

Только у трибы Anarsini трансформация ункуса и гнатоса происходила в направлении усложнения строения первого при сохранении высокой его подвижности и полной редукции второго. Преобразование лопастевидного ункуса, который характерен для многих молей рода *Ananarsia*, предположительно, происходило в направлении его дистального сужения и образования пальцевидного выроста на вершине, наблюдаемого у большинства представителей рода *Anarsia*. Направление подобной трансформации подтверждается наличием у более генерализованных форм не только в подсемействе Dichomeridinae, но и в семействе Gelechiidae, лопастевидного ункуса, строение которого оценено как более генерализованное.

Тегумен. Для подсемейства Dichomeridinae, как и для большинства выемчатокрылых молей, характерен продольно вытянутый тегумен. В пределах подсемейства наблюдается преобразование различных частей этой генитальной структуры у каждой из триб. Для всех представителей трибы Anarsini характерно сужение дистальной части тегумена, что наблюдается также у рода *Faristenia* из трибы Chelariini (рис. 55, 56). В трибе Chelariini тегумен в основном сохранил исходное строение. Наличие уникального выступа на дорсокаудальной части тегумена у рода *Bagdadia* и перемещение мышц депрессоров ункуса на боковые стенки тегумена у рода *Hypatima* рассматриваются для каждого рода как аутапоморфии (рис. 53, 67). Наиболее существенные преобразования отмечены в проксимальной части тегумена, которая связана с мышцами, обеспечивающими функционирование скелетных структур вальварного функционально-морфологического комплекса.

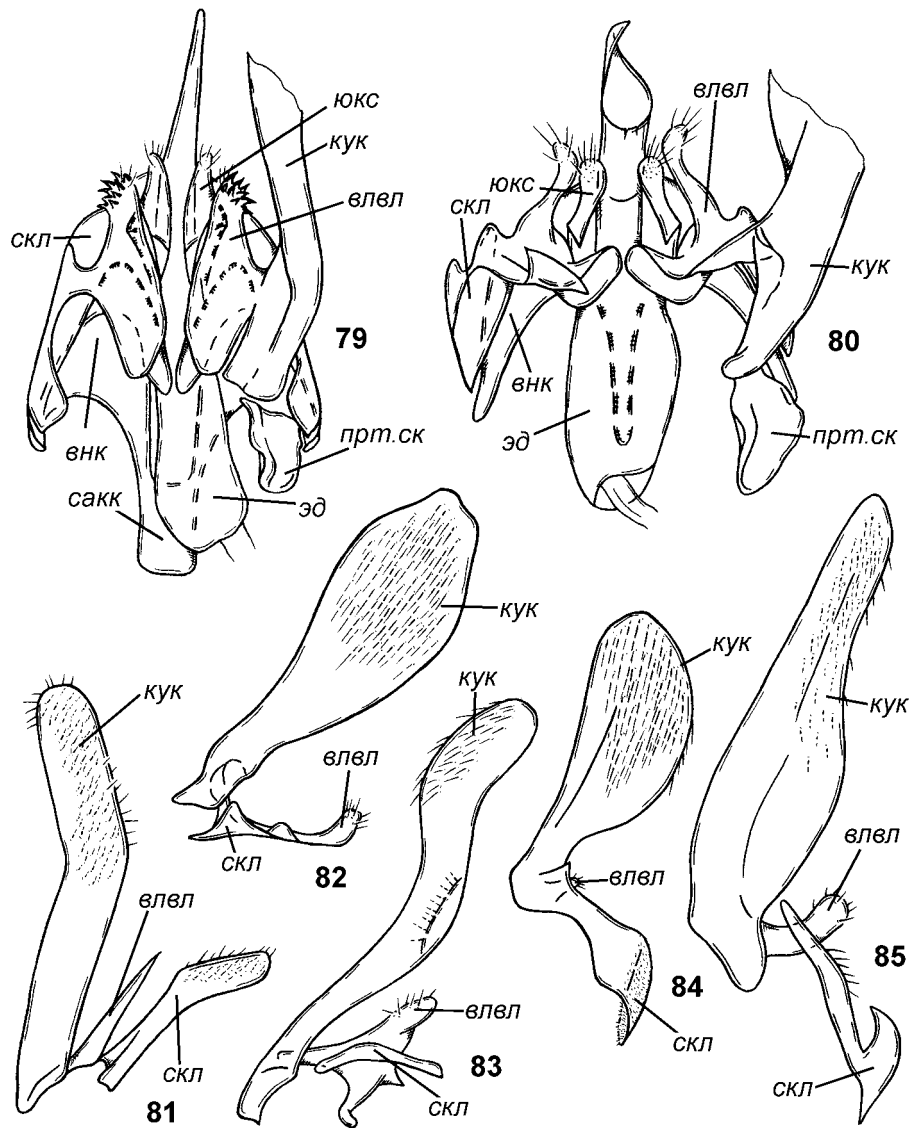


Рис. 79-80. Скелетные структуры гениталий самцов.
 79 – *Hypatima excellentella* Ponom., базальная часть кукуллуса, вальвеллы и фаллический комплекс, вид с медиальной стороны; 80 – *Encolapta tegulifera* (Meug.), базальная часть кукуллуса, вальвеллы и фаллический комплекс, с медиальной стороны; 81-85 – вальва: 81 – *Neofaculta* Gozm.; 82 – *Dactylethrella* Fletch.; 83 – *Faristenia* Ponom.; 84 – *Acompsia* Hbn.; 85 – *Dichomeris* Hbn.

3.3.2. Вальварный функционально-морфологический комплекс

Наиболее противоречивы взгляды исследователей на происхождение некоторых генитальных структур, включаемых в вальварный функционально-морфологический комплекс, и, соответственно, велики разногласия в используемой для их описания терминологии. Поэтому следует остановиться на вопросе установления происхождения скелетных структур, рассмотренных в этом комплексе, и обсудить альтернативные мнения.

Паратегминальные склериты. Одинаковое положение, сходное строение и связь у всех представителей Dichomeridinae с мышцами флексорами вальв указывают на единое происхождение паратегминальных склеритов в пределах подсемейства. Название этим латерально расположенным склеритам было обосновано их происхождением от антеролатеральной части тегумена (Пономаренко, 1992). Их гомология была установлена путем обширных исследований в семействе гелехийд с построением морфологического ряда преобразования передней части тегумена в пределах всего семейства выемчатокрылых молей. У многих исследованных родов Gelechiidae (исключая подсемейство Dichomeridinae), а также у всех семейств гелехеоидного комплекса аподемами для мышц m_4 являются антеральные части тегумена. В пределах Gelechiidae выявлено преобразование передней части тегумена, заключающееся в удлинении его антеролатеральных углов с образованием складок и гребней, а также утоньшением перешейков, отделяющих эти участки от остальной части тегумена. Перечисленные изменения можно установить в морфологическом ряду трансформации передней части тегумена у родов *Bryotropha* Heinemann, *Gelechia*, *Recurvaria* Haworth, *Caryocolum* Gregor et Povolný, *Evippe* Chambers, *Synopacta* Meyrick (рис. 96). Обособленные паратегминальные склериты у Dichomeridinae рассматриваются как гомологи передней части тегумена у других подсемейств Gelechiidae на основе связи тех и других с мышцами m_4 . Преобразование паратегминальных склеритов у Dichomeridinae происходило сопряженно с изменением строения и функции у сочленяющихся с ними структур. В трибах Anarsiini и Chelariini, а также у родов *Acompsia*, *Scodes* и *Helcystogramma* (Dichomeridini) паратегминальные склериты занимают латеральное положение, сохраняя более или менее округлую форму. Для сильно специализированных родов номинативной трибы (*Dichomeris*, *Acanthophila*) характерно дорсальное смещение со вторичным прикреплением этих склеритов к переднему краю тегумена и модифицированное их строение в связи с выполнением опорной функции для сильно развитых андрокониальных аппаратов (рис. 97). У рода *Acanthophila* выявлено изменение функции мышц m_4 , связанных с паратегминальными склеритами, при сокращении которых происходит поворачивание этих склеритов вокруг продольной оси и раскрытие опирающихся на них пучков волосовидных чешуек (рис. 97г).

Поскольку наличие обособленных паратегминальных склеритов оценивается как один из основных диагностических признаков Dichomeridinae, в настоящей работе уделено особое внимание обсуждению альтернативных точек зрения на их происхождение.

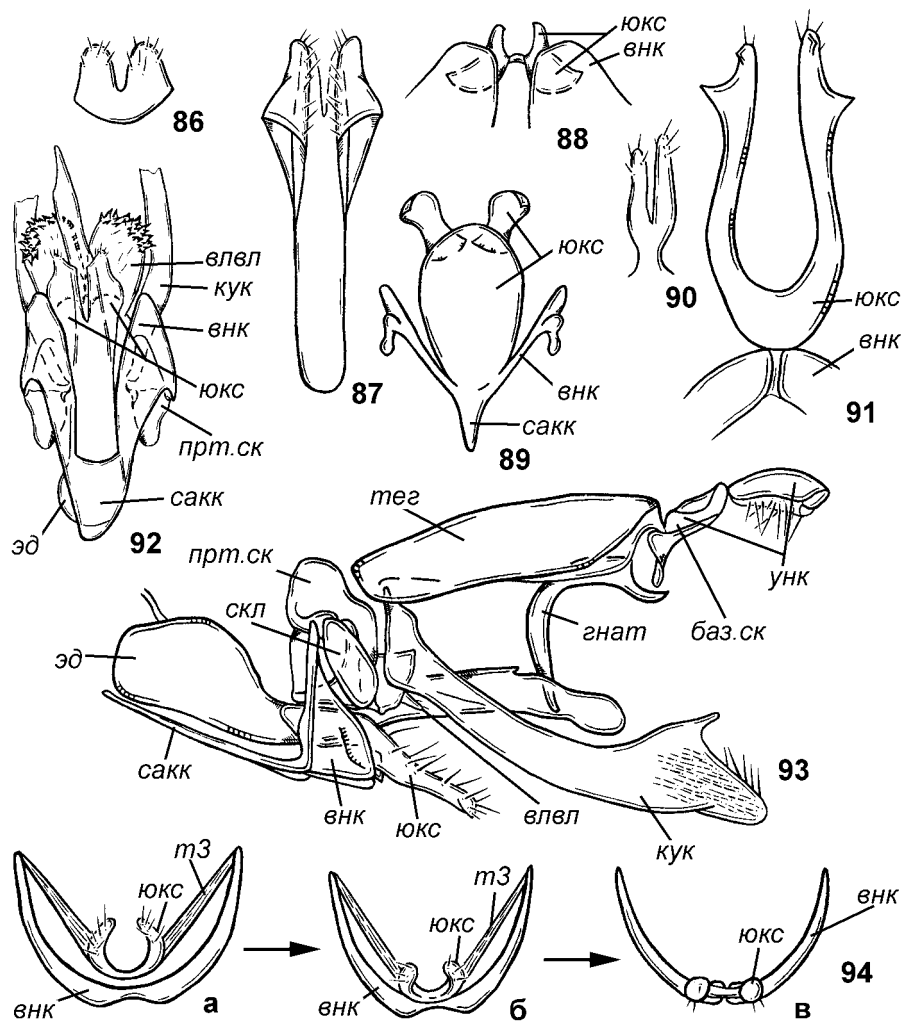


Рис. 86-94. Скелетные структуры гениталий самцов.
 86-91 – юкта: 86 – *Neofaculta* Gozm.; 87 – *Hyapatima* Hbn.; 88 – *Dendrophilia* Ponom.; 89 – *Bagdadia* Ams.; 90 – *Dichomeris rasilella* (H.-S.); 91 – *D. oceanis* (Meur.). 92 – *Hyapatima excellentella* Ponom., стерральная часть, вид снизу; 93 – *Dendrophilia petrinopsis* (Meur.). 94 – морфологический ряд преобразования стеральной части гениталий в подсемействе Dichomeridinae: а – *Hyapatima* Hbn.; б – *Dendrophilia* Ponom.; в – *Dichomeris* Hbn.

В работах других исследователей эти склериты либо не упоминались в описаниях гениталий родов, включаемых здесь в подсемейство Dichomeridinae (Пискунов, 1981), либо назывались с использованием описательных терминов – *appendix appendicular* (Hodges, 1986), не связывающих их происхождением с

другими генитальными структурами. Единственной работой, в которой автор касается вопроса происхождения обсуждаемых склеритов, является статья М.М. Омелько (1999б). У родов *Acanthophila* и *Dichomeris* М.М. Омелько рассматривает эти склериты как дериваты винкулума, а у родов трибы Chelariini – как фрагменты саккулусов. К сожалению, автор никаких аргументов для обоснования своей точки зрения не приводит, кроме указания на то, что “базальные отростки тегумена ... завершенной формы” и отсылки к иллюстрациям гениталий, приведенным в статье. Комментируя доводы автора, хотелось бы подчеркнуть, что на приводимых в статье М.М. Омелько иллюстрациях гениталий не изображен шов, имеющийся у триб Chelariini и Anarsiini, между базальной частью кукуллуса и дорсальным выростом паратегминального склерита и указывающий на их вторичное соединение. Что касается “завершенной формы” антеральных частей тегумена, то остается только догадываться, что именно имел в виду автор.

Трудно согласиться с трактовкой М. М. Омелько происхождения обсуждаемых обособленных латеральных склеритов у родственных родов трибы Dichomeridini, обладающих очень сходным строением гениталий, от различных частей копулятивного аппарата – винкулума и вальвы. При этом автором не учитываются данные о связи обсуждаемых склеритов с мышцами m_4 у всех родов, хотя к моменту выхода его статьи уже были опубликованы работы, посвященные функциональной морфологии группы (Кузнецов, Стекольников, 1984; Пономаренко, 1992; Ponomarenko, 1997b). С одной стороны, исходя из достаточных для обобщения функционально-морфологических данных, у групп родственных родов с очень сходной морфологией мускулатура сохраняет достаточно стабильное строение, и мышцы занимают, как правило, одинаковое положение, что и является ключевым в установлении гомологии структур. С другой стороны, наружные мышцы m_4 в отряде Lepidoptera, какое бы положение они не занимали в различных семействах, никогда не связывают части одной и той же структуры, например саккулус и кукуллус, как это следует из обсуждаемой статьи М.М. Омелько. Следует отметить, что М.М. Омелько игнорирует основные критерии установления гомологии органов или структур, сформулированные и получившие развитие в ряде отечественных и зарубежных работ (Remane, 1956; Гиляров, 1964; Schindewolf, 1968; Мейен, 1978, 1988а, 1988б; Любищев, 1982; Медников, 1987; Белогуров, 1990; Песенко, 1991).

Вальвы. Взгляды почти всех исследователей группы, рассматривающих более детально строение гениталий, на происхождение частей вальвы дихомеридин совпадают. Часто для описания кукуллуса в ключах и в таксономических очерках использовался термин “вальва” (Пискунов, 1981; Hodges, 1986; Park, Hodges, 1995). Такое отождествление в рамках семейства выемчатокрылых молей не является ошибочным. Кукуллус, будучи дорсо- или дорсолатеральной частью вальвы (Klots, 1970), у гелехид функционально соответствует вальве других чешуекрылых, так как во многих подсемействах выемчатокрылых молей наблюдается редукция саккулусов (вентропроксимальная часть вальвы) или полное их обособление от кукуллусов с последующим слиянием с другими структурами копулятивного аппарата.

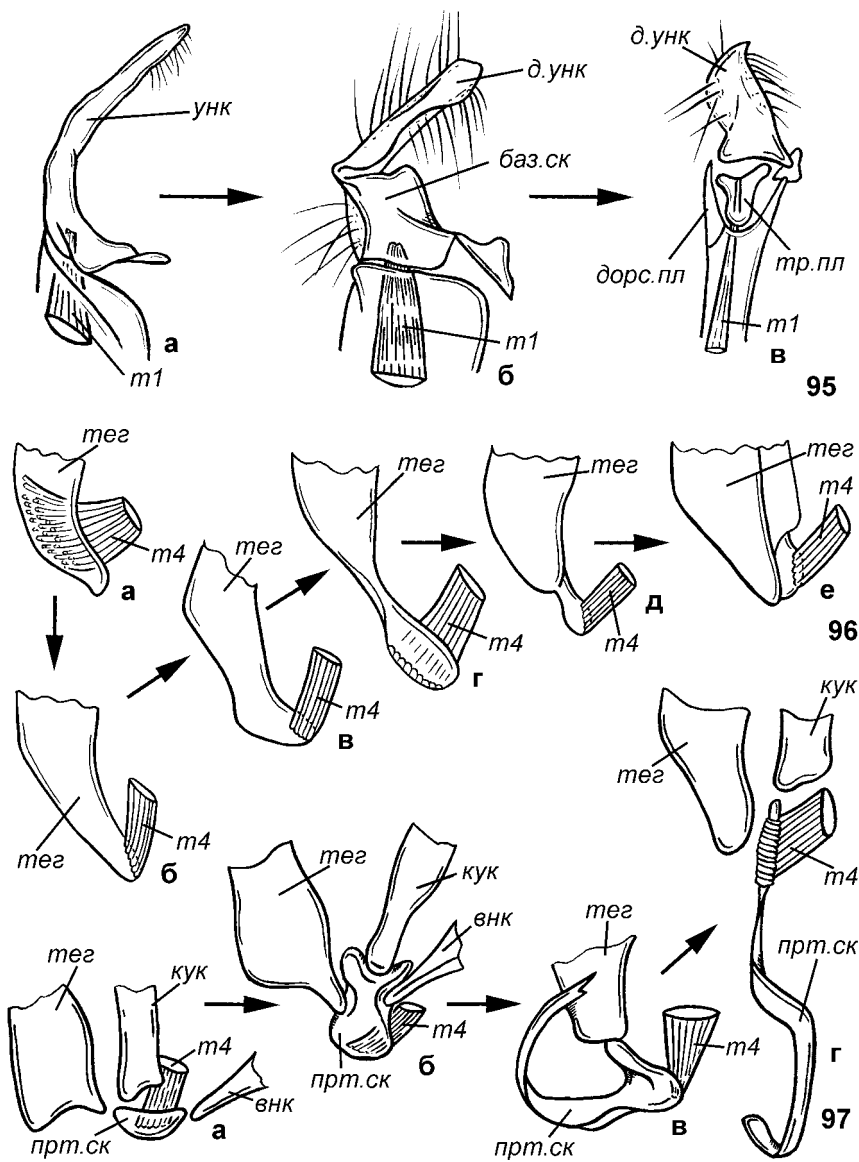


Рис. 95-97. Морфологические ряды преобразования структур в гениталиях Gelechiidae. 95 – трансформация ункуса в подсемействе Dichomeridinae: а – *Neofaculta* Gozm., б – *Hypatima* Hbn., в – *Faristenia* Popom.; 96 – трансформация антеролатеральной части тегумена в семействе Gelechiidae: а – *Bryothropa* Hein., б – *Gelechia* Hbn., в – *Caryocolum* Gregor et Pov., г – *Recurvaria* Hw., д – *Synsoraeta* Meug., е – *Evippe* Chamb.; 97 – трансформация паратегминальных склеритов в подсемействе Dichomeridinae: а – *Neofaculta* Gozm., б – *Hypatima* Hbn., в – *Dichomeris* Hbn., г – *Acanthophila* Hein.

В пределах подсемейства кукуллусы претерпевают существенные трансформации. В трибах *Chelariini* и *Anarsiini*, как и у других гелехиид, кукуллусы представляют собой хорошо склеротизованные структуры, вооруженные шипиками, крепкими длинными, реже модифицированными, щетинками и выростами различной длины. Дорсальное смещение этих структур в трибе *Dichomeridini* сопровождается ослаблением их склеротизации, перемещением на латеральные стенки тегумента, срастанием с его передним краем и, очевидно, потерей функции удержания самки (рис. 69). Эти преобразования в строении и функционировании кукуллусов, сопровождающиеся редукцией мышц экстензоров вальвы m_2 , являются ярким примером коррелятивных трансформаций структур вальварного функционально-морфологического комплекса (рис. 99).

Используемые здесь и в других работах термины “вальвелла” (Пономаренко, 1992; 1999; Ponomarenko, 1997b; Омелько, 1999a; 1999b) и “лопасть” (Hodges, 1986; Park, Hodges, 1995) являются описательными для структур, расположенных на медиальной стенке вальвы и дорсолатеральнее юксты. Термин “вальвеллы” был использован вслед за С. Биркет-Смитом (Birket-Smith, 1965), который ввел его в работе, посвященной ревизии западноафриканских *Lithosiinae*. Позже, в обсуждении морфологии дитризных чешуекрылых вальвеллы ассоциируются автором со структурами, в той или иной степени выполняющими функцию опоры для эдеагуса и занимающими вентральное, латеральное или латеродорсальное положение по отношению к эдеагусу (Birket-Smith, 1974) и, вероятно, не являющимися гомологами. Вальвеллы в подсемействе *Dichomeridinae*, будучи производными медиальной стенки вальвы, имеют явно другое происхождение, чем выросты у *Lithosiinae*, для которых С. Биркет-Смитом впервые был введен этот термин.

