

УДК 505.785

© Е. А. Беляев

**НОВАЯ КОНЦЕПЦИЯ РОДОВОГО СОСТАВА ПЯДЕНИЦ ТРИБЫ
ENNOMINI (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE) НА ОСНОВЕ
ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ**

[E. A. BELYAEV. A NEW CONCEPT OF THE GEOMETRID-MOTH TRIBE ENNOMINI COMPOSITION
(LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE) BASED ON THE FUNCTIONAL MORPHOLOGY
OF THE MALE GENITALIA]

Система и филогения пядениц в настоящее время интенсивно ревизуются, в частности с использованием методов количественной кладистики (Sihvonen, 2003; Sihvonen, Kaila, 2004) и молекулярно-генетического анализа (Abraham et al., 2001; Young, 2003, 2006). Мы полагаем, что морфологический подход к таксономическому структурированию насекомых является одним из важнейших в исследованиях этого направления. Он продуктивен как в качестве самостоятельного направления исследований эволюционного процесса, так и в координации с количественными, в том числе молекулярными, методами филогенетики. Глубокие морфологические исследования позволяют выявить значительное число новых таксономически и филогенетически содержательных признаков, а также существенно повысить надежность гомологизации морфоструктур. Кроме того, морфологические исследования служат относительно независимым источником данных, тестирующих результаты количественных филогенетических исследований, особенно молекулярно-генетических. Текущее состояние системы пядениц отражено на постоянно действующем сайте «Forum Herbulot» («The Forum Herbulot world list of family group names in Geometridae»). В качестве подраздела последней страницы на данном сайте размещены предложения автора данной статьи по системе подсем. Ennominae (Beljaev, 2003), которые в основном были основаны на предшествующих оригинальных исследованиях (Беляев, 1992, 1994, 1998; Beljaev, 1997, 1998, 2000, 2003a, 2003b). Новые результаты филогенетического анализа подсемейства доложены на Международном совещании «Forum Herbulot 2006» (University of Hobart, Tasmania) (Beljaev, 2006).

Данная статья является частью проводимых автором исследований и посвящена ревизии таксономического положения и объема двух широко признанных триб пядениц — Ennomini и Ourapterygini (включая серию близкородственных таксонов американской фауны) — на основании функциональной морфологии гениталий самцов. Изучение функциональной морфологии типовых представителей рассматриваемых триб позволило установить их вероятное близкое родство и монофилию, пересмотреть их родовой состав и на основании оценки межродовых хиатусов как показателя диагностируемости получаемых группировок предложить новую синонимию таксонов группы семейства.

Автор выражает искреннюю признательность С. Ю. Синёву и В. Г. Миронову за постоянное содействие в работе с фондами Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), д-рам А. Хаусманну (Dr. A. Hausmann, Zoologische Staatssammlung, München), Л. Питкин (Dr. L. Pitkin, The Natural History Museum, London), Д. Штюнинг (Dr. D. Stünig, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn), К. Янг (Dr. K. Yang, Department of Primary Industries, Water and Environment, Tasmania) за содействие в получении литературы и сравнительных материалов, обсуждение некоторых результатов работы, М. Г. Пономаренко (БПИ ДВО РАН, Владивосток) за постоянный диалог по проводимым исследованиям. Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований (05-04-49900-а и 06-04-63057-к) и грантами ДВО РАН (06-III-A-06-150 и 06-III-A-06-138).

МЕТОДИКА, ТЕРМИНОЛОГИЯ

Мускулатура гениталий самцов исследовалась по классической методике (Кузнецов, Стекольников, 2001). Гениталии бабочек, фиксированных в 75%-ном спирте, расчленялись вручную под бинокулярным микроскопом. Результаты расчленения фотографировались через фотонасадку и зарисовывались с помощью проекционного рисовального аппарата. Номенклатура и обозначения мышц гениталий самцов приняты по Кузнецову и Стекольникову (2001). Номенклатура скелетного состава гениталий также в основном принята по таковой указанных авторов, но нуждается в небольших комментариях. Нами вслед за Кузнецовым и Стекольниковым (Стекольников, Кузнецов, 1981; Кузнецов, Стекольников, 2001) для поверхностного медиального выроста дорсо-базального угла вальвы принимается термин «гемитранстилла», в том числе и для случаев, когда вершины правой и левой гемитранстилл соприкасаются, но не слиты в единый склерит — транстиллу. У пядениц подсем. Еппомінае гемитранстилла медиально часто формирует 2 расширения — плоскую дорсальную лопасть и желобовидную или коническую вентральную лопасть, обычно вершиной более или менее глубоко инвагинированную под мембрану анеллуса. Вентральная лопасть гемитранстиллы пядениц по своему строению и функции (служит внутренней аподемой одной из дорсальных мышц привода вальвы) близка к «базальному отростку вальвы» в трактовке цитируемых авторов, но отличается своим положением непосредственно на гемитранстилле. У многих энномин латерально от эдеагуса имеется 1 пара склеритов различной формы — от пластинок или щетинистых подушечек до рогообразных или пластевидных выростов, иногда достигающих значительных размеров. Эти образования мы признаем гомологами лабид (labides: Pierce, 1914) и предлагаем их именовать в соответствии с предложенной гомологией (Beljaev, 2006).

В настоящее время мускулатура гениталий самцов изучена у 5 видов рассматриваемой группы энномин.

Ennomos autumnaria (Werneburg).

Материал. 4 экз.: Россия, Приморский край, Октябрьский р-н, 48 км СЗ Уссурийска, р. Орлиха, 31 VII—2 VIII 2005 (Е. Беляев).

Типовой вид рода *Ennomos* Treitschke, являющегося номенклатурным типом для таксона группы сем. *Ennomites* Duponchel. Исследован восточно-азиатский подвид — *E. autumnaria koreennomos* Bryk, морфологически почти идентичный номинативному, мускулатура гениталий самца которого описана в работах Разовского и Войтусяка (Razowski Wojtusiak, 1981 : 261, рис. 27, 28), а также Стекольниковой и Кузнецова (1982 : 353, рис. 8). По расположению мышц исследованные экземпляры практически не отличаются от изображенных на рисунке у первых авторов. По сравнению с рисунком во второй работе, небольшие отличия обнаружены только в прикреплении мышц m_6 , которые подходят к эдеагусу немного более латерокаудально, и в положении мышц m_7 , которые проникают в вальву дорсальнее, почти достигая ее костального края.

Ennomos infidelis Prout.

Материал. 5 экз.: Россия, Приморский край, Октябрьский р-н, 48 км СЗ Уссурийска, р. Орлиха, 31 VII—2 VIII 2005 (Е. Беляев).

Восточноазиатский представитель рода, относимый к подроду *Deuteronomos* Prout. Мускулатура гениталий самца описывается впервые (рис. 1). Мышцы m_1 дистальными концами прикреплены вентрально к основанию дистального выроста ункуса. Мышцы m_2 и m_4 широкие, крупные. Гемитранстилла по сравнению с таковой *E. autumnaria* укорочена и сужена, вследствие чего ее дорсальная лопасть расположена проксимальнее вентральной лопасти, поэтому перекрест мышц m_2 и m_4 на гемитранстилле неглубокий. Мышцы m_3 парные, очень широкие, веерообразно отходят от внутренней стороны вентральной части винкулума и тянутся латерально к вершине глубокой килеобразной инвагинации юксты. Мышцы m_5 и m_6 цельные, широкие, но m_6 развиты значительно слабее, чем у *E. autumnaria*. Мышцы m_5 отходят от винкулума рядом с перехватом, отделяющим его от тегумена, и тянутся к переднему концу эдеагуса. Мышцы m_6 прикреплены к переднему краю винкулума и тянутся к латеральным сторонам средней части эдеагуса. Мышцы m_7 , как и у сравниваемого вида, представлены 2 пучками, один из которых — m_{7a} — тонкий и пролегает от базальной части вентрального края саккулуса к медианной части переднего края вальвулы, а другой — m_{7b} — очень крупный и тянется от задней части килеобразной инвагинации юксты (без перекрывания с m_3) к дорсальному краю вальвулы у дорсо-базального угла вальвы; оба пучка на вальве соединяются в сплошную веерообразную мышцу. Мышцы m_{10} тянутся от переднего края тегумена к субанальной пластинке. Мышца m_{21} (musculus phallicus internus longitudinalis) сравнительно тонкая. Главные отличия от *E. autumnaria* состоят в укорочении и укреплении гемитранстиллы и значительном усилении мышц m_3 и m_{7b} . Усиление пучка m_{7b} связано с управлением им полем мощно развитых шипов на вальвуле. Степень развития мышц m_3 и m_6 у сравниваемых видов обратно пропорциональна и, вероятно, взаимно компенсаторна. По-видимому, обе мышцы служат упругому сгибанию вентральной части винкулума вдоль его вентральной мембранизации при отведении вальв: при ручном манипулировании разведение вальв у обоих видов сопровождается скручиванием вентральной части винкулума вдоль его продольной оси (рис. 1, А, Б).

Ennomos erosaria (Denis & Schiffermüller).

Как и предыдущий вид, относится к подроду *Deuteronomos*. Мускулатура гениталий описана Разовским и Войтусяком (Razowski, Wojtusiak, 1981 : 261, рис. 29) и очень близка к таковой у *E. infidelis*. Основное отличие состоит в налегании мышц m_3 и m_{7b} на медианную инвагинацию юксты, что наблюдается также у *E. autumnaria*.

Ourapteryx koreana Inoue.

Материал. 4 экз.: Россия, Еврейская АО, 27 км С Биробиджана, заповедник «Бастак», истоки р. Икура, 22 VII 2005 (Е. Беляев).

Вид морфологически близкий к *Ourapteryx sambucaria* (Linnaeus) — типовому виду рода *Ourapteryx* Leach, являющемуся номенклатурным типом для таксона группы сем. Urapteridae Bruand (= Ourapterygini). Мускулатура гениталий самца описывается впервые (рис. 2, А, Б). Мышцы m_1 прикреплены вентрально к основанию дистального выроста ункуса. Мышцы m_2 и m_4 отходят от медиальной части гемитранстиллы, образуя характерный для большинства энномин перекрест дистальных концов. Мышцы m_3 парные, отходят от внутренней стороны саккуса и дистально асимметрично

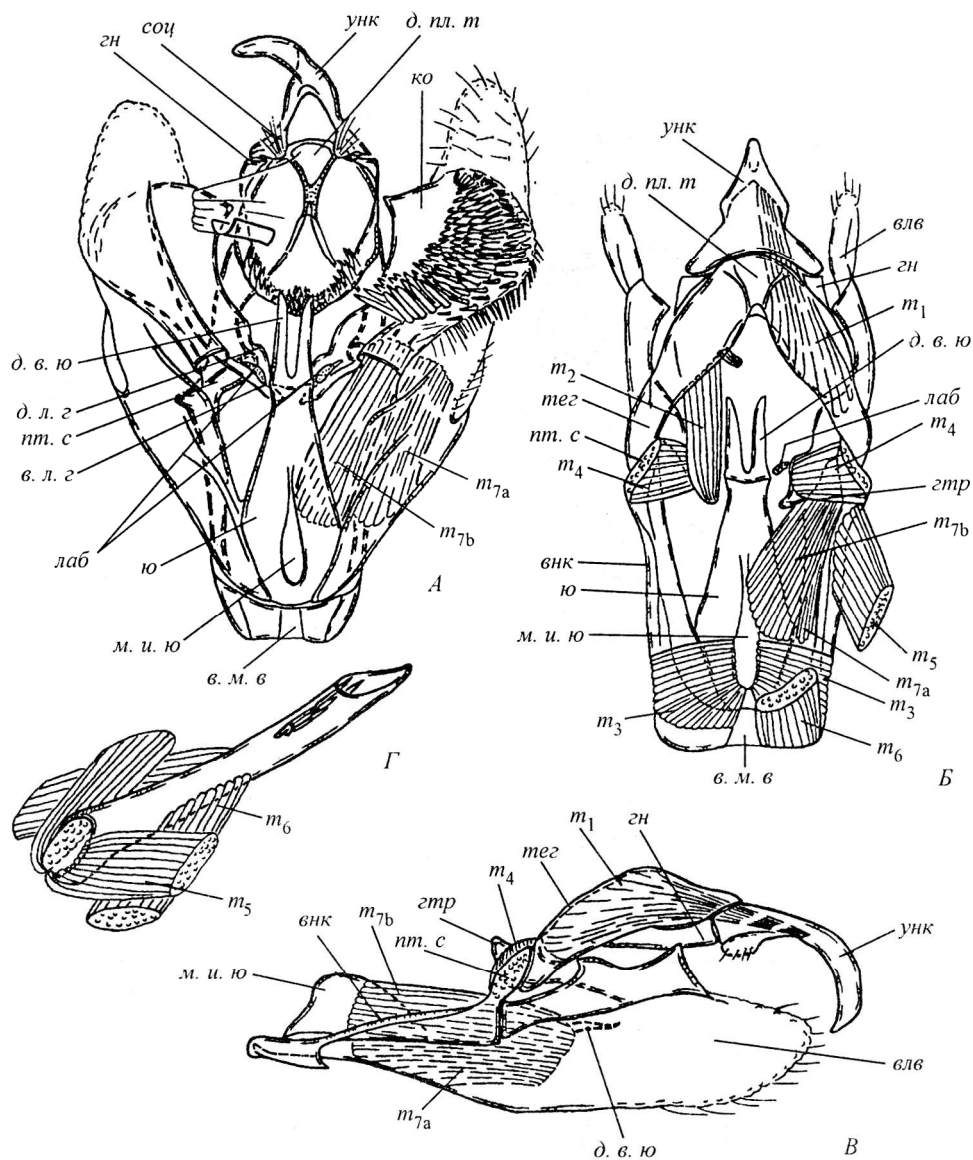


Рис. 1. *Ennomos infidelis* Prout. Скелет и мускулатура гениталий самцов.