Процессы преобразования не столь сильно затронули вальвеллы в подсемействе *Dichomeridinae*. Перемещаясь дорсально в пределах трибы *Dichomeridini*, они сохраняют исходное строение в виде пальцевидных структур со щетинками. В трибе *Chelariini* для них характерно большое разнообразие в форме их дистальной части. Триба *Anarsiini* отличается от других сохранением только одной вальвеллы у представителей рода *Ananarsia* и их полной редукцией у рода *Anarsia*.

Тегумен. При сравнительном анализе строения скелетно-мышечного аппарата гениталий гелехиид было обнаружено постепенное увеличение медиальных заворотов боковых сторон тегумента и образование описанной выше вентральной стенки (см. раздел 3.2.1.), которая в подсемействе *Dichomeridinae* полностью сформирована. Эти изменения можно проследить в ряду родов *Gelechia*, *Thiotricha*, *Athrips*, *Anacampsis*. У родов *Hypatima* и *Encolapta* обнаружены вентральные складки, образованные в результате срастания медиально завернутых краев тегумента и обособленных продольно вытянутых склеритов, расположенных в сагиттальной плоскости (рис. 53). Эта характерная особенность обоих родов оценена как синапоморфия.

Сопряженно с преобразованиями в строении тегумента наблюдается изменение в прикреплении связанной с ним парной мышцы m_2 , которая, исходно

соединяя дорсальную стенку тегумена с базальной частью кукуллуса у других подсемейств Gelechiidae, заняла в подсемействе Dichomeridinae интрагеминальное положение (рис. 98). Это состояние обнаружено у всех родов трибы Anarsiini и Chelariini и более генерализованного рода *Helcystogramma* из трибы Dichomeridini. У более специализированных родов подсемейства мышцы m_2 редуцированы. Если в трибах Anarsiini и Chelariini характерное строение тегумена присуще почти всем родам, либо аутапоморфные преобразования обнаружены только у некоторых из них, то в трибе Dichomeridini можно выявить морфологический ряд преобразования проксимальной части тегумена, сопровождающегося слиянием его переднего края с кукуллусами.

3.3.3. Фаллический функционально-морфологический комплекс

Вслед за Р. Снодграссом (Snodgrass, 1935) и В.И. Кузнецовым и А.А. Стекольниковым (2001) эдеагус рассматривается как часть сложноустроенного совокупительного органа насекомых – фаллуса, с погруженным в него эндофаллусом, соответствующим везике; анеллус трактуется соответствующим фаллотеке, а склеротизованная медиальная пластинка на его вентральной части – юксте.

Работ, в которых обсуждается склеритный состав стернальной части копулятивного аппарата самцов подсемейства Dichomeridinae, структуры которой входят в состав рассматриваемого функционально-морфологического комплекса, немного (Кузнецов, Стекольников, 1984, 2001; Омелько, 1991, 1999б; Пономаренко, 1992, 1999; Ponomarenko, 1997b). Существенные противоречия в трактовке исследователями гомологии эдеагуса и анеллуса отсутствуют. Основная полемика развивается по вопросу установления гомологии винкулума, юксты и саккулусов, причем полное обособление последних от вальв и присоединение их к винкулуму разделяется во всех процитированных выше статьях.

Согласно мнения М.М. Омелько, саккулусы в подсемействе Dichomeridinae не только обособились от вальв, но и прошли сложные этапы преобразования – превратились в широкие, либо длинные выросты, вентрально удлинились, дали "дистальные отростки своих базальных выростов", которые в дальнейшем срослись под эдеагусом и обособились в юкстовидный склерит, поддерживающий эдеагус. При этом винкулум частично, а юкста полностью редуцировались. В доказательство предлагаемой версии автор, к сожалению, кроме иллюстраций гениталий с обозначением структур, находящихся уже в состоянии конечного результата описанных преобразований, других доказательств не предлагает. Причем, у близких видов в пределах одного рода структуры с одинаковым положением и строением обозначены по-разному (Омелько, 1999б: 184, рис. 22, винкулум; 185, рис. 23, 24, саккулус). Поэтому высказанные предположения выглядят неубедительными.

В работах других исследователей склерит, расположенный вентральнее эдеагуса, либо называется юкстой (Hodges, 1986), либо обозначается описательно – вентральный склерит (Пискунов, 1981), либо для него вводится новый термин – “*sicae*” (Park, 1994; Park, Hodges, 1995).

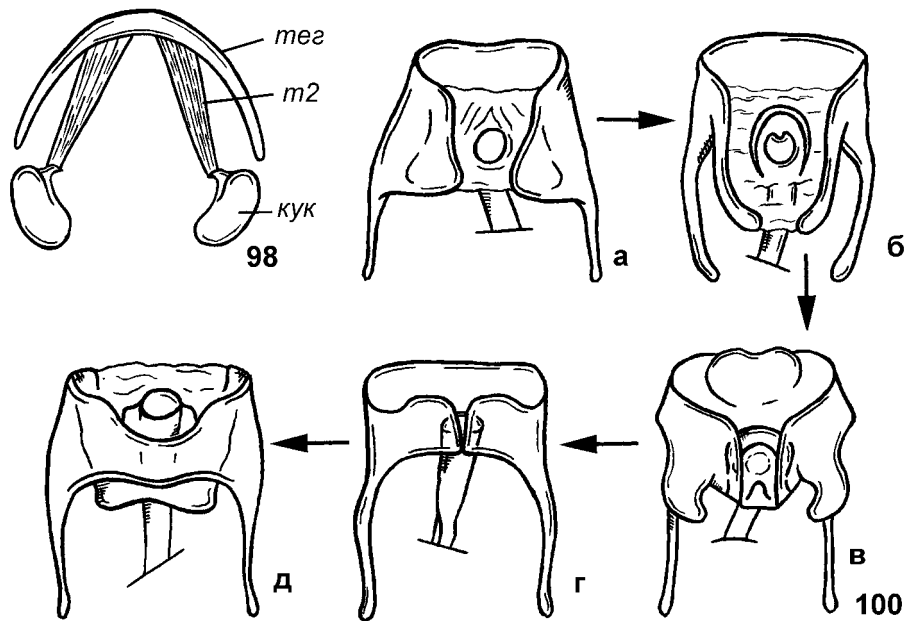
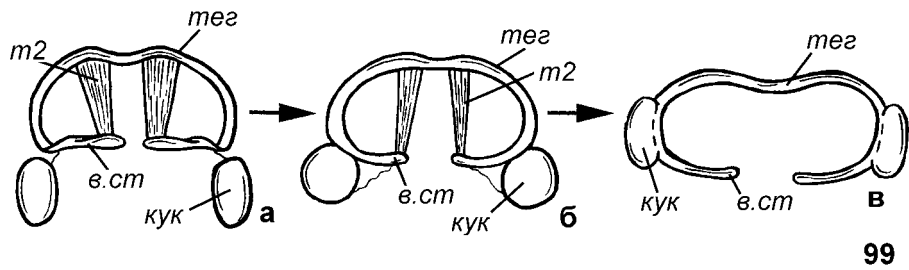


Рис. 98-100. *Gelechia* Hbn. и морфологические ряды преобразования структур в гениталиях Dichomeridinae.

98 – *Gelechia* Hbn., тергальная часть гениталий; 99 – трансформация тергальной части гениталий в подсемействе Dichomeridinae: а – *Hypatima* Hbn., б – *Helcystogramma* Zell., в – *Dichomeris* Hbn.; 100 – трансформация стеральной области самок в трибе Chelariini: а – *Encolapta* Meug., б – *Hypatima* Hbn., в – *Faristenia* Ponom., г – *Dendrophilia* Ponom., д – *Bagdadia* Ams.

С целью выяснить гомологию структур стеральной области гениталий в исследования были вовлечены данные по строению, как скелета, так и мускулатуры копулятивного аппарата, причем не только гелехиид, но и представителей других семейств гелехиоидного комплекса.

Юкста. Общий план строения скелетно-мышечного аппарата гениталий в отряде Lepidoptera, детально проанализированный в работе В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниковой (2001), характеризуется наличием в вентральной части анеллуса склеротизованной медиальной пластинки (юксты), связанной с мышцами m_3 . Согласно данным по функциональной морфологии такое положение этого склерита и связь его с теми же мышцами характерны для многих семейств: Lecithoceridae, Elachistidae, Ethmiidae, Aeolanthidae, Oecophoridae, Depressariidae, Momphidae, Peleopodidae, Blastobasidae, Batrachedridae, Pterolonchidae, сохраняющих по ряду признаков генерализованное строение и объединяемых в серию Gelechiiformes (Кузнецова, Стекольниковой, 2001), либо инфраотряд Coleophoromorpha (Синев, 1992). Поэтому гомология обособленной медиальной пластинки (юксты) у триб Chelariini и Anarsiini, связанной с мышцами m_3 , и юксты перечисленных семейств чешуекрылых очевидна. Гомологию вентрально расположенного склерита у трибы Dichomeridini возможно установить в ходе анализа эволюционных преобразований вентральной области гениталий самцов в подсемействе. В пределах подсемейства выявлено два направления преобразования этого склерита. Первое связано с усложнением его строения при сохранении исходного положения. Так, у молей трибы Anarsiini и некоторых родов из трибы Chelariini юкста в виде небольшой медиальной пластинки, несущей выросты со щетинками. Усложнение строения юксты, сохраняющей обособленное состояние и положение медиальнее винкулума, выявлено у многих родов (*Hypatima*, *Neofaculta*, *Encolapta*, *Ethmiopsis* и *Nothris*) и сопровождается развитием направленной вперед лопасти и образованием в задней трети латеральных выростов, охватывающих эдегус. Второе направление преобразования юксты связано с уменьшением юксты и срастанием ее с внутренней поверхностью винкулума, что обнаружено у более продвинутых родов трибы Chelariini (*Dendrophilia*, *Empalactis*, *Bagdadia*) и родов трибы Dichomeridini с более генерализованным строением (*Helcystogramma*). Потеря обособленного состояния в результате срастания юксты с медиальной стороной или задним краем винкулума сопряжена с потерей ею подвижности, и, соответственно, связана с ослаблением и редукцией мышц m_3 , обеспечивающих таковую. Описанные трансформации показаны на морфоклине на рис. 94. На основе рассмотренных преобразований в стеральной области гениталий утверждается гомология вентрального склерита, соединенного с задним краем винкулума, у специализированных родов трибы Dichomeridini и юксты других представителей подсемейства.

Винкулум. Гомология винкулума установлена на основе связи последнего с мышцами протракторами m_5 и ретракторами m_6 эдегуса. Обычно протракторы эдегуса m_5 связаны с базальной частью эдегуса и винкулумом. В результате наблюдающегося в подсемействе Dichomeridinae расщепления этих мышц на два пучка только мышцы m_{5a} сохраняют исходное положение, отходя от медиальной стороны винкулума. Это положение для мышц m_{5a} характерно для всех родов подсемейства, равно как и соединение мышцами m_6 эдегуса, чаще его вентральной стороны, с саккусом. На основании одинакового положения мышц протракторов и ретракторов эдегуса в пределах не только гелехиид, но и в других семействах чешуекрылых, склерит, с которым они связаны, трактуется гомологом винкулуму других чешуекрылых.

Саккулусы. Дорсокаудальная, а у некоторых каудальная часть винкулума у многих родов *Dichomeridinae* отделена от прилегающего склерита, как правило, хорошо различимым швом. Связь этого склерита у молей подсемейства *Dichomeridinae* с мышцами m_{5b} позволяет утверждать единое его происхождение у различных родов в пределах подсемейства. Прикрепление дорсального пучка мышц протракторов эдеагуса к саккулусам у родов из других подсемейств выемчатокрылых молей (*Gelechia*), имеющих подобное расщепление m_5 , указывает на гомологию склеритов, обособленных от винкулума швом у *Dichomeridinae*, саккулусам других гелехиид.

Преобразование саккулусов в подсемействе, как правило, связано с другими морфологическими изменениями. В каждой из триб эти склериты в основном трансформировались в направлении уменьшения размеров и все более глубокой интеграции с винкулумом. Более генерализованное строение этих склеритов в виде округлых лопасти со щетинками обнаружено у *Neofaculta* и *Porpodryas*. Полная редукция саккулусов у *Anarsiini* вела к перемещению отдельных пучков мышц m_5 на довольно широкие паратегминальные склериты, а уменьшение размеров саккулусов до небольших пластинок у *Chelariini*, как предполагается, связано с расширением винкулума, по внутренней поверхности которого прикрепляются мышцы протракторов эдеагуса. Подобное уменьшение этих склеритов обнаружено у менее специализированных представителей номинативной трибы, тогда как у *Acanthophila* и *Dichomeris* специализация шла в направлении развития более или менее длинных выростов саккулусов, участвующих в фиксации самки и, по-видимому, функционально компенсирующих слабо склеротизованные кукуллусы. Уникальной для подсемейства специализацией саккулусов, сохранивших близкую к исходной форму, является вентральное оттягивание их округлых вершин и налегание друг на друга под эдеагусом у рода *Acompsia*. Описанные морфологические изменения связаны с редукцией у этой группы юксты и функциональной заменой ее саккулусами.

Сопряженно с развитием различных по форме и длине выростов саккулусов происходит усиление склеротизации анеллуса, срастание его с эдеагусом, развитие длинных и крепких выростов, прилегающих к наружной стенке эдеагуса, несущего довольно крупные корнутусы. Целый комплекс новообразований, как функциональная компенсация, возникает в ответ на описанные выше преобразования кукуллусов в слабо склеротизованные структуры, их дорсальное перемещение и утрату функции удержания самки в период копуляции.

Таким образом, в результате исследования морфологии скелетно-мышечного аппарата гениталий у представителей подсемейства *Dichomeridinae* обнаружены общие специализации, не найденные у гелехиид из других подсемейств – наличие паратегминальных склеритов, связанных с мышцами флексорами вальв m_4 , сходное строение тегумена со склеротизованной вентральной стенкой, интратегминальное положение мышц экстензоров вальв m_2 , полное отделение кукуллусов от саккулусов, срастание последних с винкулумом, расщепление на две пары и пространственное разделение мышц протракторов эдеагуса m_5 .

Выявлены важные для диагностики триб и родов признаки, которыми являются форма и строение ункуса, дистальной части кукуллусов, вершин вальвелл и винкулума; наличие и размеры юксты, корнутусов и симметричность строения гениталий в целом.

Изучение основных направлений эволюционного преобразования генитальных структур позволило установить их наиболее генерализованное и специализированное строение в исследуемой группе. Очень близок к исходному копулятивный аппарат у *Neofaculta*, *Porpodryas* и *Encolapta*, тогда как более продвинутыми родами в подсемействе по строению некоторых структур являются *Bagdadia* и *Anarsia* (ункус и кукуллусы), *Acanthophila* и *Dichomeris* (эдеагус и анеллус), и *Faristenia* (вальвеллы).

В целом, в ходе анализа эволюционных преобразований в подсемействе было выявлено развитие функциональных аналогов и компенсаторных комплексов, сопряженное с ослаблением или редукцией других функционально замещаемых генитальных структур. Это особенно наглядно проявляется у более специализированных групп из триб *Anarsiini* и *Dichomeridini*. В первой трибе редукция гнатоса функционально компенсируется развитием выростов на нижнем крае кукуллусов, видоизменением щетинок на их внутренней поверхности, специализацией ункуса (*Anarsia*), а во второй – потеря функции удержания самки слабо склеротизованными кукуллусами и вальвеллами сопряжена с разрастанием юксты, саккулусов, увеличением корнутусов эдеагуса (*Dichomeris*). Подобные коррелятивные трансформации можно отметить и для самцов *Acompsia*, у которых редукция юксты сопровождается вентральным оттягиванием вершин саккулусов и налеганием их друг на друга под эдеагусом. Это указывает на наличие двух взаимосвязанных одновременно протекающих процессов – упрощения в строении одних структур (редукция, ослабление склеротизации с последующей потерей функции) и компенсаторного усложнения других (появление новообразований, усиленное развитие, преобразование формы склеритов).

4. МОРФОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ТЕРМИНАЛЬНЫХ СЕГМЕНТОВ БРЮШКА САМОК

В целом, в лепидоптерологической литературе исследованиям гениталий самок уделяется меньше внимания, чем гениталиям самцов. Возможно, по этой причине морфология копулятивного аппарата самок все еще изучена слабо. Имеются лишь разрозненные сведения о строении гениталий самок палеарктических представителей подсемейства *Dichomeridinae* (Sattler, 1960; Amsel, 1967; Povolný, 1978, 1980b; Пономаренко, 1989; 1991; 1993a; 1999; Ponomarenko, 1994, 1995; Ponomarenko, Park, 1996; Park, Ponomarenko, 1996a; 1996b; 1996c; 1998; 1999; Ponomarenko, Ueda, 2000; Ponomarenko, Omelko, 2003), северо-американских видов (Hodges, 1986) и южно-африканских видов (Janse, 1949-1963). Гениталии некоторых восточно-азиатских видов, описанных Э. Мейриком по самкам, изображены в каталоге типов (Clarke, 1969). Сравнительно-

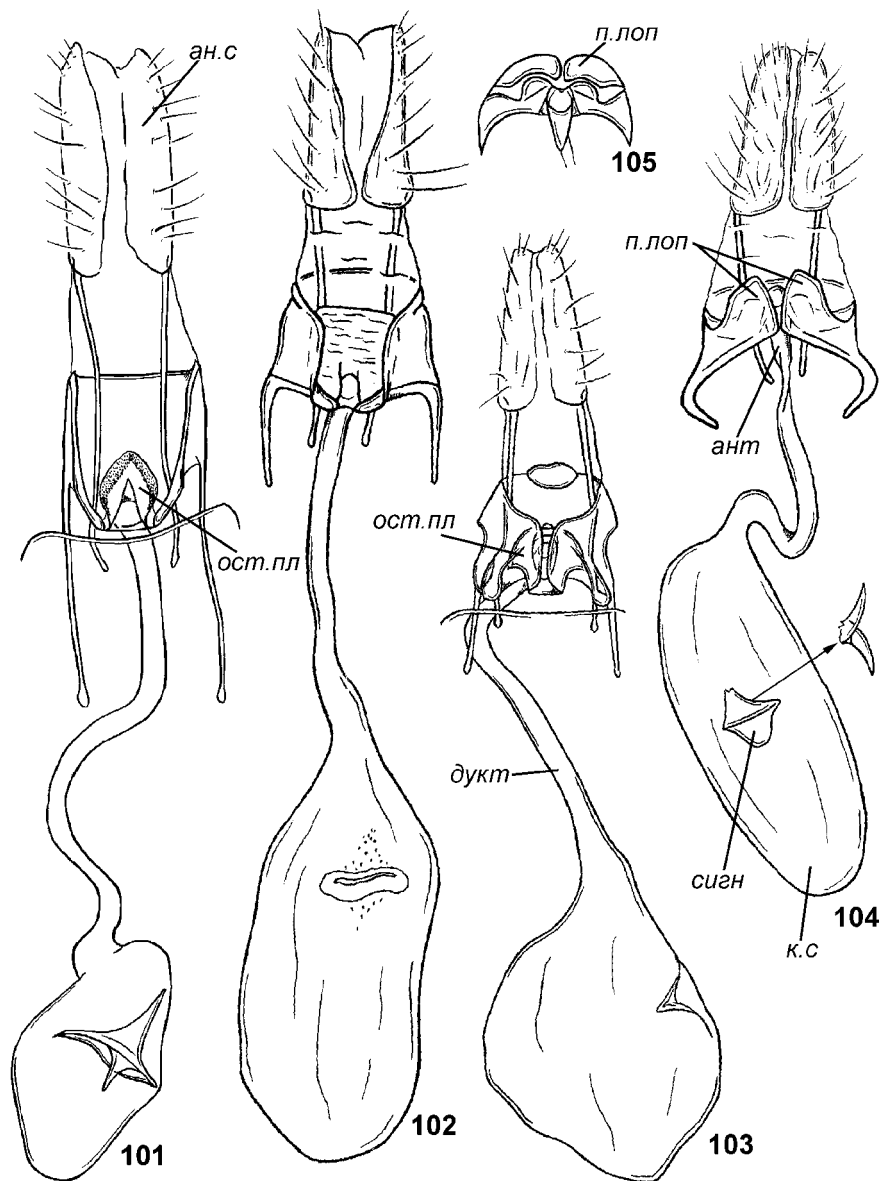


Рис. 101-105. Строение гениталий самок трибы Chelariini.