А—В — генитальный сегмент; А — вид снизу, из мышц показаны только m_7 справа; В — вид сверху, мышцы m_2 и m_{10} справа, мышцы m_1 , m_5 , m_6 и m_7 слева не показаны, мышцы m_5 и m_6 рассечены; В — вид сбоку, мышцы m_2 , m_3 , m_5 , m_6 и m_{10} не показаны. Г — эдеагус, мышцы m_5 и m_6 рассечены. Скелет гениталий: в. л. з — вентральная лопасть гемитранстилы, в. м. в — вентральная мембранизация винкула, влк — вальва, внк — винкулум, гн — гнатос, гтр — гемитранстилла, д. в. ю — дистальный вырост юксты, д. л. з — дорсальная лопасть гемитранстилы, д. пл. т — дорсальная пластинка тегумена, ко — коста, лаб — лабиды, м. и. ю — медианная инвагинация юксты, пт. с — паратергальный склерит, соц — соции, мег — тегумен, унк — ункус, ю — юкта. Мышцы: m_1 — musculus tergalis intersegmentalis 9—10, m_2 — musculus gonopodalis externus dorsolateralis, m_3 — musculus laminae mediatæ anterior, m_4 — musculus gonopodalis externus dorsomedialis, m_5 — musculus phallicus externus posterior, m_6 — musculus phallicus externus anterior, m_7 (m_{7a} , m_{7b}) — musculus gonopodalis internus medialis, m_{10} — musculus tergalis intersegmentalis 10—11.

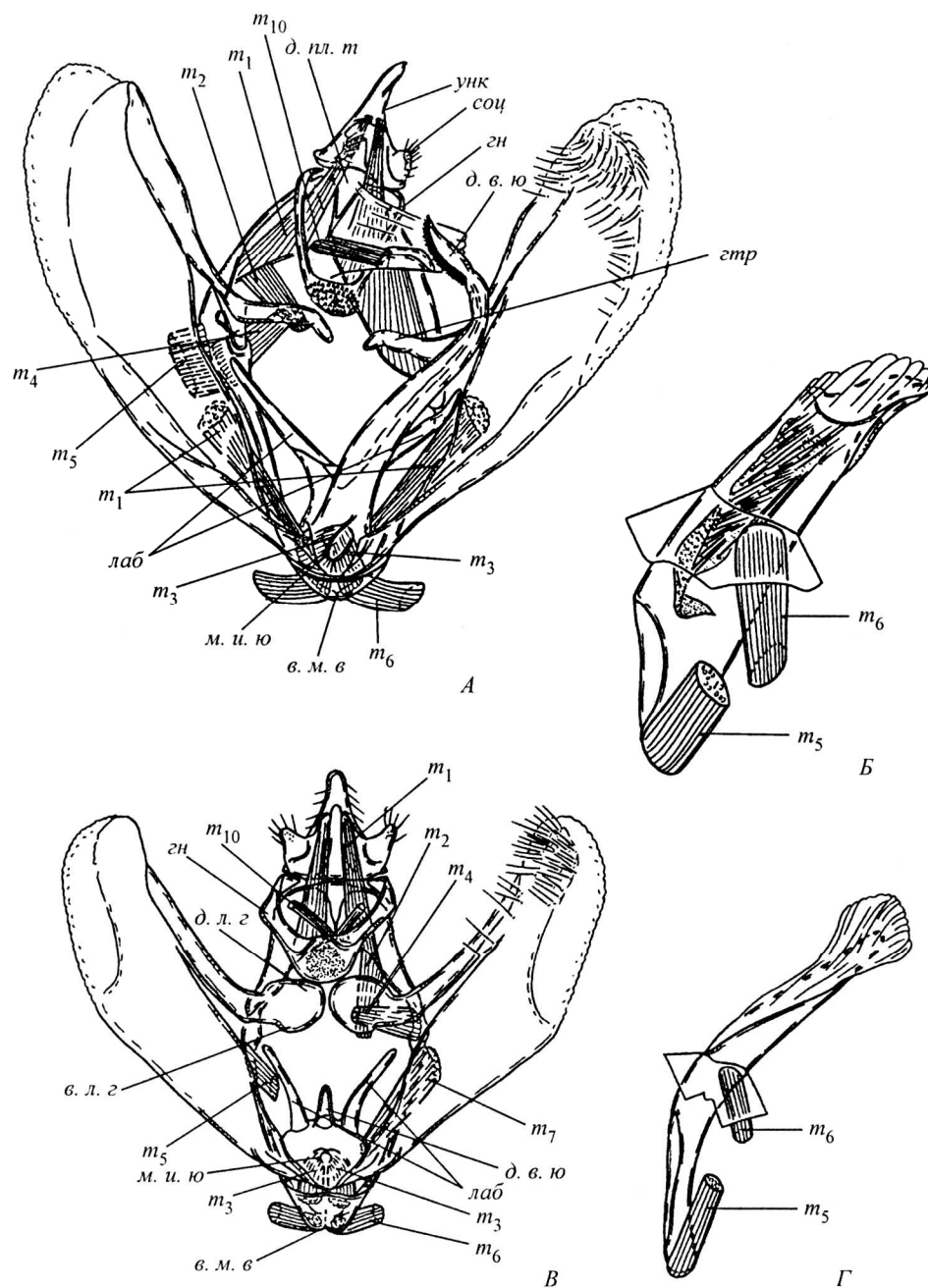


Рис. 2. *Ourapteryx koreana* Inoue и *Tristrophis veneris* Butler. Скелет и мускулатура гениталий самцов.

А, Б — *O. koreana*; В, Г — *T. veneris*. А, В — генитальный сегмент снизу: А — мышцы m_2 , m_4 и m_5 справа не показаны, мышцы m_5 и m_6 рассечены; В — мышца m_5 справа, мышцы m_2 , m_4 и m_7 слева не показаны, мышцы m_5 и m_6 рассечены; Б, Г — эдеагус, мышцы m_5 и m_6 рассечены. Обозначения, как на рис. 1.

прикреплены к эллиптической вдавленности в базальной части (топографически — в области переднего края) юксты. Мышцы m_5 и m_6 цельные и умеренно толстые, несмотря на очень большие размеры эдеагуса. Мышцы m_5 отходят от винкулума рядом с перехватом, отделяющим его от тегумена, и тянутся к переднему концу эдеагуса. Мышцы m_6 прикреплены латерально к вершинной части небольшого саккуса и тянутся к вентролатеральным сторонам средней части эдеагуса. Мышцы m_7 сравнительно тонкие, цельным пучком тянутся от латеральных сторон юксты у места сочленения с саккулами к медиальной стенке вальвы. Мышцы m_{10} типичные для пядениц, тянутся от дорсальной части переднего края тегумена к субанальной пластинке. Мышцы m_{21} сравнительно широкие пропорционально обширной везике с мощно развитым аппаратом корнутусов.

Tristrophis veneris (Butler).

Материал. 8 экз.: Россия, Приморский край, Шкотовский р-н, 7 км ЮЮВ Анисимовки, 1050 м, 26 VII 1998 (Е. Беляев).

Мускулатура гениталий самца описана в работе Стекольников и Кузнецова (1982 : 361, рис. 13, А—Б). При исследовании свежего материала обнаружилось некоторые неточности в этом описании. Мышцы m_2 и m_4 отходят от гемитранстиллы, образуя характерный перекрест дистальных концов, а не последовательно друг за другом, как изображено на цитируемом рисунке. Мышцы m_3 парные, дистально симметрично прикреплены к округлой вдавленности в базальной части юксты. Положение остальных мышц совпадает с описанным Стекольниковым и Кузнецовым (рис. 2, В, Г).

Черты сходства в скелете и мускулатуре гениталий самцов позволяют для исследованных таксонов общий морфологический диагноз, дифференцирующий их от остальных энномин.

Триба ENNOMINI, tribus sensu novo

Ennomites Duponchel, 1845. Типовой род *Ennomos* Treitschke, 1825.

Urapteridae Bruand, 1846, syn. n. (= Ourapterygidae, исправлено Pierce, 1914). Типовой род *Ourapteryx* Leach, 1814.

Odopteridi Stephens, 1850. Типовой род *Odoptera* Sodoffsky, 1837. Неоправданное замещающее название для *Ennomos* Treitschke, 1825.

Emplociidae Guenée, [1858] 1857, syn. n. Типовой род *Emplocia* Herrich-Schäffer, 1855.

Oxydiidae Butler, 1886, syn. n. Типовой род *Oxydia* Guenée, 1858.

Pantheridae Moore, 1887, syn. n. Типовой род *Pantherodes* Guenée, 1858.

Nephodiinae Warren, 1894, syn. n. Типовой род *Nephodia* Hübner, 1823.

Leuculinae Hulst, 1896, syn. n. Типовой род *Leucula* Guenée, 1858. Название связано с ошибочной идентификацией типового вида рода: триба описана на примере вида *Leucula lacteolata* Hulst, 1896, являющегося неправильным последующим написанием *Leucula lacteolaria* Hulst, 1887 — типового вида рода *Leuculodes* Dyar, 1903 (Noctuoidea: Doidae).

Cingiliini Forbes, 1948, syn. n. Типовой род *Cingilia* Walker, 1862.

Диагноз. Бабочки в основном сравнительно крупные, с грудью, обычно покрытой более или менее длинными волосовидными чешуйками, и с широкими крыльями, нередко зубчатыми или выемчатыми по краю; передние крылья обычно с 1 или 2 дополнительными ячейками.

Гениталии самца. Тегумен широкий, обычно с отчетливой, но небольшой дорсальной треугольной пластинкой, винкулум сравнительно тонкий, обычно без саккуса, или он слабо-выраженный, обособлен от тегумена более или менее глубоким перехватом аннулуса. Винкулум вентрально более или менее широко разделен мембранозным участком. Ункус разнообразного строения, обычно с более или менее развитым дистальным выростом. Соции имеются, обычно

небольшие. Гнатос имеется, различается по строению. Вальвы обычно цельные, с хорошо склеротизованной костью, которая на вершине часто выдается свободным выростом. Медиальная стенка вальвы обычно простая, реже с полями крепких шипов; гарпы (склеротизованные выросты) нехарактерные. Кукуллус обычно отчетливый, небольшой, выросты саккулуса нехарактерные. Юкта обычно с длинным дистальным (топографически — задним) свободным выростом, часто асимметричным и называемым калкаром. Латерально от юкты по направлению к дорсобазальному углу отходит 1 пара узких склеротизованных складок или продолговатых склеритов — лабид. Эдеагус разнообразный, обычно с игольчатыми корнутусами.

Мускулатура гениталий самца. Мышцы m_1 прикреплены вентрально к основанию дистального выроста ункуса. Мышцы m_2 и m_4 отходят от медиальной части гемитранстиллы, образуя перекрест дистальных концов. Мышцы m_3 парные, дистально прикреплены к медианной инвагинации в базальной части юксты.

Гениталии самки малоспецифичны. Антрум чаще крупный, копулятивная сумка обычно с хорошо выраженной продольно-складчатой шейкой и эллиптическим шиповатым «грибовидным» сигнумом.

Апоморфии. Винкулум вентрально разделен мембранозным участком; мышца m_3 парная, дистально прикреплена к медианной инвагинации в базальной части юксты.

Систематика и филогения. В работах европейских авторов по традиции, восходящей к трудам Пирса (Pierce, 1914) и Эрбюло (Herbulot, 1963), в трибу Ennomini включают серию малородственных родов, объединенных скорее внешним обликом, чем собственно морфологическим сходством (Leraut, 1980, 1997; Vives Moreno, 1994; Viidalepp, 1996). В базу данных «Fauna Europaea» (Hausmann et al., 2004) триба Ennomini включена в следующем составе: *Apeira* Gistel, *Artiora* Meyrick, *Ennomos* Treitschke, *Eumera* Staudinger, *Lignyopectera* Lederer и *Selenia* Hübner. В широком составе эту трибу трактовали также Верли (Wehrli, 1939—1954), Стекольников и Кузнецов (1982), Иное (Inoue, 1992). Американские авторы оставляли в трибе Ennomini только типовой род *Ennomos* (Forbes, 1948; Ferguson, 1983; McGuffin, 1987).

В составе трибы Ourapterygini в работах по фауне Европы обычно рассматривался только типовой род, по фауне Азии он дополнялся еще близкородственными родами *Exurapteryx* Wehrli и *Tristrophis* Butler (Holloway, 1993). Предположение о принадлежности к этой трибе рода *Seleniopsis* Warren (Stüning, 2000) вполне укладывается в предложенную нами концепцию, касающуюся состава трибы Ennomini; по существу от типичных представителей трибы второй род отличается только аномально длинным эдеагусом и пропорционально вытянутым вперед винкулумом (рис. 3). В американской фауне к Ourapterygini относят большое количество эндемичных родов (Forbes, 1948; Ferguson, 1983; McGuffin, 1987; Pitkin, 2002). Оригинальна концепция трибы Ourapterygini у Вийдалеппа (Viidalepp, 1996), включившего в нее большую серию родов, в работах европейских авторов обычно относимых к Ennomini, а в американских — к Anagogini: *Plagodis* Hübner, *Cepphis* Hübner, *Pseudopanthera* Hübner, *Heterolocha* Lederer, *Epione* Duponchel и др. (всего 21 род). Результаты наших исследований не позволяют поддержать такой подход к пониманию объема трибы Ennomini.

В Северной Америке Ourapterygini обычно принимаются в широком составе, включая Cingiliini (Ferguson, 1983; McGuffin, 1987), однако Холлоуей (Holloway, 1993) отметил, что отношения между двумя трибами нуждаются в прояснении. Анализ таксономической структуры Ourapterygini и близких таксонов неотропической фауны был предпринят Питкином (Pitkin, 2002). В нем была принята синонимия Ourapterygini и Cingiliini вместе с еще некоторыми названиями, соподчиненными ранее, и впервые синонимизировано название Emplociini. В качестве близкой к Ourapterygini, но самостоятельной, была принята триба Nephodiini с замечанием о том, что