101 – *Hypatima venefica* Ponom.; 102 – *Encolapta tegulifera* (Meur.); 103 – *Faristenia omelkoi* Ponom.; 104 – *Dendrophilia unicolorella* Ponom., 105 – *Dendrophilia* Ponom., стерральная часть VIII сегмента. *ан.с* – анальные сосочки, *ант* – антрум, *дукт* – дуктус, *к.с* – копулятивная сумка, *ост.пл* – остиальная пластинка, *п.лоп* – приостиальные лопасти, *сигн* – сигнум.

морфологический анализ строения копулятивного аппарата самок подсемейства *Dichomeridinae* позволил выделить не только признаки, имеющие диагностическое значение для таксонов подсемейства, но и представить вероятные направления преобразования приостиальной области гениталий. В описании использована терминология гениталий по Пискунову (1981) с дополнениями и изменениями (Пономаренко, 1993а).

4.1. СТРОЕНИЕ VIII и IX СЕГМЕНТОВ БРЮШКА

Яйцеклад. VIII и IX сегменты брюшка самок формируют яйцеклад, имеющий различную длину у разных видов подсемейства. Чаще яйцеклад короткий, но у некоторых представителей средний или длинный. Удлинение яйцеклада обеспечивается телескопическим выдвиганием IX, VIII и VII сегментов, а также за счет мембраны между VIII и IX сегментами, длина которой может в несколько раз превышать длину анальных сосочков. Обычно анальные сосочки мембранозные, реже латерально склеротизованы, с редкими щетинками, короткими на вершине и более длинными у основания сосочка. Кроме участия в откладке яиц, анальные сосочки выполняют также тактильную функцию. Между ними находятся овипор и анус.

Генитальный сегмент. У самок подсемейства *Dichomeridinae* генитальным сегментом является VIII, обычно более склеротизованный, чем предшествующие висцеральные сегменты, и не имеющий четкого деления на тергит и стернит.

У трибы *Chelariini* склерит VIII сегмента разомкнут в стеральной области, его боковые края соединяет мембрана (рис. 101-104). Передний край VIII сегмента иногда с латеральными вырезами. Исключение составляет род *Bagdadia*, у которого стерральная область вторично склеротизована, тогда как тергальная почти у всех представителей рода целиком мембранозная (рис. 100д). Вблизи переднего края VIII сегмента часто имеются вентральные кармановидные углубления, а его задний край у некоторых представителей трибы *Chelariini* образует оттянутые назад лопасти, названные приостиальными (Пономаренко, 1993а) (рис. 104). Тергальная область VIII сегмента у остальных *Chelariini* склеротизована сильнее. У некоторых родов в этой области вблизи заднего края имеется округлая пластинка.

Почти у всех самок трибы *Anarsiini*, морфологически близкой *Chelariini*, VIII сегмент брюшка в виде кольца (рис. 108, 109). Очевидно, склеротизация его стеральной области вторична, поскольку у ряда представителей менее специализированного рода *Ananarsia* эта область мембранозная, либо склеротизована только ее дистальная половина. Уникальной особенностью самок трибы *Anarsiini* является строение тергальной области VIII сегмента, где имеется продольное или округлое углубление и отверстие вблизи его переднего края. У рода *Anarsia* этот край с лопастью, направленной вперед (рис. 110, 111), а у *Ananarsia* отогнут вверх (рис. 112). Между VII и VIII сегментами брюшка самок *Ananarsia* расположено воронковидное углубление, переходящее в мембранозный мешок, функциональное значение которого неясно.

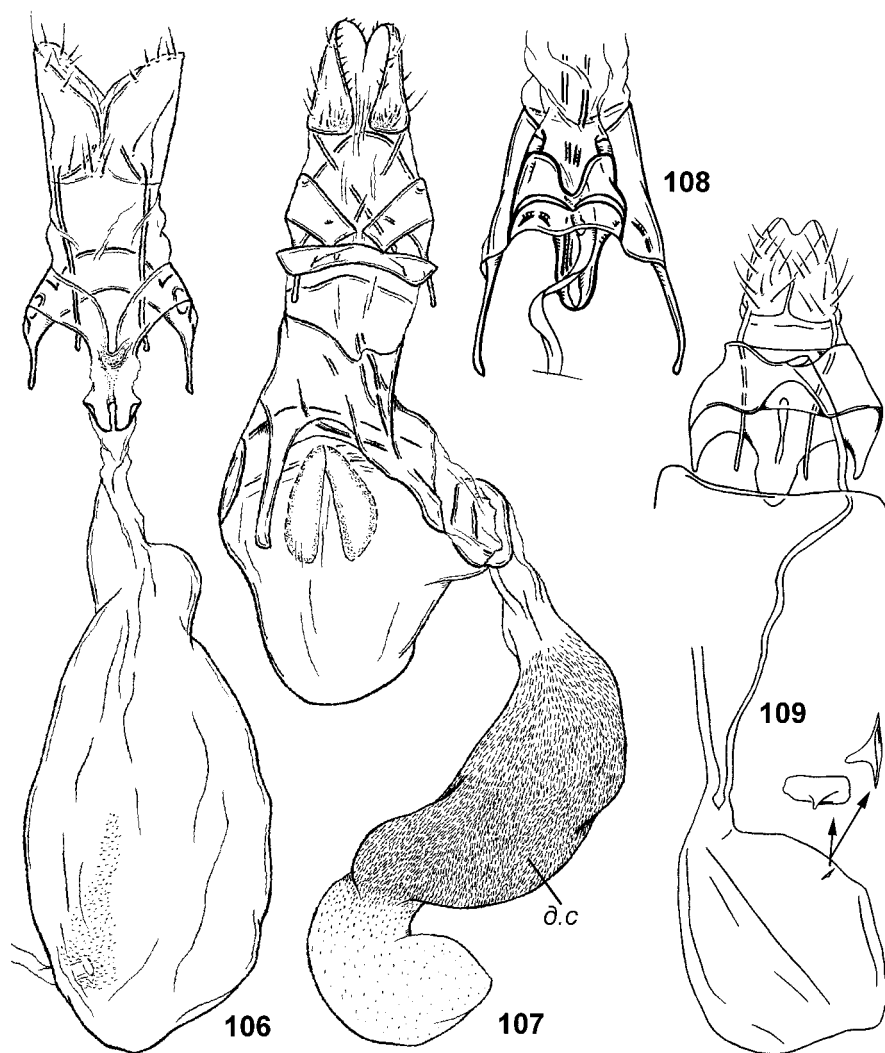


Рис. 106-109. Строение гениталий самок триб Dichomeridini и Anarsiini.
 106 – *Helcystogramma lutatella* (H.-S.); 107 – *Dichomeris derasella* (Den. et Schiff.); 108 –
Anarsia stepposella Ponom.; 109 – *A. halimodendri* Chr. д.с – дополнительная сумка.

У трибы Dichomeridini, так же как у Chelariini и, частично, у Anarsiini, VIII сегмент почти всегда с мембранозным участком в стеральной области (рис. 106-107). В этом месте мембрана соединяет боковые края склерита VIII сегмента таким образом, что образуется узкий желоб, переходящий впереди в половые пути самки. Только у некоторых видов рода *Dichomeris* боковые края

склерита VIII сегмента широко раздвинуты, подобно таковым у самок из родов *Hypatima*, *Encolapta*, *Apotactis*, *Metatactis*, *Tornodoxa*. У некоторых видов рода *Acompsia*, так же как у *Anarsia*, VIII сегмент в виде слабо склеротизованного кольца. Многие виды номинативной трибы с округлой пластинкой вблизи заднего края тергальной области VIII сегмента, подобной таковой у молей трибы *Chelariini*. В случае отсутствия пластинки в тергальной области наблюдается усиление склеротизации этой части сегмента.

От переднего края VIII сегмента, латерально, отходят передние апофизы, величина которых колеблется от небольших бугорков до половины и более длины яйцеклада.

Приостиальная область. У многих молей трибы *Chelariini* остиум расположен на стернальной мембране (*Nothris*, *Hypatima*, *Encolapta*, *Apotactis*, *Metatactis*, *Pilocrates*, *Tornodoxa*) (рис. 101, 102). У *Faristenia*, *Empalactis* Meugick и *Dendrophilia* в результате вторичного смыкания боковых краев склерита VIII сегмента остиум, располагаясь несколько медиальнее, частично или полностью прикрыт ими (рис. 103, 104). Почти у всех самок трибы остиум окружен остиальным склеритом разной формы и строения. Обычно этот склерит расположен во фронтальной плоскости, и только у *Neofaculta* он расположен перпендикулярно продольной оси тела.

У самок типового рода трибы *Anarsiini* остиум вторично смещен к заднему краю VIII сегмента, тогда как у *Ananarsia* и большинства самок *Chelariini* он расположен вблизи переднего края или посредине вентральной части VIII сегмента.

Очень разнообразное и у большинства видов специализированное строение характерно для приостиальной области самок *Dichomeridini*. Остиальное отверстие у них погружено под край VII сегмента (рис. 106, 107). В роде *Acompsia* большинство видов отличается отсутствием склеротизации в области остиума, а у *Helcystogramma* и *Scodes*, так же как у *Faristenia*, остиум располагается на остиальной пластинке, которая в виде пары полулунных склеритов и прикрепляется к переднему краю VIII сегмента. Сложнее устроена приостиальная область у родов *Acanthophila* и *Dichomeris*, у которых имеется более или менее четырехугольная поперечно вытянутая пластинка, частично погруженная под край VII сегмента и наполовину прикрывающая желобовидное углубление VIII сегмента. У некоторых самок из рода *Dichomeris* эта пластинка, изгибаясь, образует по бокам приостиальной области кармановидные образования, напоминающие таковые у самок *Chelariini*. От дорсального края этих углублений у некоторых видов отходят направленные назад выросты треугольной формы, иногда с зубринами по нижнему краю. Описанная выше пластинка вместе с вентральной частью VIII сегмента формирует у ряда видов широкую остиальную воронку.

Антрум и проток копулятивной сумки. В пределах трибы *Chelariini* антрум выражен только у родов *Empalactis* и *Dendrophilia*, самки большинства видов которых имеют сужение в месте его перехода в дистальную часть протока копулятивной сумки. У *D. caraganella* Ponomarenko и *D. petrinopsis* (Mey-

rick) подобного сужения нет, но антрум склеротизован. У рода *Dendrophilia* антрум с боковыми выростами. С последними сочленены слабо склеротизованные пластинки, расположенные в дорсовентральной плоскости; вторым концом они присоединены к заднему краю VIII сегмента (рис. 105). Нижний край этих пластинок, изгибаясь, образует по бокам антрума по одному округлому, сильно склеротизованному выступу, плотно прилегающему к приостигальным лопастям с внутренней стороны в форме кармановидного образования. Проток копулятивной сумки Chelariini узкий, мембранозный, трубковидный, почти у всех видов впадает в копулятивную сумку вдоль продольной оси, и только у *Hypatima* несколько сбоку.

В номинативной трибе у *Acompsia* так же, как у рода *Hypatima* (триба Chelariini), проток входит в копулятивную сумку несколько сбоку, тогда как у остальных Dichomeridini он впадает вдоль ее продольной оси. Самки родов *Acanthophila* и *Dichomeris* отличаются хорошо склеротизованной остигальной воронкой, которая у них переходит в сплюснутый в дорсовентральном направлении, чаще короткий, антрум, узкий у первого и широкий у второго рода. Его дорсальная поверхность сильно склеротизована, у *Acanthophila* продольно складчатая, а у *Dichomeris* чаще плоская. Вентральная сторона антрума менее склеротизована, у *Dichomeris* часто с асимметричными выемками, складками и выпуклостями (рис. 107).

Копулятивная сумка. У триб Chelariini, Anarsiini, а также у самок из родов *Scodes* и *Helcystogramma* копулятивная сумка в основном мембранозная, слегка продольно вытянутая. Сигнум, если имеется, всегда один, в виде пластинки с мелкими шипиками или сплюснутой воронки. Почти у всех видов сигнум простой, только у *Faristenia geminisignella* Ponomarenko, он сложной формы в виде двух уплощенных воронок, соединенных во взаимно перпендикулярных плоскостях. В месте впадения протока у молей трибы Anarsiini выражена шейка копулятивной сумки. В трибе Dichomeridini у *Acompsia* в месте впадения протока в копулятивную сумку и несколько дистальнее на ее боковой стенке имеются дуговидно изогнутые склериты. На этой же боковой стенке копулятивной сумки расположен сигнум в виде воронковидно изогнутого кольца. Между сигнумом и склеритом на стенке сумки находятся продольные складки.

Склеротизация антрума у *Acanthophila* и *Dichomeris* переходит на проксимальную часть копулятивной сумки. У некоторых видов типового рода подсемейства к этой склеротизации присоединен склерит в виде кольца. Вероятно, последний гомологичен с сигнумом, имеющим такое же строение у *Acompsia*. Дистальная часть копулятивной сумки у *Acanthophila* и *Dichomeris* мембранозная. Интересной особенностью многих представителей рода *Dichomeris* является наличие так называемой "дополнительной сумки" (Hodges, 1986). Ее проток впадает в копулятивную сумку дистальнее семенного протока. Часто в месте впадения протока дополнительной сумки на стенке копулятивной сумки образуется округлая склеротизация. У некоторых видов рода внутренняя поверхность дополнительной сумки покрыта мелкими шипиками (рис. 107). Эта

сумка продольно вытянута и вздута в дистальной части. На дне последней находится устье протока, чаще узкого, завершающегося небольшим расширением. Подобная дополнительная сумка обнаружена у рода *Scodes* из той же трибы, но не выявлена у остальных представителей *Dichomeridini* и других триб подсемейства, а также других подсемейств *Gelechiidae*. Имеются литературные сведения о наличии подобного образования в далеких исследуемой группах *Lepidoptera* – *Stenodes nodulana* Möschler, *Dichrorampha montanana* Duponchel, *Gnapholitha difficilana* Walsingham (*Tortricidae*), *Gueneria basilaria* Walker (*Geometridae*) (Кузнецов, 1978; McGuffin, 1987). Можно предположить, что в своем происхождении дополнительная сумка связана с копулятивной, вздутие боковой стенки которой удлинилось и оформилось в проток и сумку. У некоторых видов *Dichomeris* Hübner образуется цепь из чередующихся сумок в виде округлых вздутий и протоков между ними.

Детальное изучение морфологии гениталий самок показало, что многие признаки, используемые для характеристики таксонов родового ранга и выше, имеют невысокое диагностическое значение и могут использоваться только для определения видов. Таковыми являются длина яйцеклада, наличие или отсутствие склеротизации анальных сосочков, длина передних и задних апофизов, наличие или отсутствие сигнума. Диагностическое значение имеют положение, форма и строение остиальной пластинки (*Chelariini*), расположение остиума, ширина и характер склеротизации антрума и протока копулятивной сумки (*Chelariini* и *Dichomeridini*), симметричность или асимметричность гениталий (*Anarsiini*).

4.2. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ПРИОСТИАЛЬНОЙ ОБЛАСТИ

В результате сравнительного анализа морфологии гениталий самок выявлен комплекс признаков, являющийся, вероятно, исходным для подсемейства: наличие более или менее широкого мембранозного участка в стеральной области VIII сегмента брюшка, относительно узкий антрум и длинный трубковидный проток мембранозной копулятивной сумки, на стенке последней – один небольшой сигнум. Такое строение характерно для большой группы родов подсемейства, большая часть из которых принадлежит трибе *Chelariini* (*Hypatima*, *Encolapta*, *Apotactis*, *Metatactis*, *Neofaculta*, *Ananarsia*, *Acompsia*, *Helcystogramma*).

В ходе эволюции самок подсемейства специализация генитального сегмента нередко сопровождалась усложнением его строения. У самок трибы *Anarsiini*, по-видимому, происходило усиление склеротизации стеральной области VIII сегмента вплоть до формирования непрерывного кольца и преобразование рельефа тергальной области, соответствующей строению генитальных структур самца (рис. 110-112). Приостиальная область самок трибы *Chelariini* трансформировалась в направлении вентрального смыкания боковых краев склерита VIII сегмента, что сопровождалось медиальным погружением остиума и частичным или полным прикрыванием его склеритом (рис. 100).

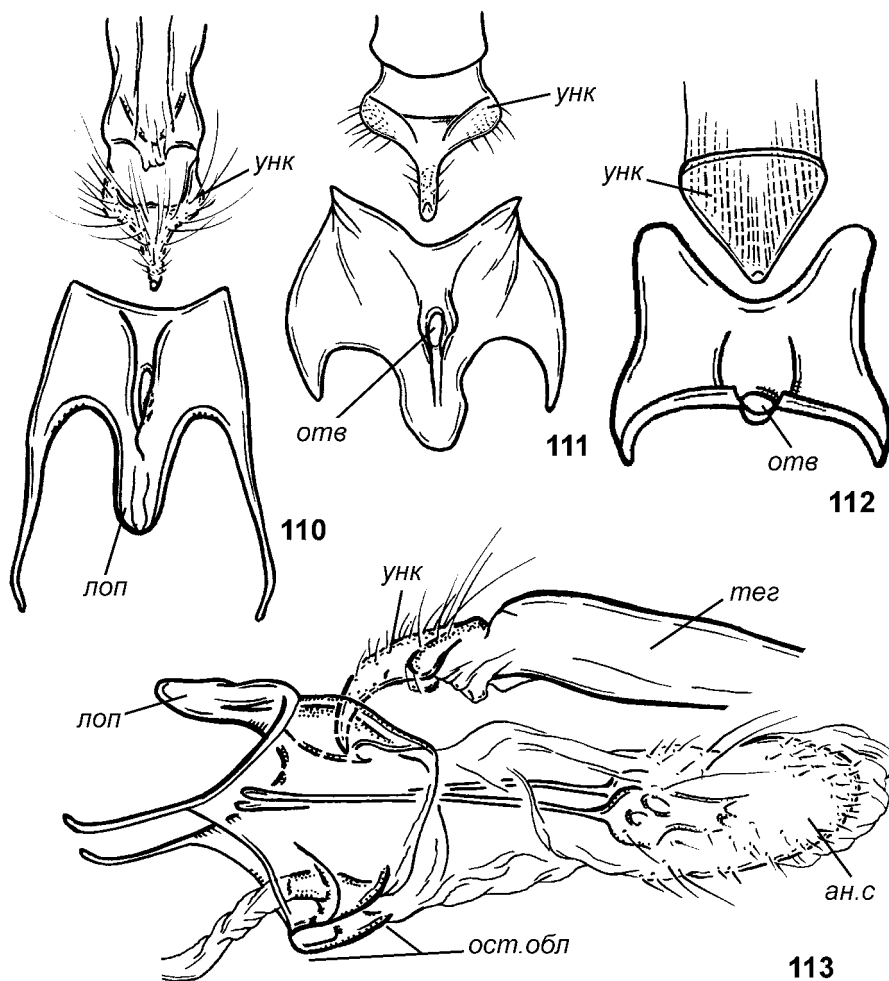


Рис. 110-113. Способ фиксации полов при копуляции.
 110-112 – ункус самца и тергальная часть гениталий самки, вид с дорсальной стороны:
 110 – *Anarsia stepposella* Ponom.; 111 – *A. halimodendri* Chr.; 112 – *Ananarsia lineatella*
 Zell.; 113 – *A. stepposella* Ponom., ункус и дистальная часть тегумена самца и гениталии
 самки, сбоку. лоп – лопасть на переднем крае VIII сегмента, отв – отверстие на тергаль-
 ной области VIII сегмента, ост.обл – остиальная область.

В трибе Dichomeridini трансформация генитального сегмента, вероятно, была направлена на укорочение и расширение половых протоков самки. Этот процесс сопровождался усилением склеротизации в области антрума и дистальной части копулятивной сумки и наиболее выражен у самых специализированных родов трибы. Многочисленные неровности, складки и углубления на

внутренних стенках часто единой склеротизации антрума и копулятивной сумки точно соответствуют количеству, размерам и форме выростов склеритов в гениталиях самцов.

Обнаружены две тенденции в изменении положения остиума в подсемействе. Если у некоторых видов родов *Ananarsia*, *Hypatima* и *Encolapta* он сохраняет близкое к исходному положение – на уровне переднего края VIII сегмента или вблизи него, то у более специализированных представителей триб *Anarsiini* и *Chelariini* наблюдается смещение его к переднему краю, а в трибе *Dichomeridini* – погружение под край VII сегмента.

Обобщая полученные данные, можно заключить, что строение гениталий самок и их трансформация сопряжены с морфологическими преобразованиями таковых у самцов и направлены у тех и других на развитие механизмов, функционально компенсирующих утраченные в период развития структуры и обеспечивающих, очевидно, более прочную фиксацию полов в период копуляции.