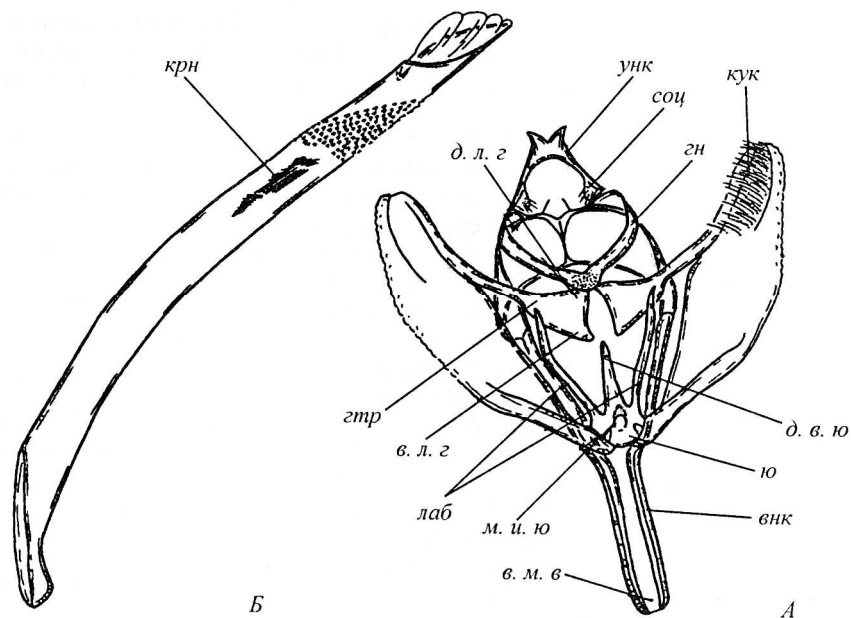


Рис. 3. *Seleniopsis evanescens* (Butler). Скелет гениталий самца.

А — генитальный сегмент снизу; Б — эдеагус. крн — корнутусы, кук — кукуллус. Обозначения, как на рис. 1.

отсутствует ясность в ее действительном отличии и от первой трибы. Ряд родов был приведен с оговоркой о возможной принадлежности их к Nephodiini или к Ourapterygini. Кроме того, была выделена группа родов *Catoptera* без придания ей таксономического ранга; она трактовалась как, возможно, немонофилетическая и имеющая общие черты как с «Caberini/Bartini», так и с Nephodiini. В дополнение был дан большой список родов, не отнесенных ни к одной из триб, большинство из которых, так же как Ourapterygini, Nephodiini и группу *Catoptera*, мы предлагаем включить в состав трибы Ennomini на основании деталей строения гениталий самцов, отчетливо различимых на фотографиях.

Комбинация приведенных апоморфий (наличие рассеченного винкулула и характер прикрепления мышц m_3) четко выделяет трибу Ennomini sensu novo среди всех энномин. В новой концепции Ennomini из родов Старого Света, обычно включаемых в эту трибу, предлагается оставить только типовой род (в соответствии с американской традицией), так как другие ассоциировавшиеся с ним роды не обладают выявленным комплексом апоморфий. Однако на основании тех же признаков предлагается синонимизировать с Ennomini серию названий группы семейства (см. выше), некоторые из которых в настоящее время признаются валидными. Это Ourapterygini с типовым родом в Палеарктике и группа неарктических таксонов, рассмотренных далее. Критериями предлагаемой синонимизации названий группы семейства служат вероятная парафилия Ourapterygini при трактовке Ennomini (sensu Forbes, 1948) как самостоятельной трибы, а также отсутствие отчетливой диагностируемости остальных синонимизируемых таксонов.

Преимагинальные стадии в рассматриваемой трибе изучены лишь у немногих представителей, но известные данные не препятствуют объединению Ennomini и Ourapterygini. Хейтзман (Heitzman, 1985, цит. по: Holloway, 1993) установил в качестве вероятной синапоморфии североамериканских Ennomini, Cingiliini и Ourapterygini наличие у гусениц первичной

щетинок V_2 . Сходство в строении куколок в родах *Ennomos* и *Ourapteryx* дважды подчеркивал Паточка, однако трактовал его как конвергенцию в результате адаптации к окукливанию над поверхностью почвы (Patočka, 1978, 1985).

В литературе известны 3 кладогенетические филогении, в которых трактуются родственные связи *Ennominae*; филогенетическая схема Мейрика (Meurick, 1992) построена на иных принципах и здесь не обсуждается. Первая схема опубликована Стекольниковым и Кузнецовым (1982). На ней *Ourapterygini*, *Ennomini* и *Areirini* изображены в виде монофилитической группы, поддерживаемой 2 апоморфиями: «гемитранстилла преобразована в транстиллу» (признак « A_5 » на рис. 19 в цитируемой работе); «отхождением флексоров вальв (m_4) и прикреплением этих мышц ... к гемитранстилле, в то время как ... тергальные экстензоры вальв (m_2) прикрепляются проксимальнее, к нижнему углу гемитранстиллы» (с. 370 цитируемой работы). Триба *Areirini* рассматривается в качестве сестринской трибе *Ennomini* на основании «наличия у них паратергальных склеритов — расширений латеральных дуг винкулума в области их сочленения с тегуменом». Все 3 признака характерны в целом для надтрибы *Ennomidii* (Беляев, 1994; Beljaev, 2003, 2006) и не отличают трибу *Ennomini* в принимаемом здесь объеме, а размер «паратергальных склеритов» находится в прямой зависимости от степени развития отходящих от них мышц m_4 . Кроме того, авторская трактовка состояния транстиллы в первом и втором цитируемых признаках различна.

Следующая филогенетическая схема энномин была предложена Мак Гаффином (McGuffin, 1987). В ней *Ennomini* и *Ourapterygini* разделены большим количеством других триб и не рассматриваются как родственные. Автор строил филогению как последовательную серию модификаций ограниченного набора анцестральных для подсемейства признаков, взятых главным образом из работ других авторов. При этом обсуждались признаки только терминальных триб, тогда как признаки каждого последующего узла филогении (последующего «предка») не рассматривались, поэтому анализировать критерии, положенные в основу ветвления филогенетической схемы, невозможно.

Обновленная филогенетическая схема пядениц, в которой трактуются рассматриваемые здесь трибы, предложена Холловеем (Holloway, 1997). На ней общим, не разрешенным далее кластером выведены следующие трибы: *Hypochrosini*, *Scardamiini*, *Ourapterygini*, *Erionini*, *Angeronini* и *Ennomini*. Признаки, положенные в основу выделения этого кластера, опубликованы в более ранней работе (Holloway, 1993): отсутствие гребня щетинок на VIII стерните брюшка имаго (только у *Hypochrosini*, *Scardamiini* и *Erionini*); наличие сильно размытой фурки в гениталиях самцов (имеются в виду как свободный дистальный вырост юксты, так и не гомологичные ему латеральные выросты анеллуса — лабиды); образование утолщенного округлого воротничка не переднем полюсе яйца. Ни один из этих признаков не препятствует выделению трибы *Ennomini* в предлагаемом новом составе.

По нашему мнению, среди ныне признаваемых триб сестринской группой к *Ennomini* служит, вероятно, преимущественно палеарктическая триба *Prosopolophini* Warren, 1894 (Беляев, 1994; Beljaev, 2003). У генерализованных представителей этой трибы (*Colotois* Hübner, *Descoreba* Butler, *Comptosia* Blanchard) имеется сходный план строения скелета и мускулатуры гениталий самцов, особенно в области анеллуса (свободный дистальный вырост юксты, парная мышца m_3 , плоские лентовидные лабиды), однако отсутствуют перечисленные уникальные апоморфии *Ennomini*.

Филогенетические связи родов трибы не ясны. В целом общий план строения гениталий самцов очень однообразен, с немногочисленными отклоне-

ниями, большинство из которых выглядят как вторичные специализации. Отчетливо генерализованные формы в трибе не установлены. Наибольшее морфологическое разнообразие Энномини имеют в американской фауне, в том числе там они включают серию форм со слабовыраженной широкой медианной инвагинацией юксты, предполагающей плезиоморфное прикрепление мышц m_3 ближе к краям юксты, чем к ее середине (*Acronyctodes* Edwards, *Anisoperas* Warren, *Aterpnodes* Warren, *Euclysia* Warren, *Fulgurodes* Guenée, *Hemixera* Warren, *Herbita* Walker, *Mnesipenthe* Warren, *Opisogonia* Herrich-Schäffer, *Pantherocles* Guenée, *Spododes* Warren). Это позволяет предположить происхождение таксона в Новом Свете. В Старом Свете *Ourapteryx* и близкие роды имеют центр своего разнообразия в Восточной и Юго-Восточной Азии, лишь одним представителем проникая в Европу. Они, с одной стороны, не демонстрируют отчетливо выраженной монофилии, а с другой — не показывают отчетливого викарирования с родами американской фауны, хотя по строению гениталий имеют значительное сходство с американскими родами трибы *Ourapterygini* s. str. (sensu Pitkin, 2002). Не исключено, что расхождение американских и восточноазиатских родов Энномини произошло вместе с разрушением Берингийского «моста» в миоцене. Только род *Ennomos* образовал центр разнообразия видов в Западной Палеарктике. Он слабо представлен в Восточной Азии, имеет представителей в фауне по обе стороны Атлантики, но также не демонстрирует возможных близких родственных связей с каким-либо из эндемичных американских родов.

Родовой состав. Ниже перечислены валидные роды энномин (по: Parsons et al., 1999; Pitkin, 2002), которые предлагается включить в трибу Энномини. Кроме процитированной работы Питкин, данные по строению гениталий взяты из работ Ринджа и Мак-Гаффина (Rindge, 1957, 1974, 1976, 1978, 1980, 1990; McGuffin, 1987). Звездочкой (*) отмечены роды, включенные в трибу согласно списку родов североамериканских *Ourapterygini* по Фергюсону (Ferguson, 1983), гениталии самцов которых остались нам неизвестны.

Евразия: *Auaxa* Walker, *Ennomos* Treitschke, *Exurapteryx* Wehrli, *Neuralla* Djakonov, *Ourapteryx* Leach, *Seleniopsis* Warren, *Tristrophis* Butler, 1883.

Америка: *Cyphoedma* Pitkin, **Acanthotoca* Fletcher, *Acronyctodes* Edwards, *Acrotomia* Herrich-Schäffer, *Acrotomodes* Warren, *Aenictes* Warren, *Animomyia* Dyar, *Anisoperas* Warren, *Antepione* Packard, *Apiciopsis* Warren, *Astyochia* Druce, *Aterpnodes* Warren, *Atopodes* Warren, *Bassania* Walker, *Besma* Capps, *Bombycodes* Guenée, *Bonatea* Druce, *Brachurapteryx* Warren, *Budara* Walker, *Callipseustes* Warren, *Camptonema* Jones, *Cannagara* Walker, *Caripeta* Walker, *Carpella* Walker, *Cartellodes* Warren, *Certime* Walker, *Cimicodes* Guenée, *Cingilia* Walker, *Cirsodes* Guenée, *Cnephora* Warren, *Cosmophyga* Dognin, *Costalobata* Pitkin, *Cratoptera* Herrich-Schäffer, *Dasciopteryx* Warren, *Destutia* Grossbeck, *Devarodes* Warren, *Digonis* Butler, *Digonodes* Warren, *Drymoea* Walker, *Dyschoroneura* Warren, *Emplocia* Herrich-Schäffer, *Enypia* Hulst, **Eriplatymetra* Grote, *Erosina* Guenée, *Erycinopsis* Felder, **Euaspilates* Packard, **Eucaterya* Grote, *Euclysia* Warren, *Eugonobapta* Warren, *Eusarca* Hübner, *Eustenophasma* Warren, *Eutrapela* Hübner, *Evita* Capps, *Falculopsis* Dognin, *Fulgurodes* Guenée, *Furcijuxta* Pitkin, *Goniocampa* Warren, *Gonogala* Butler, *Gonora* Walker, *Gypsara* Walker, *Hemitheinopsis* Dyar, *Hemixera* Warren, *Herbita* Walkér, *Hesperomiza* Warren, *Heteroleuca* Warren, *Hyalostenele* Warren, *Hydatoscia* Warren, *Hygrochroma* Herrich-Schäffer, *Hypochroma* Herrich-Schäffer, *Idialcis* Warren, *Ira* Walker, *Isochromodes* Warren, *Lambdina* Capps, *Leucomicra* Warren, *Leucula* Guenée, *Leuculopsis* Warren, *Locha* Walker, **Lychnosea* Grote, **Melemaea* Hulst, *Melinodes* Herrich-Schäffer, *Mesedra* Warren, *Microclysia* Butler,

Microsema Hübner, *Microxydia* Warren, *Mimomma* Warren, *Mimosema* Warren, *Mnesipenthe* Warren, *Mychonia* Herrich-Schäffer, *Myrmecophantes* Warren, *Nematocampa* Guenée, *Neodora* Warren, *Neorumia* Bartlett-Calvert, *Neoselenia* Pitkin, *Neoterpes* Hulst, *Neotherina* Dognin, *Nepheloleuca* Butler, *Nephodia* Hübner, *Nepytia* Hulst, *Nereidania* Strand, *Neuromelia* Warren, *Opisogonia* Herrich-Schäffer, *Oxydia* Guenée, *Pantherodes* Guenée, *Parallage* Warren, *Patalene* Herrich-Schäffer, **Patalene* Herrich-Schäffer, *Penthophlebia* Warren, **Pepiclina* Guenée, *Perusia* Herrich-Schäffer, **Pherne* Hulst, **Philtraea* Hulst, *Phyle* Herrich-Schäffer, *Phyllodonta* Warren, **Pityeja* Walker, *Plataea* Herrich-Schäffer, *Prochoerodes* Grote, *Pseudaleucis* Butler, *Psilosetia* Warren, *Rhomboptila* Warren, *Sabulodes* Guenée, *Sangalopsis* Warren, *Sericoptera* Herrich-Schäffer, *Sicya* Guenée, *Simena* Walker, *Simopteryx* Warren, *Siosta* Walker, **Snowia* Neumoegen, *Somatolophia* Hulst, *Spododes* Warren, *Stenele* Walker, *Synaxis* Hulst, *Syncirsodes* Bulter, *Synnomos* Guenée, *Tetracis* Guenée, *Tetragonodes* Guenée, *Tmetomorpha* Warren, *Trotopera* Warren, *Urepione* Warren, *Xylolocha* Warren, *Zamaradopsis* Warren.