5. СПОСОБ ФИКСАЦИИ ПОЛОВ ПРИ КОПУЛЯЦИИ

В монографической работе В. И. Кузнецова и А. А. Стекольников (2001) дана классификация взаимодействия копулятивных придатков обоих полов при функционировании гениталий. В рамках этой классификации для инфраотряда *Parilionomorpha* выделено 8 типов сцепления придатков. Однако, ни один из описанных в упомянутой работе типов не соответствует полностью механизму сцепления копулятивных придатков у молей подсемейства *Dichomeridinae*.

Анализ функционирования скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов и строения гениталий самок, а также моделирование процесса копуляции дали возможность представить механизм фиксации полов в период копуляции у представителей подсемейства *Dichomeridinae*. В каждой из триб фиксация полов в период копуляции имеет свои особенности. В захвате, удержании и фиксации самки у трибы *Chelariini* и менее специализированных родов трибы *Dichomeridini* участвуют ункус, гнатос и кукуллусы. Ункус и гнатос функционируют по принципу щипцов и осуществляют захват самки за заднюю часть тергальной области VIII сегмента брюшка. В этой области у самок триб *Chelariini* и *Dichomeridini* находится специальная, чаще округлая, склеротизованная пластинка. Кукуллусы, несущие многочисленные удлиненные, иногда шиповидные, щетинки, латерально сжимают VII сегмент брюшка самки, который тоже снабжен удлиненными видоизмененными чешуйками по бокам. Существенную роль в фиксации самок *Chelariini* выполняют вальвеллы. Только у самцов этой группы в подсемействе они преимущественно в виде сильно склеротизованных структур различной формы. Располагаясь медиальнее кукуллусов и латеродорсальнее эдеагуса, вальвеллы не только направляют последний при введении в остиум, но также вводятся в кармановидные образования по бокам остиума и функционируют как распорки.

У более специализированных родов трибы *Dichomeridini* ни кукуллусы, ни вальвеллы не участвуют в фиксации самки. В номинативной трибе отмечено усиленное развитие выростов саккулусов, анеллуса и юксты, представленных в виде сильно склеротизованных, часто удлинённых и различных по строению и форме структур. Половые пути самок у родов *Acanthophila* и *Dichomeris* рельефно соответствуют описанным выше выростам. Очевидно, фиксация полов *in copula* осуществляется путем совмещения последних со складками и углублениями антрума и дистальной части копулятивной сумки, а также латерального разведения выростов.

В трибе *Anarsiini* у самцов отсутствует гнатос. Поэтому в захвате и удержании самки участвуют ункус и кукуллусы. Так же, как у двух других триб, ункус фиксируется на тергальной области самки. Характерной особенностью тергита VIII сегмента самок рода *Anarsia* является желобовидное продольное углубление с округлым отверстием вблизи переднего края. Пальцевидный вырост ункуса с крюковидно загнутой вершиной, как “слепок”, полностью соответствует рельефу VIII тергита самок (рис. 110-112). У молей трибы *Anarsiini* вальвеллы слабо развиты или редуцированы, и в фиксации полов участия не принимают. Наряду с ункусом, основную роль в удержании самки играют кукуллусы, представляющие собой вздутые структуры, снабженные видоизменёнными чешуйками и длинными жгутовидными, или саблевидными, выростами на нижнем крае. Кукуллусы сжимают брюшко самки по бокам VII сегмента, при этом ее анальные сосочки оказываются зажатыми между проксимальными частями кукуллусов и тегумена, располагаясь вдоль продольной оси последнего. В механизме фиксации участвуют выросты кукуллусов: левый, как правило, более длинный вырост охватывает брюшко самки снизу, а правый, более короткий, зацепляясь за него, как щеколда, укрепляет данное сцепление.

Таким образом, можно выделить две характерные особенности фиксации полов у *Dichomeridinae* в период копуляции. Анальные сосочки самки в период копуляции располагаются между проксимальными частями кукуллусов и тегумена вдоль продольной оси. С таким положением, очевидно, связана удлинённая форма тегумена и кукуллусов, характерная для большинства выемчатокрылых молей. Второй особенностью является удержание самки за тергальную область VIII сегмента (рис. 113), что пока не обнаружено ни в одной из изученных по этому вопросу групп чешуекрылых. Эти особенности не позволяют охарактеризовать механизм сцепления полов у молей подсемейства *Dichomeridinae* ни одним из описанных типов без дополнительных уточнений. Учитывая характерные особенности фиксации полов в каждой из триб, можно выделить следующие типы взаимодействия копулятивных придатков в подсемействе *Dichomeridinae*. Для трибы *Chelariini* и менее специализированных родов трибы *Dichomeridini* больше соответствует вальварно-ункусно-гнатосный флексорно-депрессорный тип сцепления придатков. Способ фиксации полов у специализированных представителей номинативной трибы, отличающихся глубоко модифицированными морфологическими структурами гениталий, частично соответствует экстензорному типу, но без участия кукуллусов. Вальварно-ункусный флексорный тип сцепления придатков более характерен для молей трибы *Anarsiini*. В каждом случае уместным является уточнение, что фиксация осуществляется за тергит VIII сегмента самки.

6. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОДСЕМЕЙСТВА DICHOMERIDINAE

В последнее время лепидоптерологи стали больше уделять внимания вопросам филогении отдельных групп выемчатокрылых молей. Однако, в работах рассматривались родственные отношения внутри отдельных родов или небольших их групп (Povolný, 1971, 1980a; Ивинскис и др., 1984; Pitkin, 1984, 1988; Huemer, 1988; Park, Hodges, 1995). Единственными работами, излагающими взгляд на эволюцию семейства в целом, являются статья и монография В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниковой (1984, 2001), в которых на основании изучения функциональной морфологии у 12 родов, представляющих 5 из 9 выделяемых подсемейств, обосновывается три эволюционных направления в развитии копулятивных аппаратов Gelechiidae. Одно из обсуждаемых эволюционных направлений, по мнению авторов, представляют близкородственные подсемейства Chelariinae и Dichomeridinae. Близкое родство этих двух групп было доказано на основе сравнительно-морфологического анализа гениталий самцов и самок, в ходе которого был выявлен комплекс специализаций, позволивших обосновать их монофилию и объединение в одном подсемействе Dichomeridinae (Пономаренко, 1992). Позже были проанализированы родственные отношения родов подсемейства, представленных в России и сопредельных странах (Пonomarenko, 1997b). Изучение родов Dichomeridinae мировой фауны дало возможность не только провести филогенетический анализ подсемейства на более обширном материале, но и проверить полученные ранее данные.

Анализ родственных отношений родов в подсемействе Dichomeridinae проводился в соответствии с принципами и методами реконструкции филогенезов, подробно изложенным в ряде работ (Расницын, 1980, 1983, 2002; Емельянов, 1987, 1989; Расницын, Длусский, 1988; Шаталкин, 1988; Песенко, 1989, 1991). Вопросы, касающиеся гомологии генитальных структур, построения их трансформационных рядов, определение полярности морфоклин решались в ходе сравнительно-морфологического анализа на основании презумпций аналогии, функционального совершенства, сложности, необратимости, сохраненного распространения признака, парсимонии и взвешенного сходства.

В результате детального изучения морфологии всех отделов тела подсемейства Dichomeridinae и анализа признаков были выделены лишь те характерные особенности строения, по которым обнаруживается наименьшее число гомоплазий. Основой для установления родственных связей в подсемействе послужили признаки гениталий самцов и самок. Поскольку в рассматриваемой группе признаки внешнего строения нестабильны, в ходе работы были использованы лишь некоторые, наиболее надежные, из них. Характерные черты строения преимагинальных стадий для многих родов подсемейства неизвестны, поэтому имеющиеся в литературе отрывочные сведения учитывались только как дополнительные.

Таким образом, в ходе взвешивания признаков только 65 было отобрано для построения кладограммы родственных отношений родов подсемейства.

Состояния признаков – плезиоморфное (0), апоморфное (1):

- 1 – Паратегминальные склериты: отсутствуют (0); имеются (1).
- 2 – Мышцы флексоры вальв m_4 : прикрепляются к антеролатеральным углам тегумена (0); прикрепляются к паратегминальным склеритам (1).
- 3 – Кукуллус: не отделен от саккулуса (0); отделен от саккулуса (1).
- 4 – Вентральная стенка тегумена: отсутствует (0); имеется (1).
- 5 – Мышцы протракторы эдеагуса m_5 : не расщеплены на две пары (0); расщеплены на две пары m_{5a} и m_{5b} (1).
- 6 – Положение мышц m_2 : прикрепляются к тегумену и базальной части кукуллусов (0); интраатегминальное, прикрепляются к дорсальной и вентральной стенкам тегумена (1).
- 7 – Ункус: отдельный склерит (0); слит с тегуменом (1).
- 8 – Латеральные лопасти тегумена: отсутствуют (0); имеются (1).
- 9 – Положение остиума: на VIII сегменте (0); погружен под край VII сегмента (1).
- 10 – Положение кукуллусов: не смещены дорсально (0); более или менее смещены дорсально (1).
- 11 – Дополнительный сцепочный аппарат: отсутствует (0); имеется (1).
- 12 – Нижнегубные щупики: у обоих полов с нормально развитым 3 члеником (0); у самцов 3 членик редуцирован (1).
- 13 – Гнатос: имеется (0); отсутствует (1).
- 14 – Видоизмененные щетинки на кукуллусах: отсутствуют (0); имеются (1).
- 15 – Кукуллусы: латерально уплощены (0); вздутые (1).
- 16 – Выросты на нижнем крае кукуллусов: отсутствуют (0); имеются (1).
- 17 – Вальвеллы: слабо развитые мембранозные структуры (0); склеротизованные структуры разной формы (1).
- 18 – Винкулум: узкий лентовидный (0); широкий (1).
- 19 – Базальная часть эдеагуса: трубковидная с отверстием семяизвергательного протока на продольной оси эдеагуса (0); слепо замкнутая, отверстие семяизвергательного протока смещено дистально (1).
- 20 – Базальная часть эдеагуса: без гребневидного выроста (0); с гребневидным выростом (1).
- 21 – Вальвеллы: имеются, хотя бы одна (0); редуцированы (1).
- 22 – VIII сегмент брюшка самки: без лопасти на переднем крае дорсальной стороны (0); с лопастью на переднем крае дорсальной стороны (1).
- 23 – Мешковидное образование на VIII стерните самки: отсутствует (0); имеется (1).
- 24 – Кукуллусы: расширены в дистальной половине (0); не расширены в дистальной половине (1).
- 25 – Саккулусы: в виде небольших пластинок (0); в виде больших лопастевидных структур (1).
- 26 – Вальвеллы: со щетинками (0); с шипиками (1).
- 27 – Вершина эдеагуса: в виде косо срезанной трубки или с небольшой одно-сторонней округлой пластинкой (0); с лентовидными спирально завернутыми выростами (1).

- 28 – Юкста: с небольшими щетинистыми лопастями (0); с дистально оттянутыми лопастями (1).
- 29 – Базальный склерит ункуса: не обособлен (0); обособлен (1).
- 30 – Вентральные складки тегумена: отсутствуют (0); имеются (1).
- 31 – Мышцы m_{4b} : отсутствуют (0); имеются (1).
- 32 – Вальвы: умеренно расширенные дистально, с относительно тонкой шейкой (0); значительно расширены дистально, с толстой хорошо склеротизованной шейкой (1).
- 33 – Форма ункуса: удлинённая, четырехугольная (0); короткая, округлая (1).
- 34 – Медиальное смещение остиума: отсутствует (0); имеется, остиум прикрыт боковыми краями склерита VIII сегмента (1).
- 35 – Вальвеллы: короткие структуры (0); дистально вытянутые структуры (1).
- 36 – Винкулум: латерально в виде лентовидного склерита (0); латерально в виде треугольных лопастей (1).
- 37 – Прикрепление мышц m_1 : к переднему краю тегумена (0); к боковым стенкам тегумена (1).
- 38 – Положение вальвеллы: каудально направленные структуры (0); вентрально направленные структуры (1).
- 39 – Юкста: с небольшими округлыми лопастями (0); с дистально удлинёнными лопастями (1).
- 40 – Дистальная часть вальвеллы: равномерно сужена к вершине (0); уплощена и расширена (1).
- 41 – Проксимальная половина костального края заднего крыла: с округлой лопастью (0); с клиновидной лопастью (1).
- 42 – Базальный склерит ункуса: в виде цельного склерита (0); разделен на дорсальную и латеральные части (1).
- 43 – Форма тегумена: более или менее прямоугольная (0); резко суженная в дистальной половине (1).
- 44 – Юкста: в виде обособленного склерита (0); сросшаяся с задним краем винкулума (1).
- 45 – Вальвеллы: не сросшиеся дорсальнее эдеагуса (0); сросшиеся дорсальнее эдеагуса (1).
- 46 – Винкулум: в виде цельного склерита (0); в виде двух склеритов (1).
- 47 – Вальвеллы: короткие, менее трети длины кукуллуса (0); длинные, более трети длины кукуллуса (1).
- 48 – Положение ункуса: в одной плоскости с тегуменом или изогнут вентрально (0); отогнут дорсально, под прямым углом к продольной оси тела (1).
- 49 – Эдеагус: более или менее трубковидный (0); базально вздутый с крюковидной вершиной (1).
- 50 – Прикрепление мышц ретракторов эдеагуса m_6 : по бокам эдеагуса или на вентральной стороне эдеагуса (0); на дорсальной стороне эдеагуса (1).
- 51 – Форма саккулуса: округлая лопастевидная (0); треугольная, клювовидная (1).

- 52 – Положение вершин саккулусов: латеральное (0); вентральное (1).
- 53 – Корнутусы эдеагуса: отсутствуют (0); имеются (1).
- 54 – Саккулусы: в виде округлых лопастей, пространственно разобщенных и не налегающих друг на друга (0); вентрально оттянуты, налегают друг на друга под эдеагусом (1).
- 55 – Кукуллусы: широкие лопастевидные (0); более или менее узкие (1).
- 56 – Саккус: имеется (0); отсутствует (1).
- 57 – Мышцы юксты m_3 : имеются (0); отсутствуют (1).
- 58 – Четырехугольная пластинка, прикрывающая остиум: отсутствует (0); имеется (1).
- 59 – Антрум: узкая мембранозная трубка (0); склеротизованная трубка, дорсо-вентрально сплюснутая (1).
- 60 – Копулятивная сумка: мембранозная (0); склеротизована в проксимальной части (1).
- 61 – Анеллус: мембранозный (0); склеротизованный (1).
- 62 – Форма паратегминальных склеритов: округлая (0); продольно вытянутая (1).
- 63 – Кукуллусы: расположены вентральнее тегумена, обособлены (0); на боковых стенках тегумена, латерально сращены с его передним краем (1).
- 64 – Паратегминальные склериты: расположены вентральнее тегумена, обособлены (0); сращены с его передним краем, смещены в плоскости перпендикулярной продольной оси тела (1).
- 65 – Антрум: более или менее узкий с продольными складками (0); широкий с округлыми выпуклостями (1).

В результате сравнительно-морфологического анализа копулятивных аппаратов молей *Dichomeridinae* мировой фауны выявленный ранее комплекс базовых синапоморфий (Ponomarenko, 1997b), на основе которого подсемейство рассматривается как монофилетическая группа не был пересмотрен. Реконструкция строения гениталий гипотетического предка *Dichomeridinae* позволила очертить комплекс характерных для него архаичных черт. Вероятно, для гениталий самца были присущи: удлиненной формы тегумен с лопастевидным, слегка вытянутым ункусом и хорошо развитым крюковидным гнатосом; вальва с полностью отделенным от саккулуса кукуллусом, по-видимому, дистально расширенным; мембранозная вальвелла со щетинками на вершине; небольшой саккулус, сросшийся с латеральными ветвями среднего по ширине винкулума; развитый саккус; прямой или слегка изогнутый вершиной вверх эдеагус, умеренно вздутый в базальной части; хорошо развитая, свободная юкста с дистально направленными небольшими выростами, несущими щетинки. Передняя часть тегумена, базальные части кукуллусов и ветви винкулума сочленялись с латерально расположенными лопастевидными паратегминальными склеритами. Для самки, по-видимому, были характерны разомкнутый по вентральной стороне склерит VIII сегмента брюшка, остиальное отверстие, расположенное вблизи его переднего края, мембранозный проток копулятивной сумки, вдающийся вдоль продольной оси тела, и один сигнум.

Основные скелетные ветви ранее предложенной кладограммы (Ponomarenko, 1997b), представленной тремя трибами Anarsiini, Chelariini и Dichomeridini, пополнились представителями мировой фауны, и после анализа более обширного материала не были подвергнуты существенной перестройке (рис. 114).

Представляется, что наибольшее число генерализованных черт в подсемействе имеет триба Chelariini. В ее эволюционном развитии намечается три направления, соответствующие основным ветвям предлагаемой схемы. Первая из них включает роды *Neofaculta*, *Porpodryas* и *Nothris*, развитие которых, вероятно, происходило по пути сужения в дистальной части кукуллусов, оттягивания вершины эдеагуса, или заворачивания ее в спираль. Такие специализации, как наличие шипиков на вальвеллах у *Nothris* и вентрально оттянутые вальвеллы у *Neofaculta*, общие с родами, представленными второй ветвью, были оценены как ложные синапоморфии, поскольку у групп *Hypatima* и *Encolapta*, представляющих второе направление развития в трибе, обнаружено уникальное для подсемейства расщепление флексоров вальв на два пучка и прикрепление m_{46} к внутренней стенке имеющихся только у этих групп вентральных складок тегумена. Последние общие специализации были рассмотрены как более надежные признаки для выделения монофилетической группы, объединяющей роды *Hypatima* и *Encolapta* и близкие им таксоны. Это решение подтверждается наличием у второй группы синапоморфии (обособленный базальный склерит ункуса) с третьей группой родов. Развитие *Faristenia*, *Dactylethrella*, *Empalactis*, *Dendrophilia*, *Sclerograptis* и *Bagdadia*, представляющих третью ветвь в предлагаемой кладограмме, вероятно, происходило в направлении скоррелированного уменьшения длины ункуса и гнатоса, сужения кукуллусов, срастания юксты и винкулума и существенных морфологических изменений в приостиальной области у самок (сближение боковых краев склерита VIII сегмента в вентральной области до их полного смыкания, медиальное смещение остиума и частичное или полное прикрывание его боковыми краями склерита VIII сегмента). В целом, эти роды, соответствующие третьей ветви, являются наиболее специализированными в трибе Chelariini.

На основании такой уникальной синапоморфии, как наличие дополнительного сцепочного аппарата крыльев, моли трибы Chelariini, по-видимому, следует рассматривать как сестринскую группу трибе Anarsiini. Последние имеют более специализированное строение гениталий, чем предыдущая группа. На основании комплекса признаков, указывающего на глубокие морфологические преобразования копулятивных аппаратов самцов и самок трибы Anarsiini (сильная асимметрия в строении обоих полов; развитие у самцов видоизмененных щетинок на внутренней поверхности и длинных выростов на нижнем крае кукуллусов, наличие специализированного ункуса, редукция гнатоса, полная или частичная редукция вальвелл) предполагается раннее отклонение Anarsiini от общего с Chelariini ствола и их длительное независимое развитие. Номинативный род трибы Anarsiini на основе ряда специализаций рассматривается как более продвинутый, чем *Ananarsia*.