Из родов, ранее включенных в Ourapterygini американскими авторами (Ferguson, 1983), предлагается исключить *Meris* Hulst и *Nemeris* Rindge, ревизованные Ринджем (Rindge, 1981). В первом роде самцы имеют цельный саккус, отчетливые рогообразные выросты лабид и по совокупности признаков гениталий, вероятно, принадлежат трибе Nacophorini (sensu Rindge, 1983). Во втором роде отсутствуют вентральная мембранизация винкулума, лабиды и перехват между тегуменом и винкулумом, а дорсо-базальный угол вальвы сочленен с терминальной областью генитального сегмента. Перечисленные признаки указывают на принадлежность рода *Nemeris* к боармиоидной серии родов энномин (надтриба Gnophidii sensu: Беляев, 1994; Beljaev, 2003, 2006). В то же время в трибу Ennomini предлагается включить род *Animomyia* Dyar, обычно помещаемый в трибу Nacophorini (Rindge, 1974, 1983; Ferguson, 1983). В отличие от других представителей последней трибы у этого рода в гениталиях самцов лабиды представлены плоскими склеритами, а винкулум вентрально имеет широкий мембранозный участок (Rindge, 1974), что предполагает парность мышцы m_3 и широкий интервал между основаниями ее пучков; юкста, однако, без отчетливой медианной инвагинации. Другие признаки гениталий не противоречат сближению рода с Ennomini sensu novo; не исключено, что род *Animomyia* представляет собой одну из ранних уклонившихся ветвей рассматриваемой трибы, сохранившуюся благодаря глубокой адаптации к аридным условиям обитания.

Распространение. Пяденицы трибы Ennomini представлены преимущественно в Новом Свете (141 род), где они широко населяют лесные, семиаридные и аридные ландшафты. В фаунах Ориентальной области и Палеарктики насчитывается 7 родов, виды которых приурочены к лесной и лесостепной зонам и проникают на север до южных частей бореального пояса.

ВЫВОДЫ

Функционально-морфологический анализ гениталий самцов пядениц подсем. Ennominae позволил выявить уникальные апоморфии, указывающие на монофилию трибы Ennomini sensu novo в составе 148 валидных родов. К числу таких апоморфий относятся наличие более или менее широкого мембранозного участка на вентральной стороне винкулума, разделяющего или почти разделяющего данный склерит в сагиттальной плоскости, и парность мышцы m_3 , дистальные концы которой прикреплены к медианной инвагинации в базальной части юксты. Такое строение вентральной

части генитального сегмента обеспечивает возможность продольной супинации винкулума при разведении вальв. На основании анализа морфологического и таксономического разнообразия в трибе предполагается ее американское происхождение. Вероятной сестринской группой к трибе *Ennomini* является преимущественно палеарктическая триба *Prosorophini*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев Е. А. Сравнительный анализ филогенетического и статистического методов таксономии на примере пядениц родов *Euchristophia* Fletsh. и *Cabera* Tr. // Чтения памяти А. И. Куренцова. 1992. Вып. 3. Владивосток: ДВО РАН. С. 52—63.
- Беляев Е. А. Пяденицы подсемейства *Ennominae* (Lepidoptera, Geometridae) Дальнего Востока России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1994. 24 с.
- Беляев Е. А. Морфология копулятивного аппарата *Devenilia corearia* и описание новой трибы *Deveniliini* (Lepidoptera, Geometridae, Ennominae) // Зоол. журн. 1998. Т. 77, вып. 4. С. 438—443.
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны (на основе функциональной морфологии брюшка). СПб.: Наука, 2001. 462 с. (Тр. Зоол. ин-та. Т. 282).
- Стекольников А. А., Кузнецов В. И. Функциональная морфология гениталий самцов и некоторые замечания к системе пядениц подсем. *Geometrinae* (Lepidoptera, Geometridae) // Энтомол. обозр. 1981. Т. 60, вып. 3. С. 535—549.
- Стекольников А. А., Кузнецов В. И. Функциональная морфология гениталий самцов и выделение новых триб пядениц подсем. *Ennominae* (Lepidoptera, Geometridae) // Энтомол. обозр. 1982. Т. 61, вып. 2. С. 344—374.
- Abraham D., Ryrholm N., Wittzell H., Holloway J. D., Scoble M., Löfstedt C. Molecular phylogeny of the subfamilies in Geometridae (Geometroidea: Lepidoptera) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2001. Vol. 20, N 1. P. 65—77.
- Beljaev E. A. A new genus and new species of the Ennominae (Lepidoptera, Geometridae) from Russian Far East, with remarks on the phylogeny of the related genera // Tinea. 1997. Vol. 15, N 2. P. 125—130.
- Beljaev E. A. A new genus of the Ennominae from East Asia, with notes on the phylogeny of some Holarctic Anagogini (Lepidoptera, Geometridae) // Tinea. 1998. Vol. 15, N 3. P. 266—270.
- Beljaev E. A. Remarkable new genus and new species of the geometrid moths from Central Asia, related to the genus *Desertobia* Viidalepp, 1989 (Lepidoptera, Geometridae, Ennominae) with notes on the taxonomy of the Desertobiini // Tinea. 2000. Vol. 16, N 4. P. 240—245.
- Beljaev E. A. Phylogenetic significance of skeleton-muscular anatomy of the genitalia in Geometridae // Spixiana—Zeitschr. für Zool. 2003a. Bd 26, N 3. S. 206—207.
- Beljaev E. A. Notes to the molecular phylogeny of the Geometridae // Spixiana—Zeitschr. für Zool. 2003b. Bd 26, N 3. S. 208.
- Beljaev E. A. The Forum Herbulot world list of family group names in Geometridae. Alternative order communicated by E. Beljaev // «Forum Herbulot». 2003c. <http://www.herbulot.de/>
- Bruand M. T. Catalogue systématique et synonymique des Lépidoptères du département du Doubs // Mem. Soc. Emul. Doubs. 1846. T. 2, N 2. P. 63—96, 1 tab.
- Butler A. G. Illustrations of typical specimens of Lepidoptera Heterocera in the collection of the British Museum. Vol. 6. London, 1886. XIII + 89 p., pl. 101—120.
- Duponchel P. A. J. Catalogue methodique des Lépidoptères d'Europe. Distribulés en familles, tribus et genres. Paris, 1844 [1846]. XXX + 523 p.
- Ferguson D. C. Geometridae (except Sterrhinae) / Hodres R. W. et al. (eds). Check list of the Lepidoptera of America north of Mexico. London: E. W. Classey Limited, 1983. P. 88—99, 101—107.
- Forbes W. T. M. Lepidoptera of New York and neighboring States. Part II // Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. St. 1948. N 274. P. 1—263.
- Guenée M. A. Uranides et Phalenites. 2 // Boisduval J., Guenée A. Histoire Naturelle des Insectes (species général des Lépidoptères). Paris, 1857. T. 10. 584 p.
- Hausmann A., Mironov V., Viidalepp J. Fauna Europaea: Geometridae / Karsholt O., Nieukerken E. J. van (eds). Fauna Europaea: Lepidoptera, Moths. 2004. Fauna Europaea version 1.1. <http://www.faunaeur.org>
- Heitzman R. L. Systematic study of the mature larvae of the Nearctic Ennomini and related tribes (Lepidoptera: Geometridae). University of Maryland, 1985.
- Herbulot C. Mise à jour de la liste des Geometridae de France // Alexanor. 1963. T. 3, N 1. P. 17—24.
- Holloway J. D. The moths of Borneo: family Geometridae, subfamily Ennominae // Malayan Nat. J. 1993. Vol. 47. P. 1—309.

- Holloway J. D. The moths of Borneo: family Geometridae, subfamilies Sterrhinae and Larentiinae // *Malayan Nat. J.* 1997. Vol. 51. P. 1—242.
- Inoue H. Geometridae / Heppner J. B., Inoue H. (eds). *Lepidoptera of Taiwan*. Florida: Scientific Publishers, 1992. Vol. 1, part 2: Checklist. P. 25—32, 111—129.
- Hulst G. D. A classification of the Geometrina of North America, with descriptions of new genera and species // *Trans. Amer. Ent. Soc.* 1896. Vol. 23. P. 245—386, pl. 10, 11.
- Leraut P. Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse. Paris, 1980. 334 p.
- Leraut P. Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse (deuxième édition). Paris, 1997. 526 p.
- Meyrick E. On the classification of the Geometrina of the European fauna // *Trans. Ent. Soc. London*. 1892. P. 53—140, pl. 3.
- McGuffin W. C. Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). 2. Subfamily Ennominae. 4 // *Mem. Ent. Soc. Can.* 1987. N 138. P. 1—182.
- Moore F. The Lepidoptera of Ceylon. Vol. 3. London: Reeve Co., 1884—1887. XV + 578 p., pl. 144—215.
- Parsons M. S., Scoble M. J., Honey M. R., Pitkin L. M., Pitkin B. R. The catalogue // Scoble M. J. (ed.). *Geometrid moths of the World: a catalogue (Lepidoptera, Geometridae)*. Collingwood: CSIRO Publishing, Stenstrup: Apollo Books, 1999. 1016 p.
- Patočka J. Zur Puppenmorphologie und -taxonomie der Unterfamilie Ennominae, insbesondere der Tribus Bistonini (Lepidoptera, Geometridae) // *Vestn. Českosl. Společn. Zool. Sv.* 1978. T. 42, c. 2. S. 143—151.
- Patočka J. Beiträge zur Kenntnis des Puppen der Unterfamilie Ennominae (Lepidoptera, Geometridae). Gattungen Ennomos und Ourapteryx (in der Färbung, dem Habitus usw.) beruht offensichtlich nur in einer Konvergenz infolge der ähnlichen Verpuppungsweise // *Biológia*, Bratislava. 1985. T. 40, N 10. P. 997—1012.
- Pierce N. F. The genitalia of the group Geometridae of the Lepidoptera of the British Islands. Liverpool, 1914. XXIX + 88 p., pls I—XLVIII.
- Pitkin L. M. Neotropical ennominae moths: a review of the genera (Lepidoptera: Geometridae) // *Zool. J. Linn. Soc.* 2002. Vol. 155, N 2 / 3. P. 121—401.
- Razowski J., Wojtusik J. Musculature of the male genitalia in Geometridae (Lepidoptera) // *Folia Biol. Krakow*. 1981. Vol. 29, N 3—4. P. 259—274.
- Rindge F. H. The genus *Oxydia* in the United States (Lepidoptera, Geometridae) // *Amer. Mus. Novit.* 1957. N 1849. P. 1—18.
- Rindge F. H. A revision of the moth genus *Animomyia* (Lepidoptera, Geometridae) // *Amer. Mus. Novit.* 1974. N 2554. P. 1—23.
- Rindge F. H. A revision of the moth genus *Plataea* (Lepidoptera, Geometridae) // *Amer. Mus. Novit.* 1976. N 2595. P. 1—27.
- Rindge F. H. A revision of the genus *Sabulodes* (Lepidoptera, Geometridae) // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1978. Vol. 160, N 4. P. 193—292.
- Rindge F. H. A revision of the moth genus *Somatolophia* // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1980. Vol. 165, N 3. P. 291—334.
- Rindge F. H. A revision of the moth genera *Meris* and *Nemeris* (Lepidoptera, Geometridae) // *Amer. Mus. Novit.* 1981. N 2710. P. 1—28.
- Rindge F. H. A generic revision of the New World *Nacophorini* (Lepidoptera, Geometridae) // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1983. Vol. 175, N 2. P. 147—262.
- Rindge F. H. A revision of the moth genus *Phyle* (Lepidoptera, Geometridae) // *Amer. Mus. Novit.* 1990. N 2969. P. 1—29.
- Sihvonen P. Diversity and classification of the Scopulini (Lepidoptera: Geometridae, Sterrhinae). Helsinki: University of Helsinki, 2003. 158 p.
- Sihvonen P., Kaila L. Phylogeny and tribal classification of Sterrhinae with emphasis on delimiting Scopulini (Lepidoptera: Geometridae) // *Systematic Entomology*. 2004. Vol. 29, N 3. P. 324—358.
- Stephens J. F. List of the specimens of British animals in the collection of the British Museum. Part V. Lepidoptera. London: British Museum, 1850. XII + 353 p.
- Stünig D. Additional notes on the Ennominae of Nepal, with descriptions of eight new species (Geometridae) // Haruta T. (ed.). *Moths of Nepal*. Pt 6. Tinea. 2000. Vol. 16 (Supplement 1). P. 94—152, pls 170—172.
- Viidalepp J. Checklist of the Geometridae (Lepidoptera) of the former U.S.S.R. Stenstrup: Apollo Books, 1996. 111 p.
- Vives Moreno A. Catálogo sistemático y sinónimo de los lepidópteros de la península Ibérica y Baleares (Insecta: Lepidoptera) (Segunda Parte). Madrid: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 1994. X + 775 p.
- Warren W. New genera and species of Geometridae // *Novit. Zool.* 1894. Vol. 1. P. 366—466.
- Wehrli E. Geometrinae / Seitz A. (ed.). *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Bd 4 (Supplement). Stuttgart: Verlag A. Kern, 1939—1954. S. 254—722, Taf. 19—53.
- Young C. J. Characterisation of the Australian *Nacophorini* and a phylogeny for the Geometridae from molecular and morphological data. Nobart, 2003. 783 p.

SUMMARY

Two unique apomorphies in the skeleto-muscular apparatus of the male genitalia in a series of genera of the subfamily Ennominae have been discovered: (1) a more or less broad membranous area on the ventral side of the vinculum, which partly or completely divides this sclerite along the sagittal plane, and (2) the paired muscle m_3 , attached distally to the medial invagination of the basal portion of the juxta. Such a structure provides a resilient flexion of the ventral portion of the vinculum in the sagittal plane at the valve abduction by means of contraction of the muscle m_3 . Based on these apomorphies and taking into account the general morphological pattern in the Ennominae, a new generic composition of the tribe Ennomini including 148 valid genera is proposed. A new diagnosis for Ennomini as a monophyletic group is given, with the following synonymy of the family group names established: Ennomini sensu novo (= Urapteridae, **syn. n.**; = Odopteridi; = Emplocidae, **syn. n.**; = Oxydiidae, **syn. n.**; = Pantheridae, **syn. n.**; = Nephodiinae, **syn. n.**; = Leuculinae, **syn. n.**; = Cingiliini, **syn. n.**). The musculature of the male genitalia in *Ennomos infidelis* and *Ourapteryx koreana* is described for the first time, the musculature in *Tristrophis veneris* is revised. The American origin of the tribe Ennomini is hypothesized. The mainly Palaearctic tribe Prosopolophini is regarded as a probable sister group of the Ennomini sensu novo.