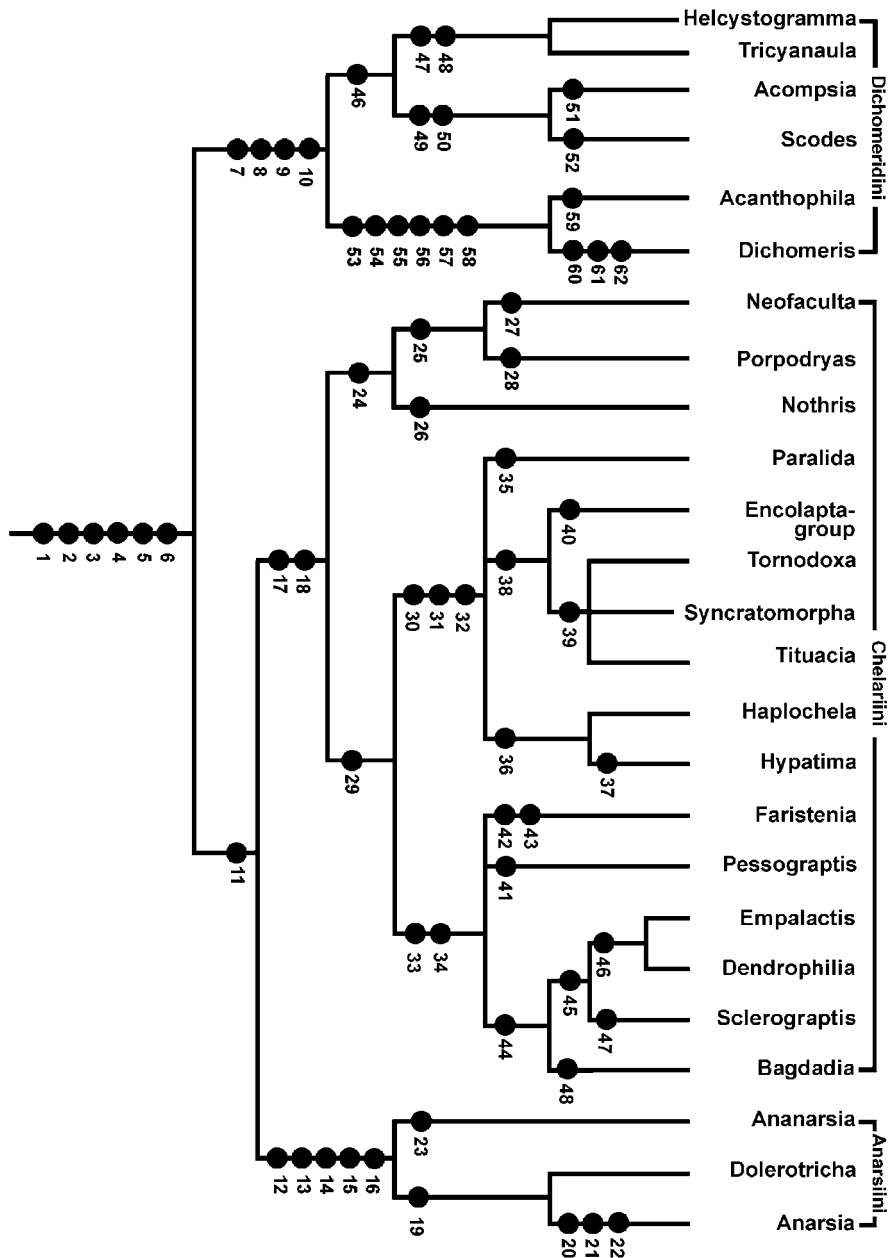


Рис. 114. Кладограмма родственных отношений родов подсемейства Dichomeridinae.

В номинативной трибе выделяется две группы родов, соответствующие двум направлениям развития. Их монофилия не вызывает сомнений и подтверждается наличием достаточно надежных синапоморфий (ункус и тегумен слиты в один склерит, имеются латеральные лопасти тегумена, остиум погружен под край VII сегмента). Роды *Helcystogramma*, *Scodes* и *Acompsia*, представляющие первую ветвь трибы, отличаются более генерализованным строением в трибе. Их самки сохранили строение гениталий, близкое к исходному для подсемейства. Ряд признаков (строение эдегуса без корнутусов, сохранение мышц m_2 и m_3 у самцов, мембранозные копулятивная сумка и ее проток, склерит VIII сегмента с мембранозной стеральной областью у самок) сближают эти роды с трибой *Chelariini* и позволяют рассматривать эту группу как промежуточную между хеляриинами и крайне специализированными в подсемействе родами, представленными второй ветвью трибы *Dichomeridini*. Последняя эволюционная ветвь объединяет роды *Acanthophila* и *Dichomeris* и выделена на основании комплекса надежных синапоморфий, показывающих глубокие морфологические преобразования в гениталиях обоих полов - склеротизация анеллуса и развитие на нем вентрального и латеральных выростов, изменение строения ветвей винкулума, отсутствие саккуса у самцов, появление склеротизированной воронки в области остиума, укорочение половых путей, развитие широкого антрума, склеротизация которого переходит на проксимальную часть копулятивной сумки у самок. По некоторым признакам (модификация паратегминальных склеритов, развитие андрокониальных пучков и более или менее длинных выростов саккулусов) эти группы могут быть признаны наиболее специализированными не только в трибе, но и в подсемействе *Dichomeridinae*.

7. СИСТЕМА ПОДСЕМЕЙСТВА DICHOMERIDINAE

Результаты сравнительно-морфологического анализа строения копулятивных аппаратов обоих полов и филогенетического анализа послужили основанием для пересмотра таксономического объема и структуры подсемейства. На основе комплекса синапоморфий было предложено включить в подсемейство *Dichomeridinae* молей хеляриин и анарзиин в ранге триб *Chelariini* и *Anarsiini* (Пономаренко, 1992). Изучение типового материала для родов мировой фауны подсемейства *Dichomeridinae* послужило основанием для пересмотра таксономического состава каждой из триб.

В предлагаемой ниже системе подсемейства для каждой из триб впервые дан объем в рамках мировой фауны, а также пересмотрена синонимия некоторых таксонов родового ранга.

Подсемейство **DICHOMERIDINAE** Hampson, 1918

- Dichomeridae Hampson, 1918; типовой род: *Dichomeris* Hübner, 1818.
- Dichomerisinae Heslop, 1938; типовой род: *Dichomeris* Hübner, 1818.
- Chelariinae Heslop, 1938, непригодное название.
- Hypatiminae Kloet et Hincks, 1945, непригодное название.
- Chelariinae Le Marchand, 1947; типовой род: *Chelaria* Haworth, 1828.
- Dichomerinae: Le Marchand, 1947: 153.
- Anarsiidae Amsel, 1977; типовой род: *Anarsia* Zeller, 1839.
- Dichomeridinae: Hodges, 1986.

Триба **DICHOMERIDINI** Hampson, 1918

В состав номинативной трибы включено 6 родов. Типовые виды 5 из них изучены. Неизвестно строение гениталий типового вида рода *Tricyanaula* (*Strobisia aurantiaca*), описанного из Шри Ланки. Изучение гениталий *Strobisia metallica* Walsingham, внешне очень близкого типовому, поставило под сомнение самостоятельность рода, поскольку вид имеет очень сходное внешнее строение с типовым видом рода *Helcystogramma* (*Gelechia obseratella*) и был переведен в последний Р. Ходжесом (Hodges, 1986). Также в род *Helcystogramma* были переведены почти все виды, ранее включаемые Э. Мейриком (Meyrick, 1925) в *Tricyanaula* (Ponomarenko, 1997a). В составе рода остался только типовой вид *Strobisia aurantiaca*, изучение которого позволит окончательно решить вопрос о родовом статусе *Tricyanaula*.

На основе *Dichomeris cuspis* недавно был описан монотипический род *Virgula* (Омелько, 1999a). Поскольку *D. cuspis* по гениталиям близкородственен типовому виду рода *Hyperecta* (*Strobisia enoptrias*), родовое название *Virgula* предлагается рассматривать как младший синоним последнего.

Характерные черты гениталий типового вида рода *Hyperecta* (*Strobisia enoptrias*) соответствуют таковым типового вида *Dichomeris* (*D. ligulella*), поэтому родовое название *Hyperecta* предлагается рассматривать в качестве младшего синонима *Dichomeris*.

Сравнительно-морфологический анализ гениталий самцов рода *Dichomeris* показал большое разнообразие в строении юксты, несущей от 1 до 5 и более выростов различной длины и формы, часто находящихся на общем основании. Обнаружена нестабильность в строении этого склерита у групп родственных видов, выделенных по комплексу других признаков в пределах рода. Поэтому самостоятельность монотипического рода *Resupina*, описанного на основе строения юксты у типового вида *Gaesa okadai* (Омелько, 1999a), не поддерживается. По строению генитальных структур, включая юксту, и по внешним признакам вид *okadai* сходен со многими типовыми видами родов, включаемых в настоящее время в род *Dichomeris*. Исходя из этого, родовое название *Resupina* предлагается рассматривать младшим синонимом рода *Dichomeris*.

В состав трибы Dichomeridini в последних публикациях часто включается род *Brachmia* (Karsholt, Riedl, 1996; Elsner et al, 1999; Bland et al., 2002; Li, 2002). Кроме того, недавно с родом *Dichomeris* было предложено сближать роды *Filatima* и *Xystophora* (Омелько, 1999b). В результате исследования функциональной морфологии копулятивных аппаратов самцов перечисленных родов была установлена гомология генитальных структур, происхождение которых некоторыми исследователями трактуется ошибочно. Обнаруженные отличия в строении гениталий от представителей обсуждаемого здесь подсемейства послужили основанием для исключения их из состава подсемейства Dichomeridinae. Описание функциональной морфологии гениталий самцов указанных родов и обсуждение полученных в ходе их изучения результатов дано в Приложении.

1. Род **Helcystogramma** Zeller, 1877

Типовой вид: *Gelechia obseratella* Zeller, 1877.

Ceratophora Heinemann, 1870; типовой вид: *Recurvaria rufescens* Haworth, 1828, non Gray, [1832-35].

Teuchophanes Meyrick, 1914; типовой вид: *Teuchophanes leucopleura* Meyrick, 1914.

Schemataspis Meyrick, 1918; типовой вид: *Brachmia gradata* Meyrick, 1910.

Parelectra Meyrick, 1925; типовой вид: *Strobisia helicopis* Meyrick, 1922.

Psamatoscopa Meyrick, 1937; типовой вид: *Onebala simplex* Walsingham, 1900.

Anathyrsotis Meyrick, 1939; типовой вид: *Anathyrsotis ceriochranta* Meyrick, 1939.

Parelectroides Clarke, 1952; типовой вид: *Strobisia helicopis* Meyrick, 1922.

2. Род **Tricyanaula** Meyrick, 1925

Типовой вид: *Strobisia aurantiaca* Walsingham, 1887.

3. Род **Acompsia** Hübner, 1825

Типовой вид: *Phalaena cinerella* Clerck, 1759.

Acompsia Westwood, 1840, неправильное последующее написание.

Accompsia Bruand, [1851], неправильное последующее написание.

Brachycrossata Heinemann, 1870; типовой вид: *Phalaena cinerella* Clerck, 1759.

Telephila Meyrick, 1923; типовой вид: *Ypsolophus schmidtellus* Heyden, in Koch, 1848.

4. Род **Scodes** Hodges, 1986

Типовой вид: *Dichomeris deflecta* Busck, 1909.

5. Род **Acanthophila** Heinemann, 1870

Типовой вид: *Gelechia alacella* Zeller, 1839.

Acanthophila Osthelder, 1951, неправильное последующее написание.

Mimomeris Povolný, 1978; типовой вид: *Dichomeris steueri* Povolný, 1978.

6. Род **Dichomeris** Hübner, 1818

Типовой вид: *Dichomeris ligulella* Hübner, 1818.

Oxibelia Hübner, [1825]; типовой вид: *Tinea capucinella* Hübner, 1796.

Rhinosia Treitschke, 1833; типовой вид: *Tinea ustalella* Fabricius, 1794.

Anorthosia Clemens, 1860; типовой вид: *Anorthosia punctipennella* Clemens, 1860.

Trichotaphe Clemens, 1860; типовой вид: *Trichotaphe setosella* Clemens, 1860.

Rhobonda Walker, 1864; типовой вид: *Rhobonda punctatella* Walker, 1864.

Gaesa Walker, 1864; типовой вид: *Gaesa decusella* Walker, 1864.

Toctmia Walker, 1864; типовой вид: *Toctmia versicolorella* Walker, 1864.

Vazugada Walker, 1864; типовой вид: *Vazugada strigiplenella* Walker, 1864.

Carna Walker, 1864; типовой вид: *Rhobonda punctatella* Walker, 1864.

Noeza Walker, 1866; типовой вид: *Noeza telegraphella* Walker, 1866.

Sagaritis Chambers, 1872; типовой вид: *Sagaritis gracilella* Chambers, 1872.

Begoe Chambers, 1872; типовой вид: *Begoe costulutella* Chambers, 1872.

Epicorthylis Zeller, 1873; типовой вид: *Epicorthylis inversella* Zeller, 1873.

Malacotricha Zeller, 1873; типовой вид: *Gelechia (Malacotricha) bilobella* Zeller, 1873.

Atasthalistis Meyrick, 1886; типовой вид: *Atasthalistis pyrocosma* Meyrick, 1886.

Zalithia Meyrick, 1894; типовой вид: *Zalithia uranopis* Meyrick, 1894.

Pappophorus Walsingham, 1897; типовой вид: *Pappophorus eurynotus* Walsingham, 1897.
Arotria Meyrick, 1904; типовой вид: *Arotria iophaea* Meyrick, 1904.
Croesopola Meyrick, 1904; типовой вид: *Atasthalistis euchroa* Lower, 1900.
Hypelictis Meyrick, 1905; типовой вид: *Hypelictis acrochlora* Meyrick, 1905.
Paristhmia Meyrick, 1909; типовой вид: *Paristhmia barathrodes* Meyrick, 1909.
Hylograptis Meyrick, 1910; типовой вид: *Hylograptis thryptica* Meyrick, 1910.
Paranoea Walsingham, 1911; типовой вид: *Paranoea latescens* Walsingham, 1911.
Schematistis Meyrick, 1911; типовой вид: *Schematistis analoxa* Meyrick, 1911.
Machlotricha Meyrick, 1912; типовой вид: *Machlotricha caeca* Meyrick, 1912.
Plocamosaris Meyrick, 1912; типовой вид: *Plocamosaris Pandora* Meyrick, 1912.
Carbatina Meyrick, 1913; типовой вид: *Carbatina picrocarpa* Meyrick, 1913.
Holaxyra Meyrick, 1913; типовой вид: *Holaxyra ampycota* Meyrick, 1913.
Zomeutis Meyrick, 1913; типовой вид: *Zomeutis dicausta* Meyrick, 1913.
Ilingiotis Meyrick, 1914; типовой вид: *Gelechia sevectella* Walker, 1864.
Pachysaris Meyrick, 1914; типовой вид: *Pachysaris rurigena* Meyrick, 1914.
Daemonarcha Meyrick, 1918; типовой вид: *Daemonarcha cyprophanes* Meyrick, 1918.
Deimnestra Meyrick, 1918; типовой вид: *Hypelictis thyrscicola* Meyrick, 1913.
Eurysara Turner, 1919; типовой вид: *Eurysara pleurophaea* Turner, 1919.
Euryzancla Turner, 1919; типовой вид: *Euryzancla melanophylla* Turner, 1919.
Macrozancla Turner, 1919; типовой вид: *Macrozancla mendica* Turner, 1919.
Rhadinophylla Turner, 1919; типовой вид: *Rhadinophylla siderosema* Turner, 1919.
Aphnogenes Meyrick, 1921; типовой вид: *Aphnogenes zoniae* Meyrick, 1921.
Iochares Meyrick, 1921; типовой вид: *Iochares festa* Meyrick, 1921.
Eporgastis Meyrick, 1921; типовой вид: *Eporgastis maturata* Meyrick, 1921.
Uliaria Dumont, 1921; типовой вид: *Anacampsis rasilella* Herrich-Schäffer, 1854.
Prophoraula Meyrick, 1922; типовой вид: *Prophoraula pyrrhopis* Meyrick, 1922.
Taphrosaris Meyrick, 1922; типовой вид: *Taphrosaris malthacopa* Meyrick, 1922.
Acribologa Meyrick, 1923; типовой вид: *Nothris malacodes* Meyrick, 1910.
Ageliarchis Meyrick, 1923; типовой вид: *Ageliarchis rhizogramma* Meyrick, 1923.
Brochometis Meyrick, 1923; типовой вид: *Dichomeris plexigramma* Meyrick, 1922.
Cotyloscia Meyrick, 1923; типовой вид: *Trichotaphe caustonota* Meyrick, 1914.
Cymotricha Meyrick, 1923; типовой вид: *Dichomeris miltophragma* Meyrick, 1922.
Musurga Meyrick, 1923; типовой вид: *Anorthosia sandycitis* Meyrick, 1907.
Myrophila Meyrick, 1923; типовой вид: *Trichotaphe carycina* Meyrick, 1914.
Mythographa Meyrick, 1923; типовой вид: *Trichotaphe chartaria* Meyrick, 1913.
Noechrista Meyrick, 1923; типовой вид: *Noeza auritogata* Walsingham, 1911.
Oxysactis Meyrick, 1923; типовой вид: *Brachyacma sciritis* Meyrick, 1918.
Rhynchotona Meyrick, 1923; типовой вид: *Rhynchotona phaeostrota* Meyrick, 1923.
Sathrogenes Meyrick, 1923; типовой вид: *Trichotaphe malachias* Meyrick, 1913.
Semiomeris Meyrick, 1923; типовой вид: *Noeza pyretodes* Meyrick, 1914.
Sirogenes Meyrick, 1923; типовой вид: *Sirogenes thermophaea* Meyrick, 1923.
Thelyasceta Meyrick, 1923; типовой вид: *Dasycera nonstrigella* Chambers, 1878.
Catelaphris Meyrick, 1925; типовой вид: *Brachmia torrefacta* Meyrick, 1914.
Catoptristis Meyrick, 1925; типовой вид: *Strobisia trissoxantha* Meyrick, 1922.
Cerycangela Meyrick, 1925; типовой вид: *Zalithia sacricola* Meyrick, 1922.
Gomatoplex Meyrick, 1925; типовой вид: *Homaloxestis aestuosa* Meyrick, 1913.
Gomphocrates Meyrick, 1925; типовой вид: *Anacampsis rasilella* Herrich-Schäffer, 1854.
Hyperecta Meyrick, 1925; типовой вид: *Strobisia enoptrias* Meyrick, 1911, **syn. n.**
Epicharta Meyrick, 1926; типовой вид: *Epicharta gnomonodes* Meyrick, 1926.

Prasodryas Meyrick, 1926; типовой вид: *Anorthosia fracticostella* Walsingham, 1891.
Xenorrhhythma Meyrick, 1926; типовой вид: *Myrophila traumatias* Meyrick, 1923.
Orsodytis Meyrick, 1929; типовой вид: *Brachycrossata marginata* Walsingham, 1891.
Thyrsomnestis Meyrick, 1929; типовой вид: *Thyrsomnestis ceramoxantha* Meyrick, 1929.
Desmophylax Meyrick, 1935; типовой вид: *Desmophylax barymochla* Meyrick, 1935.
*Ereboscaea*s Meyrick, 1937; типовой вид: *Ereboscaea amorpha* Meyrick, 1937.
Chthonogenes Meyrick, 1938; типовой вид: *Chthonogenes synclepta* Meyrick, 1938.
Cymatoplicella Fletcher, 1940; типовой вид: *Homaloxestia aestuosa* Meyrick, 1913.
Neopachnistis Janse, 1954; типовой вид: *Pachnistis microphanta* Meyrick, 1921.
Deltolophos Janse, 1960; типовой вид: *Deltolophos haplopa* Janse, 1960.
Leuropalpa Janse, 1960; типовой вид: *Holaxyra reducta* Janse, 1951.
Parabrachmia Janse, 1960; типовой вид: *Parabrachmia trisignella* Janse, 1960.
Picroptera Janse, 1960; типовой вид: *Dichomeris orthacma* Meyrick, 1926.
Virgula Omelko, 1999; типовой вид: *Dichomeris cuspis* Park, 1994, **syn. n.**
Resupina Omelko, 1999; типовой вид: *Gaesa okadai* Moriuti, 1982, **syn. n.**

Триба CHELARIINI Le Marchand, 1947

Chelariinae Heslop, 1938, непригодное название.

Hypatiminae Kloet et Hincks, 1945, непригодное название.

По родовому разнообразию это самая крупная триба подсемейства, объединившая 25 родов. В пределах трибы Chelariini морфологически очерчивается три группы, в пределах двух из них возможны таксономические изменения. Это, прежде всего, группа родов *Encolapta* – *Hypatima*. Род *Pilocrates* описан для самки северо-индийского вида *P. prograpta*, а у типового вида *E. oenosema* для рода *Eustalodes*, известного с островов Самоа, утеряно брюшко. Не исключено, что после исследования гениталий самцов самостоятельный статус каждого из указанных родов может быть пересмотрен. По строению гениталий типовых видов южно-африканские роды *Apotactis* и *Metatactis*, а также род *Axyrostola*, описанный из Мьянмы, близкородственны роду *Encolapta*. Вопрос об объединении перечисленных родов в одном может быть решен в ходе дополнительных исследований копулятивных аппаратов обоих полов у видов, включаемых в перечисленные роды.

Изучение типовых видов для родов *Encolapta* и *Ethmiopsis* стало основой для пересмотра синонимии, установленной ранее (Ponomarenko, 1997a). Поскольку типовые виды родов *Homoshelas* и *Chelophoba*, ранее включаемые в список синонимов рода *Ethmiopsis*, по гениталиям близкородственны типовому виду рода *Encolapta*, первые предлагается рассматривать младшими синонимами последнего. В род *Encolapta* на основе сходства в строении гениталий переведены виды *aganactes*, *catarina*, *epichthonia*, *heppneri*, *scriniata*, *subtegulifera*, *tegulifera* из рода *Ethmiopsis*.

Весьма вероятно таксономические изменения в группе родов *Faristenia* – *Bagdadia*. Если роды *Faristenia* и *Bagdadia* занимает в ней обособленное положение, отличаясь существенными трансформациями ункуса в гениталиях самцов и VIII сегмента у самок, то *Dactylethrella*, *Empalactis*, *Dendrophilia* и *Sclerograptis* представляют собой компактную группу близкородственных таксонов, морфологический hiatus между которыми значительно меньше, чем между другими родами подсемейства. Объединение некоторых из них может быть обоснованным результатом более детального изучения морфологии всех относимых к этим родам видов.

7. Род *Neofaculta* Gozmany, 1955
Типовой вид: *Gelechia infernella* Herrich-Schäffer, 1854.

8. Род *Porpodryas* Meyrick, 1920
Типовой вид: *Porpodryas prasinantha* Meyrick, 1920.

9. Род *Nothris* Hübner, [1825] 1816
Типовой вид: *Tinea verbascella* [Denis et Schiffermüller], 1775.

10. Род *Encolapta* Meyrick, 1913
Типовой вид: *Encolapta metorcha* Meyrick, 1913.
Homoshelas Meyrick, 1935; типовой вид: *Homoshelas epichthonia* Meyrick, 1935, **syn. n.**
Chelophoba Meyrick, 1935; типовой вид: *Chelophoba aganactes* Meyrick, 1935, **syn. n.**
Homochelas Clarke, 1969, неоправданная поправка.

***Encolapta aganactes* (Meyrick, 1935), comb. n.**
Chelophoba aganactes Meyrick, in Caradja & Meyrick, 1935, *Materialien zu einer Microlepidopteren Fauna der Chinesischen Provinzen Kiangsu, Chekiang und Hunan*: 72.

***Encolapta catarina* (Ponomarenko, 1994), comb. n.**
Dactylethrella catarina Ponomarenko, 1994, *Japan Heterocerists' J.* 176: 8.

***Encolapta epichthonia* (Meyrick, 1935), comb. n.**
Homoshelas epichthonia Meyrick, in Caradja & Meyrick, 1935, *Materialien zu einer Microlepidopteren Fauna der Chinesischen Provinzen Kiangsu, Chekiang und Hunan*: 71.

***Encolapta heppneri* (Park, 1995), comb. n.**
Homochelas heppneri Park, 1995, *Tropical Lepidoptera* 6(1): 79.

***Encolapta scriniata* (Meyrick, 1913), comb. n.**
Chelaria scriniata Meyrick, 1913, *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.* 22: 163.

***Encolapta subtegulifera* (Ponomarenko, 1994), comb. n.**
Dactylethrella subtegulifera Ponomarenko, 1994, *Japan Heterocerists' J.* 176 : 7.

***Encolapta tegulifera* (Meyrick, 1932), comb. n.**
Dactylethra tegulifera Meyrick, 1932, *Exot. Microlepid.* 4: 201.

11. Род *Apotactis* Meyrick, 1918
Типовой вид: *Apotactis drimylota* Meyrick, 1918.

12. Род *Axyrostola* Meyrick, 1923
Типовой вид: *Axyrostola acherusia* Meyrick, 1923.

13. Род *Metatactis* Janse, 1949
 Типовой вид: *Metatactis griseo-brunnea* Janse, 1949.
14. Род *Ethmiopsis* Meyrick, 1935
 Типовой вид: *Ethmiopsis prosectrix* Meyrick, 1935.
15. Род *Dactylethrella* Fletcher, 1940
 Типовой вид: *Dactylethra tetroctas* Meyrick, 1906.
Dactylethra Meyrick, 1906, non Cuvier, 1829.
16. Род *Tornodoxa* Meyrick, 1921
 Типовой вид: *Tornodoxa tholochorda* Meyrick, 1921.
17. Род *Pilocrates* Meyrick, 1920
 Типовой вид: *Pilocrates prograpta* Meyrick, 1920.
18. Род *Eustalodes* Meyrick, 1927
 Типовой вид: *Eustalodes oenosema* Meyrick, 1927.
19. Род *Paralida* Clarke, 1958
 Типовой вид: *Paralida triannulata* Clarke, 1958.
20. Род *Syncratomorpha* Meyrick, 1929
 Типовой вид: *Syncratomorpha euthetodes* Meyrick, 1929.
21. Род *Tituacia* Walker, 1864
 Типовой вид: *Tituacea deviella* Walker 1864.
22. Род *Anthistarcha* Meyrick, 1925
 Типовой вид: *Gelechia geniatella* Busck, 1914.
23. Род *Haplochela* Meyrick, 1923
 Типовой вид: *Chelaria mundana* Meyrick, 1914.
24. Род *Hypatima* Hübner, 1825
 Типовой вид: *Tinea conscriptella* Hübner, 1805.
Chelaria Haworth, 1828; типовой вид: *Tinea conscriptella* Hübner, 1805.
Allocota Meyrick, 1904; типовой вид: *Allocota simulacrella* Meyrick, 1904.
Сyatomorpha Meyrick, 1904; типовой вид: *Сyatomorpha euplecta* Meyrick, 1904.
Deuteroptila Meyrick, 1904; типовой вид: *Deuteroptila sphenophora* Meyrick, 1904.
Semodictis Meyrick, 1909; типовой вид: *Semodictis tetraptila* Meyrick, 1909.
Allocotianiana Strand, 1913; типовой вид: *Allocota simulacrella* Meyrick, 1904.
Episacta Turner, 1919; типовой вид: *Chelaria discissa* Meyrick, 1916.

25. Род *Faristenia* Ponomarenko, 1991
Типовой вид: *Faristenia omelkoi* Ponomarenko, 1991.
26. Род *Pessograptis* Meyrick, 1923
Типовой вид: *Pessograptis thalamias* Meyrick, 1923.
27. Род *Crasimorpha* Meyrick, 1923
Типовой вид: *Crasimorpha perograta* Meyrick, 1923.
28. Род *Empalactis* Meyrick, 1925
Типовой вид: *Nothris sporogramma* Meyrick, 1921.
29. Род *Dendrophilia* Ponomarenko, 1993
Типовой вид: *Nothris albidella* Snellen, 1884.
30. Род *Sclerograptis* Meyrick, 1923
Типовой вид: *Sclerograptis oxytipa* Meyrick, 1923.
31. Род *Bagdadia* Amsel, 1949
Типовой вид: *Bagdadia irakella* Amsel, 1949.
Capidentalina Park, 1995; типовой вид: *Hypatima claviformis* Park, 1993.

Триба ANARSIINI Amsel, 1977

Anarsiidae Amsel, 1977; типовой род: *Anarsia* Zeller, 1839.

Изучение обширного материала по мировой фауне Anarsiini показало, что многие из признаков на основе которых таксономически очерчивалась группа не стабильны. Наиболее существенное значение в разработке таксономии группы имеют особенности строения и функционирования эдегуса. Для родов *Anarsia* и *Ananarsia* характерны различные типы строения его базальной части и способы прикрепления мускулатуры. На основании изучения типового вида *Nothris flabellifera* для рода *Dolerotricha* последний впервые включается в трибу Anarsiini. Строением эдегуса *Dolerotricha* отличается от родов *Anarsia* и *Ananarsia*. До исследования функциональной морфологии копулятивного аппарата у *D. flabellifera* или у видов, имеющих сходное строение гениталий с типовым видом, род рассматривается как самостоятельный.

32. Род *Ananarsia* Amsel, 1959
Типовой вид: *Anarsia lineatella* Zeller, 1839.
33. Род *Anarsia* Zeller, 1839
Типовой вид: *Tinea spartiella* Schrank, 1802.
34. Род *Dolerotricha* Meyrick, 1925
Типовой вид: *Nothris flabellifera* Rebel, 1896.

8. ПРИЛОЖЕНИЕ

8.1. НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ *DICHOMERIDINAE*

В ряде работ приводится подробное описание строения мускулатуры представителей триб *Chelariini*, *Anarsiini* и *Dichomeridini* (Кузнецов, Стекольников, 1978, 1984, 2001; Пономаренко, 1992; Ponomarenko, 1995, 1997b). Если для молей *Chelariini* были опубликованы данные по строению скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов, охватывающие почти все морфологическое разнообразие группы, то для молей *Dichomeridini* ранее приводились данные по более специализированным родам в трибе. В опубликованных работах не нашло отражение полное описание скелетно-мышечного аппарата рода *Helcystogramma*, а недостаток пригодного для расчленения материала послужил источником ошибок в выявленных особенностях строения мускулатуры гениталий самцов (Ponomarenko, 1997b). Ниже впервые приводится описание функциональной морфологии гениталий самцов для рода *Acompsia* и дается переописание строения скелетно-мышечного аппарата самцов рода *Helcystogramma*. В целом оба рода имеют строение гениталий, близкое к исходному для трибы *Dichomeridini*.

Helcystogramma triannulella Herrich-Schäffer (рис. 74-78)

Материал. Япония, остров Хонсю, 7 ♂ (Ueda).

Описание. Скелетные структуры тегминального функционально-морфологического комплекса имеют характерное для трибы *Dichomeridini* строение – ункус слитый с тегументом, обладающим вентральной стенкой, плавно переходящей на медиальную сторону кукуллуса; дистальная часть тегумента с обособленными латеральными лопастями; гнатос с базальным склеритом (*culcitula*). Функционирование скелетных структур этого комплекса осуществляется благодаря сокращению депрессоров ункуса m_1 , отходящих от обособленной базальной части ункуса к переднему краю тегумента. Скелетные структуры вальварного функционально-морфологического комплекса функционируют благодаря сокращению двух пар мышц. В пределах антеральной части тегумента были обнаружены мышцы экстензоры вальв m_2 , которые, подобно таковым у всех представителей триб *Anarsiini* и *Chelariini*, занимают интраегминальное положение. Мышцы m_2 представлены слабыми пучками, отходящими от краев выемки на дорсальной стенке тегумента и прикрепляющимися к его вентральной стенке (рис. 74,75). Кроме описанных экстензоров вальв, относительно хорошо склеротизованные кукуллусы у этого рода приводятся мышцами флексорами вальв m_4 , которые от передней части паратегминальных склеритов тянутся к медиальной стороне базальной части кукуллуса и к перешейку между ним и вальвеллой. Фаллический комплекс включает в себя 4 пары мышц и один непарный мускул: 2 обособленных пучка мышц протракторов эдеагуса m_{5a} и m_{5b} , ретракторы эдеагуса m_6 , мышцы медиальной пластинки m_3 и ретрактор везики m_{21} . Мышцы m_{5a} отходят от боковых краев саккуса, а m_{5b} – от

дорсолатеральных углов единого склерита саккулус+винкулум, и те и другие прикрепляются к эдеагусу вокруг отверстия семяизвергательного протока. Ретракторы эдеагуса m_6 прикрепляются к передней части саккуса и, охватывая латерально эдеагус, тянутся к его дорсальной стороне (рис. 74, 77, 78). Обнаружены хорошо развитые мышцы медиальной пластинки m_3 , занимающие положение, сходное с таковым у триб Chelariini и Anarsiini (рис. 76). Отходя от дорсолатеральных углов единого склерита саккулус+винкулум, мышцы m_3 тянутся к медиальной стороне склеротизованной уздечки, соединяющей латеральные ветви винкулула. Положение этой уздечки и связь с мышцами m_3 позволяет предположить ее гомологию с юкстой у молей триб Anarsiini и Chelariini, вероятно, претерпевшей трансформацию и частичную редукцию в результате слияния с винкулулом. Ретрактор везики представлен хорошо развитым мускулом m_{21} (рис. 78).

Обсуждение. Являясь несомненным представителем Dichomeridinae по наличию всех указанных выше для подсемейства синапоморфий, род *Helcystogramma* объединяет в своем строении черты, характерные, с одной стороны, для триб Anarsiini и Chelariini (хорошо склеротизованные кукуллусы, наличие мышц экстензоров вальв m_2 и мышц юксты m_3), с другой - трибы Dichomeridini (слитый ункус и гнатос, наличие латеральных обособленных лопастей тегумена, гнатос с базальной лопастью (*culcitula*), дорсально смещенные кукуллусы и паратегминальные склериты, частично сросшиеся с тегуменом). Комплекс специализаций в копулятивном аппарате самцов, совместно с признаками строения гениталий самок, является основанием для включения рода в номинативную трибу подсемейства. Однако, упомянутые выше особенности функциональной морфологии гениталий рода *Helcystogramma*, сходные с другими трибами подсемейства, очевидно, могут быть рассмотрены как переходные и закрывающие кажущийся большим морфологический хиатус между Anarsiini и Chelariini, с одной стороны, и специализированными родами трибы Dichomeridini, с другой. Само же обнаружение мышц m_2 и m_3 в пределах трибы Dichomeridini, хорошо развитых у Anarsiini и Chelariini, является еще одним аргументом в пользу объединения этих групп в одном подсемействе.

***Acompsia cinerella* Clerck** (рис. 71-73)

Материал. Россия, Приморский край, Хасанский район, 4 км Ю Андреевки, 2 ♂, 5.VIII 2003 (Пономаренко).

Описание. Тегминальный функционально-морфологический комплекс гениталий по особенностям строения скелетных структур (слитые ункус и тегумен, гнатос с базальным склеритом (*culcitula*), тегумен с обособленными латеральными лопастями) соответствует молям, включаемым в трибу Dichomeridini. Мышцы m_1 занимают обычное в подсемействе положение, отходя от удлинённой антеральной части тегумена к основанию ункуса, и функционируют как депрессоры ункуса (рис. 71, 72). Мышцы m_2 редуцированы. В вальварном функционально-морфологическом комплексе хорошо склеротизованные расширенные дистально кукуллусы приводятся благодаря сокращению

мышц флексоров вальв m_4 , отходящих от паратегминальных склеритов к медиальной стороне базальной части кукуллуса (рис. 72). Функционирование эдеагуса обеспечивается тремя парами мышц и одним непарным мускулом (рис. 73). Протракторы эдеагуса расщеплены на 2 пучка – m_{5a} и m_{5b} . Мышцы m_{5a} отходят от вентральной части винкулума, а мышцы m_{5b} – от латерального шва между винкулумом и саккулусом, обе прикрепляются вокруг отверстия семяизвергательного протока эдеагуса. Ретракторы эдеагуса m_6 связывают вентральную часть винкулума и латеральные стороны эдеагуса. Особенным в строении фаллического функционально-морфологического комплекса рода *Acompsia* является наличие мышц медиальной пластинки (юксты) m_3 , представленных относительно тонкими пучками, гомология которых с таковыми у молей Chelariini установлена, исходя из их характерного вентролатерального положения и прикрепления основания к латеральному шву между винкулумом и саккулусами. Вентральные концы m_3 прикрепляются к медиальной стороне саккулусов, что позволяет предположить медиальное смещение последних при сокращении мышц и их участие в смещении эдеагуса в дорсовентральной плоскости. Внутри эдеагуса находится непарный мускул ретрактор везики m_{21} .

Обсуждение. В целом для скелетно-мышечного аппарата гениталий рода *Acompsia* характерно наличие общих с молями Dichomeridinae специализаций – наличие паратегминальных склеритов, являющихся аподемами для мышц флексоров вальв m_4 ; расщепление и пространственное разобщение мышц ретракторов эдеагуса на 2 пучка m_{5a} и m_{5b} ; полное обособление саккулусов от кукуллусов; наличие вентральной стенки тегумена. Род *Acompsia* рассматривается в рамках трибы Dichomeridini на основе перечисленных в описании признаков скелета гениталий самцов, а также положения остигума под краем VII сегмента брюшка у самок. В строении мускулатуры проявляется сходство в положении и функционировании имеющихся мышц с таковыми у других представителей подсемейства. Отсутствие экстензоров вальв m_2 и наличие мышц m_3 , обнаруженных у рода *Helcystogramma* и хорошо развитых у триб Chelariini и Anarsiini, позволяет трактовать строение скелетно-мышечного аппарата у *Acompsia*, как переходное между исходным для трибы Dichomeridini в целом и характерным для ее более специализированных таксонов, претерпевших в ходе эволюционного развития глубокие морфологические трансформации.

8.2. РОДЫ, ВЫНЕСЕННЫЕ ЗА ПРЕДЕЛЫ ПОДСЕМЕЙСТВА DICHOMERIDINAE

Вопрос о таксономическом составе подсемейства Dichomeridinae ранее уже обсуждался автором (Пономаренко, 1992; Ponomarenko, 1997a; 1997b; 1999). Многие из родов, включаемых другими авторами в рассматриваемую группу, были вынесены за пределы подсемейства на основе данных по функциональной морфологии гениталий. Однако, полное описание функциональной морфологии гениталий в статьях, посвященных молям Dichomeridinae, было дано лишь для некоторых из них с целью обоснования их таксономического положения. Чаще это касалось тех родов, на таксономическое положение которых

исследователи расходились во взглядах и полученные функционально-морфологические данные позволяли решить вопрос о принадлежности таксона. Однако, в ряде случаев для точного определения таксономической принадлежности рода требуются более обширные исследования во всем семействе выемчатокрылых молей, поэтому в данном разделе для родов, исключенных из состава дихомеридин, не всегда указывается их вероятное положение в семействе.

Ниже приводится описание скелетно-мышечного аппарата гениталий рода *Brachmia*, который в последних публикациях зарубежных коллег чаще включается в одну группу родов, близких роду *Dichomeris*. Недавнее предложение включить *Athrips* и *Paranarsia* в группу родов, близких роду *Hypatima*, а роды *Filatima* и *Xystophora* – в группу родов, близких роду *Dichomeris* (Омелько, 1999б), также послужило основанием для рассмотрения в настоящей работе строения их гениталий с учетом данных по функциональной морфологии.

***Brachmia dimidiella* (Denis et Schiffermüller) (рис. 115-118)**

Материал. Белоруссия, Витебск, 2 ♂, 3 VII 1974 (Пискунов).

Описание. Тегминальный функционально-морфологический комплекс включает хорошо развитые ункус, гнатос, тегумен и мышцы депрессоры ункуса m_1 . Ункус в виде цельной треугольной лопасти, его базальная часть не обособлена. Депрессоры ункуса m_1 , отходя от переднего края тегумена прикрепляются к основанию ункуса латерально (рис. 115, 118). Вальварный функционально-морфологический комплекс представлен хорошо склеротизованными кукуллурами, приводимыми в движение двумя парами мышц (рис. 118). Вальвеллы отсутствуют. Экстензоры вальв m_2 , отходя от дорсальной стороны тегумена, непосредственно от краев узкой выемки, тянутся к внутренней стороне медиальной стенки кукуллуса, проникая внутрь структуры. Флексоры вальв m_4 связывают переднюю часть тегумена и кукуллус, тоже проникая внутрь последнего, но значительно глубже. Вероятно, такая специализация обеспечивает более эффективное отведение и приведение кукуллуса при сокращении мышц. Фаллический комплекс представлен умеренно вздутым в базальной части эдеагусом, винкулумом с широким саккусом, обособленной юкстой в виде пластинки с узкой глубокой выемкой и тремя парами мышц, обеспечивающими функционирование скелетных структур – m_3 , m_5 и m_6 , а также ретрактором везики m_{21} . Протракторы эдеагуса m_5 не расщеплены на пучки, отходят от латеральных ветвей винкулума к базальной части эдеагуса (рис. 115). Ретракторы эдеагуса m_6 представлены короткими мышцами, связывающими широкий саккус с латеральными сторонами эдеагуса (рис. 116). Хорошо развитые мышцы медиальной пластинки m_3 от латеральных ветвей винкулума тянутся к юксте, прикрепляясь с ее вентральной стороны вдоль краев узкой щели (рис. 116, 117). Гомология этого цельного склерита юксте других представителей гелехиоидного комплекса, у всех одинаково связанной с мышцами m_3 и располагающейся вентральнее эдеагуса, не вызывает сомнения. Поэтому трактовка происхождения этого склерита в результате медиального срастания базальных отростков саккулюсов (Омелько, 1999б) рассматривается как необоснованная.

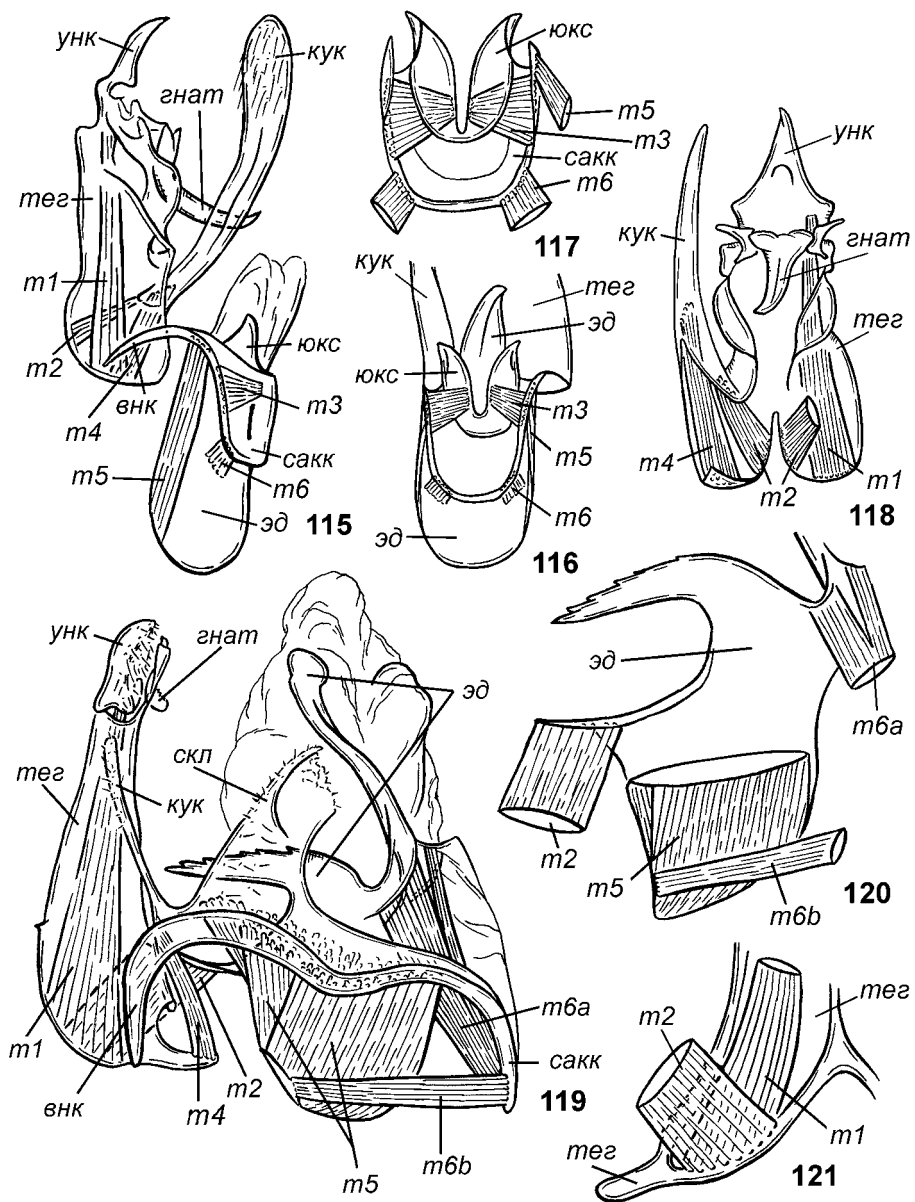


Рис. 115-121. Строение скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов Gelechiidae. 115-118 – *Brachmia dimidiella* (Den. et Schiff.): 115 – вид сбоку; 116 – вид снизу (тегумен, гнатос и кукуллусы удалены); 117 – юкста и винкулум, вид с медиальной стороны; 118 – кукуллус, тегумен и гнатос, вид снизу; 119-121 – *Filatima autocrossa* (Meur.): 119 – вид сбоку; 120 – базальная часть эдеагуса; 121 – передняя часть тегумена.

Обсуждение. Род *Brachmia* долгое время был типовым для подсемейства Brachmiinae, ранг которого поддерживается в некоторых работах и в настоящее время. Позже *Brachmia* стали включать в группу родов, близких *Dichomeris* (Karsholt, Riedl, 1996; Elsner et al., 1999; Bland et al., 2002; Li, 2002). Частичный пересмотр состава рода был сделан Р. Ходжесом (Hodges, 1986), который, восстанавливая из младших синонимов *Onebala* Walker родовое название *Helcystogramma*, перевел в последний ряд видов из *Brachmia*. Несмотря на обнаруженные отличия в морфологии гениталий и во внешних признаках между типовыми видами обоих родов, на которые указывал еще А. Янс (Janse, 1954), изучая южноафриканских гелехиид, а позже Р. Ходжес (1986), оба рода продолжают рассматриваться как родственные и помещаться в одно подсемейство Dichomeridinae.

Исследование функциональной морфологии гениталий типового вида рода *Brachmia* позволило выявить комплекс отличий не только от рода *Helcystogramma*, но от представителей подсемейства Dichomeridinae в целом. В вальварном функционально-морфологическом комплексе гениталий самца отсутствуют обособленные паратегминальные склериты; аподемой мышц флексоров вальв m_4 являются антеролатеральные части тегумента; экстензоры вальв m_2 , отходя от дорсальной стенки тегумента, прикрепляются непосредственно к кукуллусу; мышцы m_2 и m_4 проникают внутрь кукуллуса, что не характерно для представителей подсемейства дихомеридин. В фаллическом функционально-морфологическом комплексе мышцы протракторы эдеагуса m_3 представлены цельными, не расщепленными на пучки, хорошо развитыми мышцами. Сходство рода *Brachmia* с молями триб Chelariini и Anarsiini по наличию обособленной юксты, связанной с мышцами m_3 , основано на признаках явно в плезиоморфных состояниях, поскольку как в трибе Chelariini подсемейства Dichomeridinae, так и в семействе Gelechiidae выявлена тенденция прирастания исходно обособленной юксты, связанной с мышцами m_3 , к винкулуму с последующей ее редукцией. Таким образом, род *Brachmia* отличается от представителей подсемейства Dichomeridinae отсутствием синапоморфий, на основе которых оно было выделено, и выносится за пределы подсемейства. Вполне вероятно, что группа может рассматриваться как отдельное подсемейство Brachmiinae, но это требует проведения сравнительно-морфологического анализа во всем семействе выемчатокрылых молей.

***Filatima autocrossa* (Meyrick) (рис. 119-121)**

Материал. Россия, Приморский край, Уссурийский район, 5 км В Николо-Львовск, 22. IV 2003 (Пономаренко).

Описание. Особенностью строения скелетных структур тегминального функционально-морфологического комплекса является дистально смещенный гнатос, соединенный суставом с оттянутыми вентролатеральными углами тегумента. Ункус в виде желобовидной пластинки без обособленной базальной части. Широкие в проксимальной части мышцы m_1 тянутся от переднего края тегумента к основанию ункуса и функционируют как его депрессоры, при сокращении прижимая ункус к гнатосу (рис. 119-121). Тегумент без вентральной

стенки. Вальвы двулопастные, их дорсальная часть представлена тонким длинным, сужающимся дистально кукуллусом, а вентральная расширенная часть – хорошо склеротизованным, часто с зубцами саккулусом. Мускулатура вальварного функционально-морфологического комплекса представлена мышцами m_4 , отходящими от оттянутых латеральных углов тегумена к дорсальному ребру кукуллуса (рис. 119). Уникальная специализация обнаружена в положении и прикреплении мышц m_2 , связывающих вентролатеральные части тегумена и дорсальную уздечку анеллуса, и, вероятно, функционально обеспечивающих дорсовентральное перемещение эдеагуса (рис. 119, 120). Эдеагус устроен сложно, его дистальная часть в виде двух мощных сильно склеротизованных лопастей, отходящих от склеротизованного опоясывающего эдеагус анеллуса и направленных каудально и дорсально, соответственно. Фаллический функционально-морфологический комплекс, кроме мощного эдеагуса, характеризуется хорошо развитыми мышцами. Протракторы эдеагуса m_5 представлены толстыми мышцами, отходящими от латеральных ветвей винкулула к базальной части эдеагуса (рис. 119, 120). Ретракторы эдеагуса m_6 расщеплены на два пучка m_{6a} и m_{6b} , связывающих переднюю часть саккуса и эдеагус. Из них мышцы m_{6a} более мощные, отходящие единым недифференцированным основанием от медиальной стороны саккуса к вентральной части анеллуса. Мышцы m_{6b} в виде тонких обособленных пучков, тянутся от латеральных сторон вблизи вершины саккуса к базальной части эдеагуса, причем проходят поверх протракторов эдеагуса m_5 (рис. 120). Юкста и мышцы m_3 отсутствуют. Внутри эдеагуса располагается ретрактор везики m_{21} .

Обсуждение. Род *Filatima* обычно рассматривается в пределах подсемейства Gelechiinae. Данные по функциональной морфологии гениталий этого рода не противоречат его таксономическому положению. Специализация по положению и функционированию мышц m_2 , пока не обнаружено сходное строение у других представителей семейства выемчатокрылых молей, может быть оценена как аутопоморфия рода. По строению и особенностям прикрепления ряда мышц (m_4 , m_5 , m_{6a} и m_{6b}) род *Filatima* сходен с родом *Aroga* Busck, включаемым большинством исследователей в подсемейство Gelechiinae, что тоже указывает на наиболее вероятное таксономическое положение первого. На основе соединения анеллуса с эдеагусом в массивный копулятивный орган у самцов, а также строение остиальной области, складчатый характер склеротизации копулятивной сумки и наличие широкого короткого дуктуса у самок было предложено включение рода *Filatima* в подсемейство Dichomeridinae (Омелько, 1999б). Исходя из морфологии копулятивного аппарата чешуекрылых, эдеагус окружен фаллобазой, внутренняя складка которой, соответствующая эндотеке, в проксимальной части прирастает к эдеагусу. Наружная складка фаллобазы, фаллотека, и представляет собой анеллус. Мембранозный анеллус обычно легко разрывается при извлечении эдеагуса и, как правило, исследователи не указывают на его наличие в описаниях гениталий. Но очень часто, а в семействе Gelechiidae в различных группах – Gelechini, Teleiodini, Anacamptini, Anomologini, Dichomeridini – наблюдается вторичная склеротизация более или менее обширных его участков, в результате чего образуется

мощный копулятивный орган, который вводится в половые пути самки. Обычно подобные изменения возникают как функциональная компенсация ослабления других структур копулятивного аппарата, участвующих в фиксации самки. Чаще это связано с ослаблением склеротизации или частичной редукцией, уменьшением, либо сужением кукуллусов. Коррелятивные изменения происходят и в строении половых путей самок, у которых наблюдается их расширение, либо образование дополнительных рельефных усложнений для фиксации вводимых структур самца. Эти процессы, выявляющиеся в разных трибах семейства, носят характер гомоплазий и не могут служить основанием для объединения групп. Тем более, что если провести сравнительный анализ в пределах родов, в которых выявлены описанные особенности строения, то они окажутся характерными не для всех видов, включаемых в род. Таким образом, учитывая сходство функциональной морфологии рода *Filatima* с представителями подсемейства *Gelechiinae* и отсутствие синапоморфий с молями из подсемейства *Dichomeridinae*, включение рода в последнее явно ошибочно.

***Xystophora psammitella* (Snellen)** (рис. 122-124)

Материал. Россия, Приморский край, Уссурийский район, 5 км В Николаевск, 9 ♂, VI 2003 (Пономаренко).

Описание. Строение скелета и мускулатуры тегминального функционально-морфологического комплекса соответствует общему плану строения выемчатокрылых молей. Особенностью является более развитые медиальные завороты боковых краев тегмена, формирующие частичную вентральную стенку. Мышцы m_1 , подобно таковым у всех гелехийд, связывая антеральную часть тегмена с основанием ункуса, функционируют как его депрессоры (рис. 122, 124). Скелетные структуры вальварного и фаллического функционально-морфологического комплексов, за исключением эдеагуса, срastaются в единый стернальный склерит, причем, обособления саккулусов от кукуллусов у этого рода не наблюдается. Исходя из этой особенности строения, можно говорить лишь об ограниченном приведении и отведении дорсальной части вальвы, тождественной кукуллусу. Подвижность кукуллуса обеспечивается двумя парами мышц m_2 и m_4 . Экстензоры вальвы m_2 от дорсальной стенки тегмена тянутся к дорсомедиальным углам базальной части кукуллуса, а флексоры вальвы m_4 отходят от обособленных склеритов, морфологически сходных с паратегминальными склеритами молей подсемейства *Dichomeridinae*, к медиальной стороне базальной части кукуллуса (рис. 123, 124). Протракцию и ретракцию эдеагуса осуществляют две пары мышц m_5 и m_6 . Мышцы m_5 хорошо развиты, не расчленены на пучки, отходят от медиальной стороны стернального склерита, образованного срastанием вальвы и винкулума (рис. 123). Прикрепление мышц m_5 к медиальной стороне дистальной половины вальвы, вероятно, указывает на участие в приведении вальвы, совместно с флексорами вальвы m_4 . Мышцы m_6 , отходя от вершины саккуса, недифференцированным пучком прикрепляются к вентральной стороне эдеагуса (рис. 122, 123). Внутри эдеагуса развит мускул ретрактор везики m_{21} .

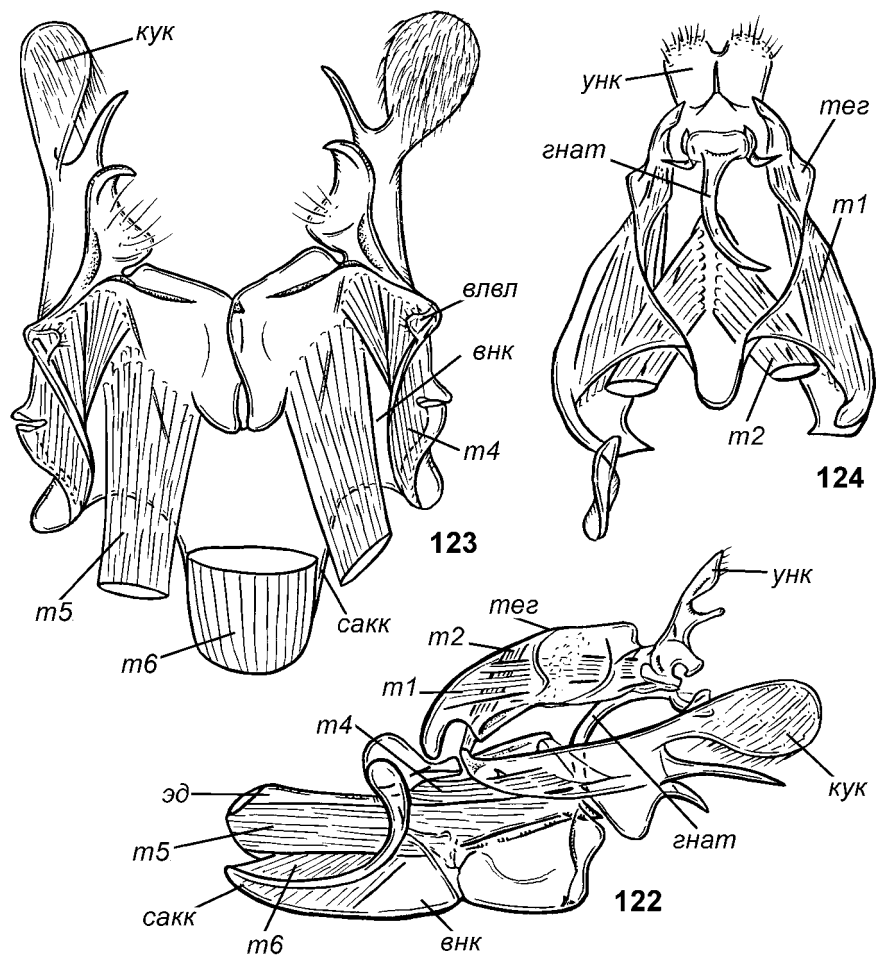


Рис. 122-124. Строение скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов Gelechiidae. 122-124 – *Xystophora psammitella* (Snell.): 122 – вид сбоку; 123 – стерральная часть, вид с медиальной стороны; 124 – тергальная часть, вид с медиальной стороны.

Обсуждение. Род *Xystophora* по отсутствию ряда синапоморфий с молями Dichomeridinae (мышцы m_2 не занимают интраегминальное положение, соединяют дорсальную стенку тегумена и непосредственно кукуллусы, мышцы протракторы эдеагуса m_5 не расщеплены на два обособленных пучка), а также по наличию такой специализации, как срастание валв с винкулумом в единый стерральный склерит, не отмеченной у молей Dichomeridinae, не может быть включен в состав последних. Наличие обособленных склеритов, связанных с мышцами m_4 у этого рода оценено как гомоплазия, обнаружение которых в пределах всего семейства выемчатокрылых молей, очевидно указывает на общие

исходный морфотип и направление эволюционного развития группы. Суммируя данные по функциональной морфологии рода *Xystophora*, следует отметить соответствие общего плана его строения таковому у молей из подсемейства Gelechiinae и наличие черт, сближающих его с родом *Aristotelia* Hübner. Включение рода *Xystophora* в подсемейство Dichomeridinae явно необоснованно.

***Athrips mouffetella* (Linnaeus)**

Функциональная морфология гениталий рода *Athrips* была описана в работе В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниковой (1984: 31, рис. 13А). Последующие наши исследования полностью согласуются с описанием скелета и мускулатуры, а также установленной гомологии генитальных структур в указанной работе.

Обсуждение. Предложено включить род *Athrips* в трибу молей Chelariini на основе такой “специализации вальв как сросшиеся между собой пластинчатой перемычкой саккулусы и базальные отростки кукуллусов” (Омелько, 1999б). Описанные автором специализации без обозначения на рисунках не всегда понятны, поскольку отличаются оригинальной, сильно уклоняющейся от традиционного понимания трактовкой происхождения генитальных склеритов. Склерит, который, как правило, называют винкулумом, и гомология которого подтверждается функционально-морфологическими исследованиями, М.М. Омелько у некоторых родов называет “базальными выростами кукуллусов”, причем никак не аргументируя свою точку зрения на столь нетрадиционную трактовку морфологии выемчатокрылых молей. К сожалению, к рисунку рода *Athrips* автором не дано обозначений, но исходя из описания, можно предположить, что именно винкулум подразумевается под “базальными выростами кукуллусов”.

Исходя из данных по функциональной морфологии гениталий у рода *Athrips* (мышцы экстензоры вальв m_2 не занимают интрагемминальное положение и, отходя от дорсальной стенки тегумена, прикрепляются непосредственно к дорсомедиальным углам тегумена; мышцы флексоры вальв m_4 тянутся от антеральной части тегумена к вальвелле; мышцы протракторы эдеагуса m_5 не расщеплены на два обособленных пучка; мышцы протракторы эдеагуса m_6 представлены двумя парами мышц m_{6a} и m_{6b}) и учитывая особенности строения скелета (ункус без обособленной базальной части, отсутствие паратегминальных склеритов, отсутствие расщепления вальв на кукуллусы и саккулусы) следует поддержать общепринятое включение рода *Athrips* в подсемейство Gelechiinae, а сближение его с трибой Chelariini признать явно ошибочным.

Род *Paranarsia* Ragonot, 1895

Обсуждение. Функциональная морфология этого рода пока не исследована. Однако, признаки строения скелета гениталий самцов и самок (отсутствие расчленения между кукуллусом и саккулусом, лопастевидное строение последнего, характерный шаровидно вздутый эдеагус в базальной части и относительно тонкий трубковидный в дистальной, широкий винкулум и саккус у самцов; строение VIII сегмента и сигнума у самок) сближают его с родами

Caulastrocecis Chrétien, *Megacraspedus* Zeller и *Aristotelia*, что не противоречит включению его в последних таксономических работах в одну с ними группу (Karsholt, Riedl, 1996; Elsner et al., 1999). Учитывая имеющиеся отличия в строении гениталий этого рода и представителей трибы Chelariini, что, кстати, отмечается и в работе М. М. Омелько (1999б), здесь не поддерживается предложение, высказанное в цитируемой статье, о сближении рода *Paranarsia* с родом *Hypatima*.

ЛИТЕРАТУРА

- Белогуров О. И. Систематика, филогенетика, сравнительно-анатомический метод (методологические аспекты) // Белогуров О. И., Верещагина В. Ю. Философские основания исследования эволюции живой природы и человека. Владивосток, 1990. С. 90-161.
- Большаков Л. В., Пискунов В. И. Microlepidoptera Тульской области. 14. Выемчатокрылые моли (Hexapoda: Lepidoptera: Gelechiidae) // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Тула, 2003. Вып. 3. С. 44-57.
- Гиляров М. С. Современные представления о гомологии // Успехи современной биологии. 1964. Т. 57. N 2. С. 300-316.
- Емельянов А. Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // Труды Всесоюзного энтомологического общества. 1987. Т. 69. С. 19-109.
- Емельянов А. Ф. Филогения, классификация и система // Труды Зоологического института АН СССР. 1989. Т. 206. С. 152-170.
- Ивинскис П. П., Пискунов В. И. Микрочешуекрылые Литовской ССР (2. Выемчатокрылые моли (Lepidoptera, Gelechiidae)) // Тр. АН Лит. ССР. Сер. В. 1976. Т. 2, N 74. С. 77-85.
- Ивинскис П. П., Пискунов В. И., Емельянов И. М. Обзор фауны выемчатокрылых молей *Thiotricha* Meugick, 1886 и его положение в системе Lepidoptera: Gelechiidae, Dichomerinae // Труды Академии наук Литовской ССР. Сер. В. 1984. Т. 2, N 86. С. 37-44.
- Кузнецов В. И. Сем. Tortricidae (Olethreutidae, Cochyliidae) – листовертки // Определитель насекомых европейской части СССР. 1978. Т. 4, Ч. 1. С. 193-680.
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Систематическое положение и филогенетические связи надсемейства Coleophoroidea (Lepidoptera: Oecophoridae, Coleophoridae, Ethmiidae) на основе функциональной морфологии гениталий самцов // Энтномол. обозрение. 1978. Т. 57, Вып. 1. С. 131-149.
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Систематика и филогенетические связи семейств и надсемейств гелехиоидных чешуекрылых инфраотряда Papilionomorpha (Lepidoptera: Corgomorpha, Elachistoidea, Coleophoroidea, Gelechioidea) с учетом функциональной морфологии гениталий самцов // Труды Зоологического института АН СССР. 1984. Т. 122. С. 3-68.
- Кузнецова В. И., Стекольников А. А. Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны. Санкт-Петербург: Наука, 2001. 462 с.
- Кузнецов Н. Я. Насекомые чешуекрылые (Insecta Lepidoptera). Введение // Фауна России и сопредельных стран. 1915. Т. 1, Вып. 1. 336 с.
- Любичев А. А. Понятие сравнительной анатомии // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М: Наука, 1982. С. 199-218.
- Медников Б. М. Научное наследие Н. И. Вавилова и общие проблемы биологии // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48, № 4. С. 435-443.

МКЗК: Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4. СПб.: Наука, 2000. 221 с.

Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39, № 4. С. 495-508.

Мейен С. В. Принципы и методы палеонтологической систематики // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988а. С. 447-466.

Мейен С. В. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988б. С. 497-511.

Омелько М. М. К системе и морфологии выемчатокрылых молей подсем. Gelechiinae (Lepidoptera, Gelechiidae), преимущественно на примере фауны южного Приморья // Энтомологическое обозрение. 1991. Т. 70, Вып. 1. С. 140-156.

Омелько М. М. 41. Сем. Gelechiidae – выемчатокрылые моли // Определитель насекомых Дальнего Востока России. 1999а. Т. 5, Ч. 2. С. 102-194.

Омелько М. М. К системе выемчатокрылых молей подсемейства Dichomeridinae (Lepidoptera, Gelechiidae) // Биологические исследования на Горнотаежной станции. 1999б. Вып. 6. С. 170-206.

Песенко Ю. А. Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы // Труды Зоологического института АН СССР. 1989. Т. 206. С. 8-119.

Песенко Ю. А. Методологический анализ систематики. II. Филогенетические реконструкции как научная гипотеза // Труды Зоологического института АН СССР. 1991. Т. 234. С. 61-155.

Пискунов В. И. 50. Gelechiidae – выемчатокрылые моли // Определитель насекомых европейской части СССР. 1981. Т. 4, Ч. 2. С. 659-748.

Пономаренко М. Г. Обзор молей рода *Anarsia* Z. (Lepidoptera, Gelechiidae) фауна СССР // Энтомологическое обозрение. 1989. Т. 68, Вып. 3. С. 628-641.

Пономаренко М. Г. Новый род и новые виды выемчатокрылых молей подсем. Chelariinae (Lepidoptera, Gelechiidae) с Дальнего Востока // Энтомологическое обозрение. 1991. Т. 70, Вып. 3. С. 600-618.

Пономаренко М. Г. Функционально-морфологический анализ гениталий самцов выемчатокрылых молей подсем. Dichomeridinae sensu novo (Lepidoptera, Gelechiidae) и родственные отношения входящих в него триб // Энтомологическое обозрение. 1992. Т. 71, Вып. 1. С. 160-178.

Пономаренко М. Г. Новый род *Dendrophilia* gen. n. (Lepidoptera, Gelechiidae) с Дальнего Востока с заметками по биологии некоторых его видов // Зоологический журнал. 1993а. Т. 72, Вып. 4. С. 58-73.

Пономаренко М. Г. Трофические связи гусениц выемчатокрылых молей подсемейства Dichomeridinae (Lepidoptera, Gelechiidae) фауны России и сопредельных стран // Чтения памяти А. И. Куренцова. 1993б. Вып. IV. С. 41-48.

Пономаренко М. Г. 41. Подсем. Dichomeridinae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. 1999. Т. 5, Ч. 2. С. 194-257.

Расницын А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 174. М.: Наука, 1980. 192 с.

Расницын А. П. Филогения и систематика // Теоретические проблемы современной биологии. Пушино, 1983. С. 41-49.

Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русского энтомологического общества. 2002. Т. 73. С. 1-108.

Расницын А. П., Длусский Г. М. Принципы и методы реконструкции филогенезов // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 5-15.

- Синев С. Ю.* О системе и филогении гелехиоидных чешуекрылых (Lepidoptera, Gelechioidea s. l.) // Энтомологическое обозрение. 1992. Т. 71, Вып. 1. С. 143-160.
- Шаталкин А. И.* Биологическая систематика. М.: Наука, 1988. 184 с.
- Amsel H. G.* 1967. Die afghanischen Arten des *Anarsia*-Komplexes. Zugleich eine Revision der sonstigen paldarktischen Arten // Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. Bd 26, H. 3. S. 17-31.
- Amsel H. G.* Vier neue Kleinschmetterlingsarten aus Iran (Lepidoptera) // Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl. Bd 36. S. 227-236.
- Birket-Smith S. I. R.* A revision of the west african eilemic moths, based on the male genitalia (Lep. Arctiidae: Lithosiinae, incl. gen. *Crococisia*, *Eliema*, *Lithosia*, *Pelosia*, *Phryganopsis*) // Pap. Fac. Sci. Haile Sellassie I Univ. Addis Abeba (C). 1965. Vol. 1. P. 1-161.
- Birket-Smith S. I. R.* Morphology of the male genitalia of Lepidoptera. I. Ditrysia // Entomol. scand. 1974. Vol. 5, N 1. P. 1-22.
- Bland K. P., Corley M. F. V., Emmet A. M., Heckford R. J., Huemer P., Langmaid J. R., Palmer S. M., Parsons M. S., Pitkin L. M., Rutten T., Sattler K., Simpson A. N. B., Sterling P. H.* Gelechiidae // The moths and butterflies of Great Britain and Ireland. Harley Books, 2002. 277 p.
- Bradley J. D., Fletcher D. S.* Gelechiidae // An indexed list of British Butterflies and moths. Kedleston Press, 1986. P. 4-12.
- Burmam K. III.* Gelechiidae // Tiergeographisch interessante Funde von Schmetterlingen aus Tirol (Insecta: Lepidoptera). Ber. nat. – med. Ver. Innsbruck, 1981. Bd 68. S. 159-168.
- Clarke J. F. G.* Catalogue of the Type Specimens of Microlepidoptera in the British Museum (Natural History) described by Edward Meyrick. Gelechiidae. London, 1969. Vol. 6. P. 221-537; Vol. 7. P. 1-531.
- Clerck C.* Icones Insectorum rariorum. 1759. pl 11.
- Elsner G., Huemer P., Tokár Z.* Die palpenmotten (Lepidoptera, Gelechiidae) Mitteleuropas. Bratislava, 1999. S. 1-208.
- Fabricius J. C.* Species Insectorum. Hamburg, 1781. 2. 517 p.
- Fabricius J. C.* Entomologica Systematica emendata et Aucta 3. Proft, Hafniae, 1794. 2. 349 p.
- Hampson G. F.* Some small families of the Lepidoptera which are not included in the key to the families in the Catalogue of Lepidoptera Phalaenae, a List of the families and subfamilies of the Lepidoptera with their types and a key to the families // Novitates Zoologicae. 1918. Vol. 25. P. 366-394.
- Heslop I. R. P.* New bilingual catalogue of the British Lepidoptera. 1938. P. 1-131.
- Hodges R. W.* Gelechiidae // Hodges R. W. et al. Check List of the Lepidoptera of America North of Mexico. London, 1983. P. 19-25.
- Hodges R. W.* Gelechioidea Gelechiidae (part) Dichomeridinae // Dominick, R. B. et al. The Moths of America North of Mexico. Washington, 1986. Fasc. 7.1. P. 1-195.
- Hodges R. W.* 9. The Gelechioidea // Kristensen N. P. Lepidoptera, moths and Butterflies. 1999. Vol. 1. P. 131-158.
- Huemer P.* 1988. A taxonomic revision of the genus *Caryocolum* (Lepidoptera: Gelechiidae) // Bull. Br. Mus. nat. Hist. Vol. 57, N 3. P. 439-571.
- Huemer P., Karsholt O.* Gelechiidae I (Gelechiinae: Teleiodini, Gelechiini) // Huemer P., Karsholt O., Lyneborg L. Microlepidoptera of Europe 1999. Vol. 3. P. 1-354.
- Janse A. J. T.* The moths of South Africa. 1949-1963. Vol. V, Pt. 1-4. P. 1-464; Vol. VI, Pt. 1-3. P. 1-284.
- Kanazawa I., Heppner J. B.* Gelechiidae // Heppner J. B., Inoue H. Lepidoptera of Taiwan. 1992. Vol. 1, N 2. P. 1-276.

- Karsholt O., Kristensen N. P., Kaaber S., Larsen K., Nielsen E. S., Palm E., Schnack K., Skou P., Skule B.* Catalogue of the Lepidoptera of Denmark // *Entomologiske Meddr.* 1985. Vol. 52, N 2-3. P. 1-163.
- Karsholt O., Riedl T.* Family Gelechiidae // *Karsholt O., Razowski J.* The Lepidoptera of Europe. A Distributional Checklist. Stenstrup, 1996. P. 103-122.
- Kloet G. S., Hincks W. D.* A check list of British insects. 1945. P. 1-483.
- Le Marchand S.* Les Tineina Gelechiidae // *Revue Française de Lépidoptérologie* II. N 7-8. P. 145-163.
- Klots A. B.* Lepidoptera // *Tuxen S. L.* Taxonomist's glossary of genitalia in insects. 1970. P. 115-130.
- Leraut P.* Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse // *Suppl. a Alexanor.* Paris, 1980. 334 pp.
- Leraut P.* Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse // *Suppl. a Alexanor.* Paris, 1997. 356 pp.
- Li H.* The Gelechiidae of China (I) (Lepidoptera: Gelechioidea). Tianjin, 2002. P. 538.
- Linnaeus C.* Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. 1758. P. 1-824.
- McGuffin W. C.* Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). II. Subfamily Ennominae. 4 // *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 1987. N 138. 182 p.
- Meyrick E.* Lepidoptera Heterocera Fam. Gelechiidae // *Genera Insectorum.* Bruxelles, 1925. N 184. P. 1-290.
- Moriuti S.* Gelechiidae // *Inoue H.* et al. Moths of Japan. Tokyo, 1982. Vol. I. P. 275-288; Vol. II. P. 212-215.
- Park K. T.* Gelechiidae // *Shin, Y. H.* et al. Illustrated flora and fauna of Korea. 27. Insecta. Seoul, 1983. Vol. 9. P. 458-508.
- Park K. T.* 1994. Genus *Dichomeris* in Korea, with description of seven new species (Lepidoptera, Gelechiidae) // *Insecta Koreana.* Vol. 11. P. 1-25.
- Park K. T.* 1995. Gelechiidae of Taiwan. II. *Hypatima* and allies, with descriptions of a new genus and five new species (Lepidoptera: Gelechioidea) // *Tropical Lepidoptera.* Vol. 6, N 1. P. 67-85.
- Park K. T., Hodges R. W.* Gelechiidae of Taiwan III. Systematic Revision of the genus *Dichomeris* in Taiwan and Japan // *Insecta Koreana.* 1995. Vol. 12. P. 1-101.
- Park K. T., Ponomarenko M. G.* The genus *Anarsia* Zeller (Lepidoptera, Gelechiidae) from the Siberia and Far East // *Acta. Zool. Hung.* 1996a. Vol. 42, N 1. P. 73-79.
- Park K. T., Ponomarenko M. G.* New faunistic data of the Gelechiidae (Lepidoptera) in Korea, with description of two new species of *Anarsia* Zeller // *Korean J. Ent.* 1996b. Vol. 26, N 4. P. 343-349.
- Park K. T., Ponomarenko M. G.* Genus *Anarsia* Hübner (Lepidoptera, Gelechiidae) from Thailand, with description of nine new species // *Insecta Koreana.* 1996c. Vol. 13. P. 39-58.
- Park K. T., Ponomarenko M. G.* Two new species of the genus *Dichomeris* Hübner from Thailand (Lepidoptera, Gelechiidae) // *Species Diversity.* 1998. Vol. 3. P. 163-168.
- Park K. T., Ponomarenko M. G.* Genus *Hypatima* Hübner and allied genera from Thailand (Lepidoptera, Gelechiidae) // *Species Diversity.* 1999. Vol. 4. P. 321-337.
- Pitkin L. M.* 1984. Gelechiid moths of the genus *Mirificarma* // *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)* Vol. 48, N 1. P. 1-70.
- Pitkin L. M.* 1988. The Holarctic genus *Teleiopsis*: host-plants, biogeography and cladistics (Lepidoptera: Gelechiidae) // *Ent. scand.* Vol. 19. P. 143-191.
- Ponomarenko M. G.* Two new species of the genus *Dactylethrella* Fletcher (Lepidoptera, Gelechiidae) from Russian Far East // *Japan Heteroc. J.* 1994. N 176. P. 7-9.

- Ponomarenko M. G.* Review of the genus *Capidentalia* Park (Lepidoptera: Gelechiidae, Dichomeridinae) with the description of two new species // *Actias*. 1995. Vol. 2, N 1-2. P. 45-51.
- Ponomarenko M. G.* Catalog of the subfamily Dichomeridinae (Lepidoptera, Gelechiidae) of the Asia // *Far Eastern entomol.* 1997a. N 50. P. 1-67.
- Ponomarenko M. G.* Phylogeny and taxonomy of the subfamily Dichomeridinae (Lepidoptera, Gelechiidae) // *Zoosystematica Rossica*. 1997b. T. 6, N 1/2. P. 305-314.
- Ponomarenko M. G.* New taxonomic data on Dichomeridinae (Lepidoptera, Gelechiidae) from the Russian Far East // *Far Eastern Entomologist*. 1998. N 67. P. 1-17.
- Ponomarenko M. G.* New species and new synonym of the genus *Metanarsia* Staudinger (Lepidoptera, Gelechiidae) // *Tinea*. 2000. Vol. 16, N 4. P. 222-225.
- Ponomarenko M. G.* New Palearctic species of the genus *Anarsia* Zeller, 1839 (Gelechiidae, Lepidoptera) // *Far Eastern Entomologist*. 2002. N 115. P. 1-4.
- Ponomarenko M. G., Huemer P.* *Helcystogramma klimeschi* sp. n. (Lepidoptera: Gelechiidae, Dichomeridinae), with notes on related species // *Acta Biologica*. 2001. (1999). Vol. 76. P. 7-15.
- Ponomarenko M. G., Kuranishi R. B.* Microlepidoptera (Insecta: Lepidoptera) from the Kamchatka Peninsula and North Kuril Islands in 1996-1997 // *Natural History Research*. 2000. N 7. P. 243-252.
- Ponomarenko M. G., Mey W.* On the type material of the species described by H. Christoph from genus *Dichomeris* Hübner (Lepidoptera: Gelechiidae) // *Tinea*. 2002. Vol. 17, N 2. P. 73-80.
- Ponomarenko M. G., Park K. T.* Description of Three New Species of *Dichomeris* Hübner (Lepidoptera, Gelechiidae) from Korea and Russian Far East // *Korean. J. Appl. Entomol.* 1996. Vol. 35, N 2. P. 114-118.
- Ponomarenko M. G., Omelko M. M.* Review of the genus *Acanthophila* Heinemann, 1870 (Lepidoptera, Gelechiidae) // *Far Eastern Entomologist*. 2003. N 127. P. 1-24.
- Ponomarenko M. G., Ueda T.* Two new species of the genus *Faristenia* Ponomarenko, 1991 (Lepidoptera, Gelechiidae) from Japan // *Trans. lepid. Soc. Japan*. 2000. Vol. 51, N 2. P. 119-126.
- Povolný D.* Some consideration on the phylogenetical systematics of the tribe Gnorimoschemini (Lepidoptera, Gelechiidae) // XIII International Entomol. Congress. Leningrad, 1971. P. 188.
- Povolný D.* *Dichomeris* (*Mimomeris* subgen. n.) *steueri* sp. n. aus Mitteleuropa (Lepidoptera, Gelechiidae) // *Čas. morav. zems. Mus.* 1978. T. 63. S. 135-148.
- Povolný D.* Die bisher bekannten Futterpflanzen der Tribus Gnorimoschemini (Lepidoptera, Gelechiidae) und deren Bedeutung für toxonomisch.-ökologische Erwägungen Sborník Vysoké školy zemědělské // *Acta Universitatis Agriculturae*. 1980a. R. 28. C. 1. S. 189-210.
- Povolný D.* Zur taxonomischen Stellung der Dichomerinae-Gattung *Acanthophila* Heinemann, 1870 in System der Gelechiidae (Lepidoptera) // *Folia Entomologica Hungarica*. 1980b. T. 41, N 33. S. 317-327.
- Remane A.* Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und Phylogenetik. Leipzig, 1956. S. 1-364.
- Sattler K.* Generische Gruppierung der europäischen Arten der Sammelgattung *Gelechia* (Lepidoptera, Gelechiidae) // *Deut. Ent. Zeit.*, N. F. 1960. Bd 7, H. I/II. S. 10-118.
- Sattler K.* A catalogue of the family-group and genus-group names of the Gelechiidae, Holcopogonidae, Lecithoceridae and Symmocidae (Lepidoptera) // *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)*. 1973. Vol. 28, N 4. P. 153-282.
- Schindewolf O. H.* Homologie und Taxonomie. Morphologische Grandlegung und Phylogenetische Auslegung // *Acta biotheor.* 1968. T. 18, N 1/4. S. 235-238.

- Snodgrass R. E.* Principles of insect morphology. New York, London, 1935. 667 p.
- Vives A. M.* Lista Actualizada de la familia Gelechiidae Stainton, 1854 en España y Portugal (Insecta: Lepidoptera) // Suppl. SHILAP Revta. lepid. 1985. Vol. 13, N 49. P. 1-21.
- Zimmerman E. C.* Subfamily Gelechiinae // Insects of Hawaii. Honolulu, 1978. Vol. 9, Pt 2. P. 1701-1812.

GELECHIID MOTHS OF THE SUBFAMILY DICHOMERIDINAE
(LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE): FUNCTIONAL MORPHOLOGY,
EVOLUTION AND TAXONOMY

M. G. Ponomarenko

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian Academy of
Sciences, Vladivostok, 690022, Russia

The present work is summarized the data on investigation of the worldwide generic diversity of the moths of the subfamily Dichomeridinae. On the base of comparative morphological analysis of genitalia with regards to their functional morphology the homology of the genital structures is established, probable ways of their evolution transformation are shown, the cladogram of generic relationships are proposed. As result, the taxonomic volume of the subfamily Dichomeridinae was reconsidered. The subfamily is treated in composition of three tribes Anarsiini, Chelariini, Dichomeridini and 34 genera of the world fauna. The studying of the type material in the Natural History Museum (BMNH, London) allows to propose the new synonymy: *Dichomeris* Hübner, 1818 = *Hyperecta* Meyrick, 1925, **syn. n.** = *Virgula* Omelko, 1999, **syn. n.** = *Resupina* Omelko, 1999, **syn. n.**; *Encolapta* Meyrick, 1913 = *Homoshelas* Meyrick, 1935, **syn. n.** = *Chelophoba* Meyrick, 1935, **syn. n.** = *Homocheles* Clarke, 1969, **syn. n.** The taxonomic position for following species was changed: *Encolapta aganactes* (Meyrick, 1935), **comb. n.**; *E. catarina* (Ponomarenko, 1994), **comb. n.**; *E. epichthonia* (Meyrick, 1935), **comb. n.**; *E. heppneri* (Park, 1995), **comb. n.**; *E. scriniata* (Meyrick, 1913), **comb. n.**; *E. subtegulifera* (Ponomarenko, 1994), **comb. n.**; *E. tegulifera* (Meyrick, 1932), **comb. n.** The new data on the functional morphology of the male genitalia for genera *Acompsia* Hübner, *Helcystogramma* Zeller, *Brachmia* Hübner, *Filatima* Busck and *Xystophora* Wocke are given. It's reasoned the excluding the genera *Brachmia* Hübner, *Filatima* Busck, *Xystophora* Wocke, *Paranarsia* Ragonot and *Athrips* Billberg from the subfamily Dichomeridinae.